STRATÉGIES DE THERMORÉGULATION CHEZ DEUX COLUBRIDÉS SYMPATRIQUES : LA COULEUVRE VERTE ET JAUNE HIEROPHIS VIRIDIFLAVUS ET LA COULEUVRE D'ESCULAPE ZAMENIS LONGISSIMUS. UNE APPROCHE INTÉGRÉE DE LA PHYSIOLOGIE À LA DÉMOGRAPHIE

Hervé Lelièvre

▶ **To cite this version:**

Hervé Lelièvre. STRATÉGIES DE THERMORÉGULATION CHEZ DEUX COLUBRIDÉS SYMPATRIQUES : LA COULEUVRE VERTE ET JAUNE HIEROPHIS VIRIDIFLAVUS ET LA COULEUVRE D'ESCULAPE ZAMENIS LONGISSIMUS. UNE APPROCHE INTÉGRÉE DE LA PHYSIOLOGIE À LA DÉMOGRAPHIE. Planète et Univers [physics]. Université de Poitiers, 2010. Français. NNT : . tel-00575433

HAL Id: tel-00575433

https://theses.hal.science/tel-00575433

Submitted on 16 Mar 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale Gay Lussac, Sciences pour l'Environnement

Secteur de Recherche : Physiologie, biologie des organismes, populations, interactions

Présentée par :

Hervé LELIÈVRE

****

STRATÉGIES DE THERMORÉGULATION CHEZ DEUX COLUBRIDÉS SYMPATRIQUES : LA COULEUVRE VERTE ET JAUNE *HIEROPHIS VIRIDIFLAVUS* ET LA COULEUVRE D'ESCULAPE *ZAMENIS LONGISSIMUS*

UNE APPROCHE INTÉGRÉE DE LA PHYSIOLOGIE À LA DÉMOGRAPHIE

****

Directeur de Thèse : Olivier LOURDAIS (CR)

****

Soutenue le 09 Avril 2010

devant la Commission d'Examen

****

JURY

Didier BOUCHON, Professeur, Université de Poitiers ..... Président
Luca LUISELLI, Professeur, Institute of Environmental Studies Demetra, Rome ..... Rapporteur
José MARTÍN, Chargé de Recherche, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid ..... Rapporteur
Jean-François LE GALLIARD, Chargé de Recherche, UPMC, UMR 7625 ..... Examinateur
Olivier LOURDAIS, Chargé de Recherche, CEBC-CNRS ..... Directeur de Thèse
Xavier BONNET, Chargé de Recherche, CEBC-CNRS ..... Co-directeur
Gabriel BLOUIN-DEMERS, Professeur, Université d'Ottawa ..... Co-directeur

À Jacques et à Philippe...

Remerciements

Après le dur labeur des derniers jours précédant la naissance de cet objet qui trouvera bonne place dans les bibliothèques familiales, voici donc le moment des rituels mais non moins indispensables remerciements. Alors à tous ces gens que j'ai rencontrés depuis mon arrivée à Chizé et qui ont contribué à des degrés divers à ce travail ainsi qu'au maintien fort appréciable d'une vie sociale digne de ce nom, je voudrais signifier une sincère gratitude. Roger vous dit « merci » !

J'adresse tout d'abord des remerciements aux collectivités qui ont financé mon salaire durant ces trois années : le conseil général des Deux-Sèvres et la région Poitou-Charentes.

Je remercie Vincent Bretagnolle, directeur du CEBC-CNRS, ainsi que Patrick Duncan, son prédécesseur, pour m'avoir accueilli dans ce laboratoire.

Bien sûr, je voudrais remercier chaleureusement le « staff » de direction pour leur encadrement. Un grand merci à Oli pour son investissement total dans cette aventure, aussi bien pour trouver de quoi la financer que pour suivre l'évolution de mes travaux, et son enthousiasme bienvenu pour traverser les « FUBAR » ou les « FISHDO » !! Merci à Gabriel qui a montré une motivation proportionnelle aux kilomètres qui nous séparaient dans le suivi des articles. Les occasions de se rencontrer furent trop rares mais tellement constructives. Merci enfin à Xavier pour avoir accepté de prendre la direction « officielle » de cette thèse et pour son aide et ses conseils sur mon travail.

Je souhaite également remercier les membres du jury qui ont accepté la lourde tâche de juger ce travail, malgré d'éventuelles incompatibilités linguistiques ! Merci à Didier Bouchon qui préside ce jury, ainsi qu'à Luca Luiselli, José Martín et Jean-François Le Galliard qui en sont les rapporteurs.

Depuis mon arrivée à Chizé, j'ai pu trouver des conditions de travail plus qu'agréables, et cela grâce à l'ensemble des personnels du laboratoire : chercheurs, ITA et étudiants. Merci à Evelyse et Delphine pour leur aide dans la gestion des paperasses, à Denis et JJD pour la résolution des tracasseries informatiques, à Christophe et Micheline pour leur bonne humeur (ça c'est pour Micheline !) et leur talent culinaire (ça c'est plutôt pour Christophe !), à Dominique pour sa gestion des formations qui m'auront été bien utiles (et pour son bon voisinage Genouillesque).

Merci également à tous les autres, amateurs et amatrices de café social, moment de bonne humeur inestimable aujourd'hui menacé (tout fout l'camp !).

Un grand merci à ceux qui ont pu m'aider directement dans mon boulot : les gars d'l'atelier : Christophe, Patrice, Simon, Noël, et tout particulièrement Christian pour leurs trouvailles en tout genre et les menus services domestiques (clous, vis, perceuse et j'en passe...), André pour ses talents d'électronique, ça n'a pas toujours été un succès, mais qu'il soit remercié pour son investissement ! Merci aussi à David pour son aide analytique si précieuse.

Ma pensée va évidemment à tous les étudiants et étudiantes que j'aurai croisés durant ces années. Je ne vais pas me lancer dans une longue liste qui ne serait évidemment pas exhaustive vu mon état de fatigue, mais ce qui est sûr, c'est que ça fait un paquet de

monde, et des rencontres que je n'oublierai pas depuis mon arrivée, un jour de janvier 2004. Que de fêtes, de gueuletons, de marchés, de réunions étudiantes, de balades, bref des sacrés bons moments !

Merci tout particulièrement à la « A-Team », de Barracuda Miches à Futé Max, Looping Amine (ne le prend pas mal !) et Sophie (je suis pas assez calé en séries pour connaitre le nom de la fille !). Je remercie aussi Hannibal même si c'est déjà fait plus haut ! Merci à vous pour bonne humeur (qui friserait même l'humour pour certain...) et vos corrections sur le manuscrit. Bon courage pour la suite !!

Un grand merci à l'ensemble des stagiaires qui ont participé à ce travail. Ils ont affronté les labeurs du terrain avec motivation et j'espère qu'ils y ont trouvé ce qu'ils attendaient, alors merci à Julien, Pierre, Stéphane, Pauline, Pax, Justin, Christelle et Aline et particulièrement à Hélène pour l'aide sur le terrain et les analyses : rien n'aurait été possible sans leur aide.

Merci à Frankoi pour toutes ces discussions plus ou moins scientifiques selon l'humeur ! Have a good trip in Disney Land !

Merci aussi à Jim et Catherine pour les échanges, malheureusement trop rares sur nos boulots respectifs.

Alain Butet et François Chiron m'ont apporté une aide précieuse sur la détermination des restes alimentaires en tout genre des couleuvres. Merci aussi à Pierrot pour sa collaboration de cheyenne et pour tout le reste ! Merci également à Philippe et Virginie pour leur aide sur les analyses démographiques, et à Audrey pour m'avoir initié à Ranges6.

Je remercie chaleureusement les partenaires du site : d'abord Daniel pour l'ONF, c'était un plaisir de te côtoyer au gré de mes pérégrinations dans la RBI, puis à Jean-Marie, Hervé(s) et Cyril à l'ONCFS, la charmante compagnie de nos voisines de l'IFREE, et enfin, l'équipe pédagogique de Zoodysssée : Estelle, Guillaume, Sébastien, Laurent et Patrice. C'était vraiment super de bosser avec vous et de développer ainsi ma fibre pédagogique, je suis maintenant accroc !! Tant mieux car ça devrait continuer un peu...

Dédicace au « Little Roger Quintet » qui a encore de beaux jours devant lui. Wembley nous attend, je vous l'dit !

Ma pensée va également à mes amis et ma famille, tout particulièrement mes parents pour avoir compris et adhéré à mes choix. Merci beaucoup pour votre soutien... et toutes mes excuses pour cette thèse déjà incompréhensible mais en plus écrite à moitié en anglais !

Merci enfin à « mes filles », la grande pour son soutien sans faille et il faut bien dire que c'est pas toujours facile quand tout va mal sur le terrain ou que les papiers sont boulés ! et la petite pour être la plus belle des petites filles et d'avoir laissé son papa travailler en choisissant de dormir la nuit !

Merci à vous...

Sommaire

Introduction 11

1. La température : une ressource clé pour les organismes 13
2. L'ectothermie : contraintes et bénéfices 14
3. Sensibilité thermique des performances 15
4. Les stratégies de thermorégulation chez les ectothermes 17
5. Modèle d'optimalité de la thermorégulation 21
6. La coadaptation thermique 24
7. Limites de l'approche comparative 27
8. Problématique de la thèse : une approche comparative des stratégies de thermorégulation chez deux colubridés 28

Méthodes et matériels d'étude 33

1. Espèces et site d'étude 35
   1.1. Espèces étudiées : des similarités qui facilitent leur comparaison 35
   1.2. Site d'étude 38
      1.2.1. Situation géographique 38
      1.2.2. Historique 39
      1.2.3. Climat, topographie, géologie, pédologie 39
      1.2.4. Végétation 40
      1.2.5. Les espèces clés pour les couleuvres : proies et prédateurs 41

2. Méthodes d'étude 44
   2.1. Mesures individuelles 45
      2.1.1. Sensibilité thermique des performances 45
      2.1.2. Préférences thermiques 46
      2.1.3. Thermorégulation en conditions naturelles 47
   2.2. Mesures populationnelles 48

2.3. Analyses statistiques 51

Résultats 53

Chapitre 1 : Les relations entre besoins thermiques, performances et énergétique 55

- Résumé du chapitre 56
- Thermal strategies and energetic in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure strategies (A1) 59
  Article accepté dans Journal of Comparative Physiology B

Chapitre 2 : Des stratégies de thermorégulation contrastées : importance des contraintes et bénéfices associés 81

- Résumé du chapitre 82
- Contrasted thermal preferences dictate habitat use and realized performance in two sympatric colubrid snakes (A2) 85
  Article soumis à Functional Ecology
- Thermal benefits of artificial shelters in snakes: a radio-telemetric study in two sympatric colubrids (A3) 107
  Article soumis à Journal of Thermal Biology

Chapitre 3 : Stratégies alimentaires et recouvrement de niche trophique 123

- Résumé du chapitre 124
- Does dietary composition reflect contrasted energy requirements in two syntopic colubrid snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*)? (A4) 127
  Article en préparation

Chapitre 4 : Les facteurs influençant l'écologie spatiale 139

- Résumé du chapitre 140
- Reproductive and energetic determinants of spatial ecology in two sympatric colubrid snakes (A5) 143
  Article en préparation

Chapitre 5 : Influence des stratégies thermiques sur la démographie 155

- Résumé du chapitre 156
- Thermal requirements and exposure affect demographic traits in two sympatric colubrid snakes (A6) 159
  Article en préparation

Synthèse et perspectives 175

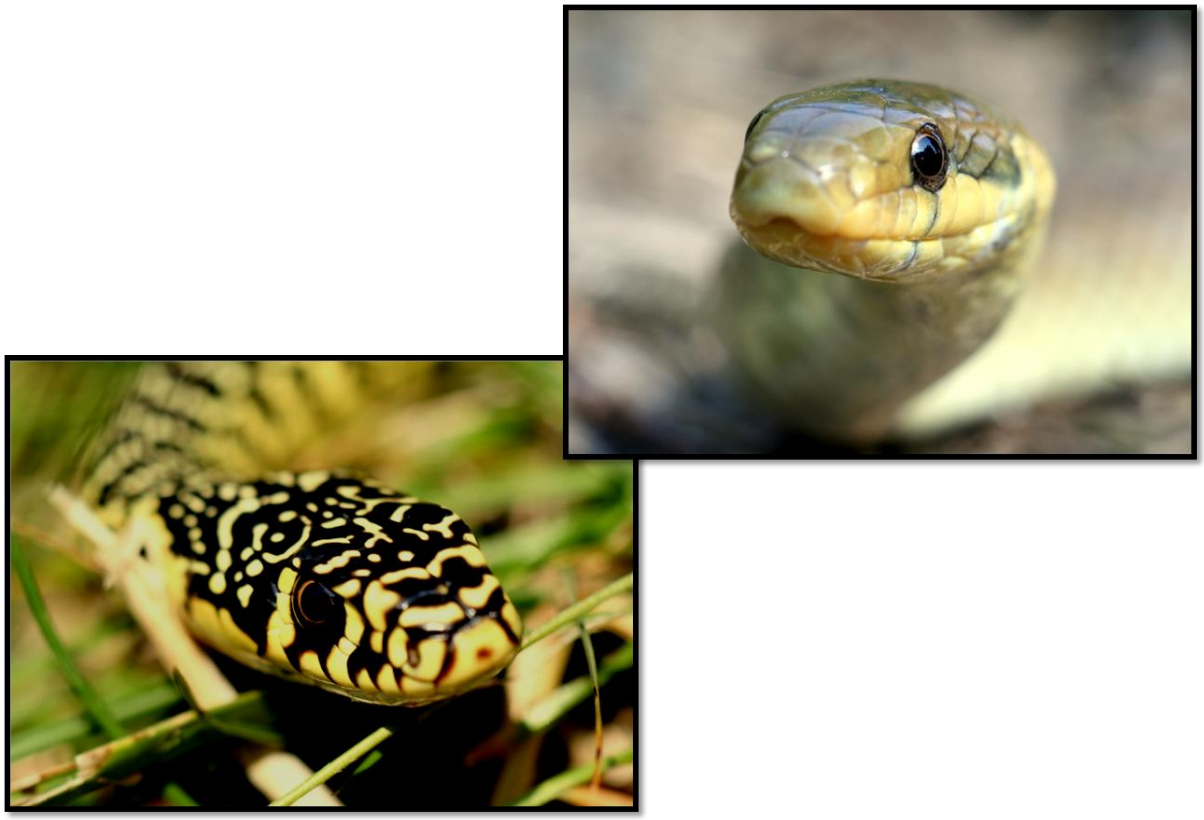
1. Stratégies thermiques et patrons de covariation 177
   1.1. Les résultats obtenus au cours de la thèse, intérêts d'une approche intégrée .. 177
   1.2. D'autres composantes à considérer 180
      1.2.1. La reproduction 180
      1.2.2. Les capacités d'activité 183
      1.2.3. Limites de l'approche comparative à deux espèces 185
2. Stratégies thermiques et interactions biotiques 186
   2. 1. Effet de la compétition 186
   2. 2. Effet de la prédation 187
3. Stratégies thermiques et sensibilité aux perturbations environnementales 189
   3. 1. Dégradation de l'habitat 189
   3. 2. Changement climatique 190
4. Stratégies thermiques et biogéographie 194
   4.1. Cadre général 194
   4.2. Le contexte des colubridés européens 195
5. Conclusion générale 198

Références bibliographiques 199

Annexe 1 : Les index de thermorégulation 224

Annexe 2 : Bilan des actions de vulgarisation et communications scientifiques 225

Introduction



1. La température : une ressource clé pour les organismes

Les organismes doivent faire face aux variations spatio-temporelles des paramètres environnementaux. Ces facteurs peuvent être biotiques (proies, partenaires sexuels) ou abiotiques (eau, nutriments, température, abris, etc.). Parmi les facteurs abiotiques, la température est sans doute celui qui montre les fluctuations spatiales et temporelles les plus fortes. La température n'est pas une ressource au sens strict puisqu'elle n'est pas directement consommée par les organismes. Elle peut pourtant être considérée comme une ressource dans le sens où l'accès aux températures favorables pour un individu peut être limité dans l'espace et dans le temps par les fluctuations environnementales mais aussi par la présence de prédateurs ou de compétiteurs (Magnuson *et al.*, 1979). Ce paramètre influence de façon proximale la cinétique des réactions biochimiques et exerce de façon ultime une influence évolutive centrale (Hochachka & Somero, 2002). Les organismes ont déployé une grande variété d'adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales en fonction des conditions thermiques auxquelles ils sont soumis. Ainsi, la régulation de la température corporelle ou thermorégulation, qui consiste à maintenir une température particulière en dépit des variations environnementales grâce à des mécanismes endogènes (physiologiques, morphologiques et comportementaux), peut s'observer chez la grande majorité des êtres vivants (Bicego *et al.*, 2007).

Dans le règne animal, on distingue les endothermes (mammifères et oiseaux) des ectothermes, selon le mode de thermorégulation qu'ils expriment. Chez les endothermes, la thermorégulation est très majoritairement physiologique puisque ces organismes ont développé des capacités de production massive et permanente de chaleur interne grâce à de multiples adaptations. En revanche, les ectothermes, qui représentent plus de 99% de la diversité animale, produisent une quantité négligeable de chaleur métabolique, ne permettant pas d'établir un différentiel de température avec l'environnement. La production significative de chaleur chez les ectothermes se limite à de rares exceptions (certains insectes volants (Roberts & Harrison, 1999), grands poissons (Kitagawa *et al.*, 2001), quelques pythons (Bartholomew, 1982), notamment) en relation avec une activité soutenue. Cependant, la plupart des ectothermes peuvent maintenir des températures stables en dépit des variations thermiques environnementales par des ajustements

physiologiques ou comportementaux (Heinrich, 1974 ; Beitinger & Fitzpatrick, 1979 ; Brattstrom, 1979 ; Huey, 1982 ; Danks, 2004 ; Lagerspetz & Vainio, 2006).

2. L'ectothermie : contraintes et bénéfices

Si tant d'espèces ne produisent pas ou peu de chaleur métabolique, c'est que cette stratégie est particulièrement économe en énergie. Chez les ectothermes, les coûts de maintenance restent en effet très limités car la part qui revient à la régulation thermique est infime (Pough, 1980 ; Nagy, 2005 ; Figure 1).

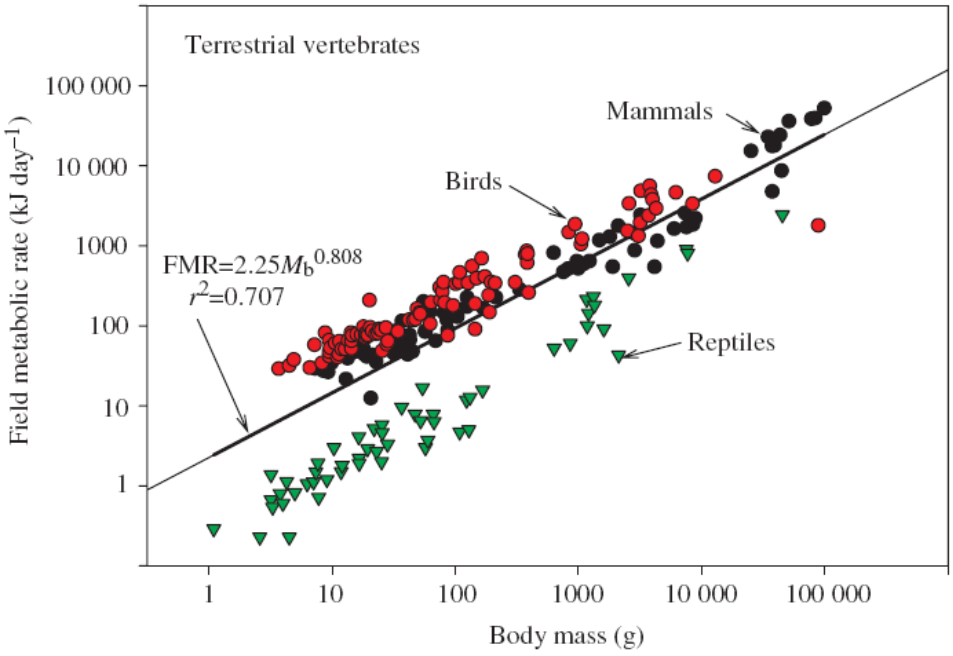


Figure 1. Relation double-logarithmique entre le métabolisme et la masse corporelle chez 229 espèces de vertébrés terrestres. La ligne est la régression des moindres-carrés pour l'ensemble des données.

Log–log relationship of field metabolic rate to body mass in 229 species of terrestrial vertebrates. *The line is the least-squares regression for all the data.*

Source : Nagy, 2005

Les ectothermes peuvent donc investir une grande partie de leur budget énergétique dans la croissance ou la reproduction. En effet, pour une même masse, un ectotherme aura un métabolisme entre 12 et 20 fois inférieur à celui d'un endotherme (Nagy, 2005).

En revanche, les ectothermes subissent davantage les fluctuations climatiques qui affectent directement leur température corporelle. Ils sont souvent contraints dans leurs périodes d'activité, notamment sous les hautes latitudes. Dans la mesure où leurs performances physiologiques dépendent directement de la température, les cycles journaliers et saisonniers varient en fonction des conditions environnementales.

3. Sensibilité thermique des performances

Les réactions biochimiques dépendent de la température. Ainsi, la vitesse de catalyse enzymatique augmente avec la température (Hochachka & Somero, 2002). Par une chaine de réactions, l'ensemble des traits physiologiques et comportementaux des individus, jusqu'à la valeur adaptative (« fitness ») seront donc affectés par la température (Figure 2).

La sensibilité thermique a été mesurée chez de nombreuses espèces et sur un grand nombre de performances telles que les réactions enzymatiques (Seebacher *et al.*, 2003 ; Somero, 2004), le tonus musculaire (Stevenson *et al.*, 1985 ; James & Seebacher, 2008), la locomotion (McConnell & Richards, 1955 ; Bennett, 1980 ; Hirano & Rome, 1984 ; Weinstein, 1998 ; Ojanguren & Braña, 2000), la croissance (Warren & Davis, 1967 ; Dutton *et al.*, 1975 ; Kingsolver & Woods, 1997) et la démographie des populations (Huey & Kingsolver, 1989 ; Frazier *et al.*, 2006 ; Santos, 2007).

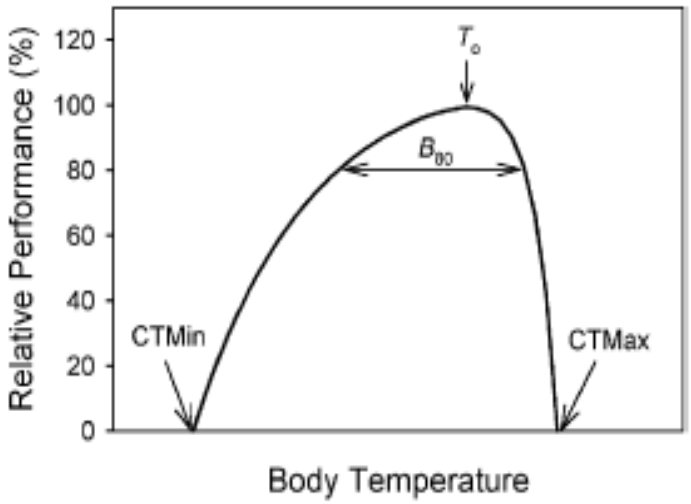


Figure 2. Relation classique entre température corporelle et performance chez un ectotherme. La température optimale (T_o) est la température pour laquelle la performance est maximale. La gamme de performance à 80% (B_{80}) est l'intervalle de températures pour lesquelles la performance est supérieure à 80% du maximum. Les seuils critiques minimum (CTMin) et maximum (CTMax) correspondent aux températures corporelles minimale et maximale entre lesquelles la performance est possible.

A common form of the relationship between body temperature and performance in ectotherms. *The thermal optimum (T_o) is the body temperature that maximizes performance and the performance breadth is the range of body temperatures that permits performance that is equal to or greater than a specified level. For example, the 80% performance breadth (B_{80}) is the range of body temperatures over which performance is >80% of maximum. The critical thermal minimum (CTMin) and critical thermal maximum (CTMax) are the minimum and maximum body temperatures, respectively, at which performance is possible.*

Source : Angilletta *et al.*, 2002 (d'après Huey & Stevenson, 1979)

Pour expliquer l'évolution de la sensibilité thermique chez les ectothermes, deux hypothèses ont été proposées par Huey & Hertz (1984). La première, « hotter is better », prédit que la sélection de températures plus élevées est associée à de meilleures performances. La seconde, « a jack-of-all-temperatures is a master of none », prédit que plus la gamme de températures sélectionnée est large, moins la performance maximale est élevée (Figure 3). En d'autres termes, une espèce spécialiste va montrer de meilleures performances dans une gamme réduite de températures par rapport à une espèce généraliste qui va montrer des performances moyennes dans une gamme plus large (d'après le principe d'allocation ; Levins, 1968). Ces deux hypothèses ont permis d'établir un cadre théorique permettant de formuler des prédictions sur les stratégies de thermorégulation des ectothermes.

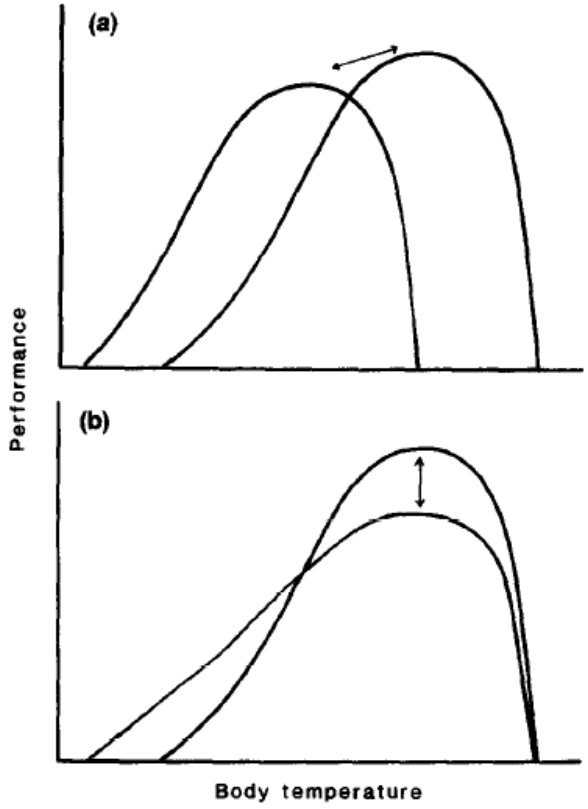


Figure 3. Modèles théoriques de la relation entre adaptation thermique et performance chez les ectothermes.
(a) Courbes de performance prédites si l'hypothèse "hotter is better" est vérifiée. La performance maximale augmente avec la température optimale. (b) Courbes de performance prédites si l'hypothèse "a jack-of-all-temperatures is a master of none" est vérifiée. Un compromis existe entre le maximum atteint et la gamme de performance.

Theoritical models of thermal adaptation in ectotherms. *(a) Performance curves predicted if "hotter is better": the maximal absolute performance of a species increases directly with its optimal temperature. (b) Performance curves predicted if a "a jack-of-all-temperatures is a master of none": a trade-off exists between the maximum and the breadth of performance.*

Source : Huey & Kingsolver, 1989

4. Les stratégies de thermorégulation chez les ectothermes

Pour optimiser leur régulation thermique, les ectothermes ont développé une variété d'adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales. Cependant, la thermorégulation est principalement comportementale (Figure 4). Pour atteindre et maintenir une température optimale, ces animaux expriment des comportements variés tels que l'exposition aux radiations solaires (« basking »), la sélection de substrats chauds (thigmothermie), l'alternance comportementale entre placettes d'insolation et zones fraiches (« shuttling behaviour» ; Snucins & Gunn, 1995 ; Bauwens *et al.*, 1996 ; Kreuger & Potter, 2001 ; Dubois *et al.*, 2009), ou des ajustements posturaux destinés à faciliter les échanges thermiques (Heath, 1964 ; Heinrich, 1990 ; Bauwens *et al.*, 1996 ; Ayers & Shine, 1997 ; Coelho, 2001 ; Munoz *et al.*, 2005). Chez les ectothermes, la thermorégulation représente le principal facteur de sélection de l'habitat (Reinert, 1984a).

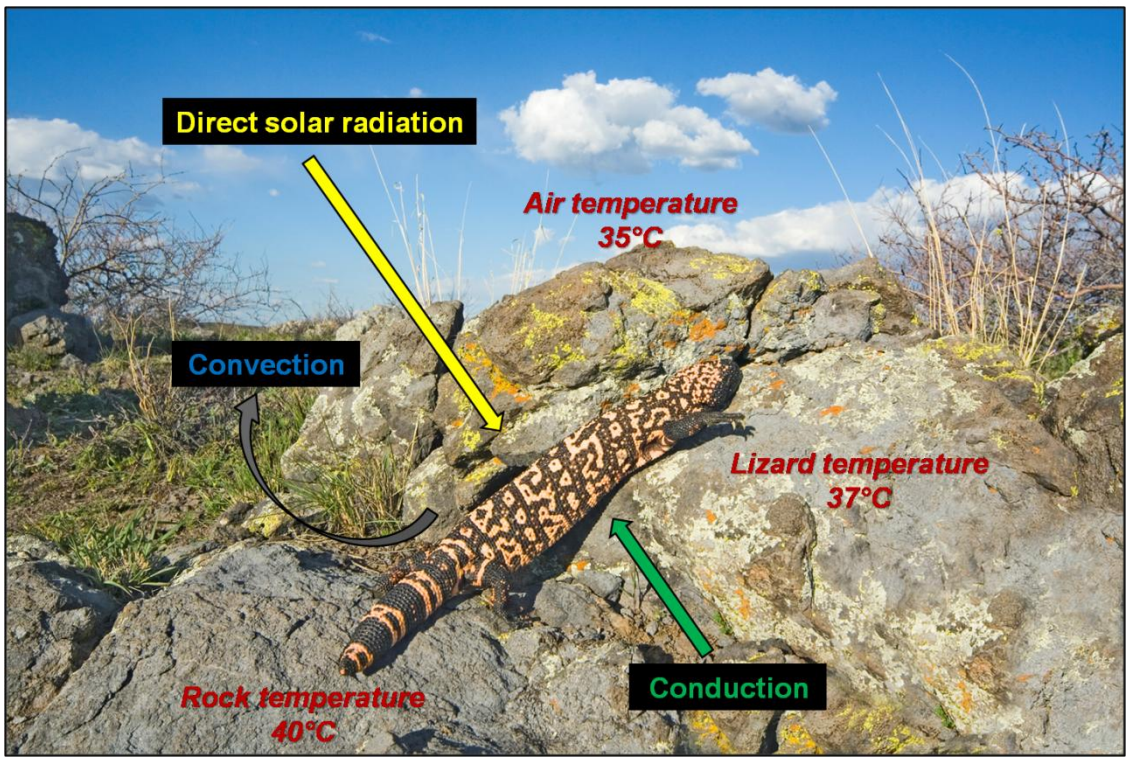


Figure 4. Les échanges de chaleur favorisant la thermorégulation chez un ectotherme. Le schéma montre 3 voies d'échange : 1. gain par radiation, 2. gain par conduction si la température corporelle de l'animal est inférieure à celle du substrat, 3. perte par convection si la température corporelle de l'animal est inférieure à celle de l'air.

Diagram showing the 3 pathways of heat exchange allowing thermoregulation in an ectotherm. *In this diagram the lizard is: 1. gaining heat by radiation, 2. gaining heat by conduction if body temperature is lower than substrate temperature, 3. loosing heat by air convection if body temperature is greater than air temperature.*

Photo : Rick Bowers

Dans une moindre mesure interviennent des régulations physiologiques avec des mécanismes tels que des ajustements de la circulation sanguine, du métabolisme ou de l'évaporation (Bartholomew, 1982 ; Seebacher & Grigg, 2001 ; DeNardo *et al.*, 2004). Enfin, la morphologie peut aussi jouer un rôle important. Par exemple, des variations de couleur peuvent modifier les propriétés thermiques de l'animal (Walton & Bennett, 1993 ; Kingsolver & Huey, 1998 ; Hazel, 2002 ; Clusella-Trullas *et al.*, 2008). La taille et la forme de l'animal déterminent aussi son inertie thermique et influencent l'efficacité de sa thermorégulation (Bishop & Armbruster, 1999 ; Dzialowski & O'Connor, 2001 ; Seebacher & Shine, 2004). En effet, entre un lézard de quelques grammes et un crocodile de plusieurs centaines de kilos, les vitesses de gains et de pertes thermiques seront très différentes. Une masse importante permet donc de garder plus longtemps la chaleur accumulée, mais nécessite un temps plus

long pour atteindre une température optimale. C'est pourquoi les ectothermes en milieu tempéré sont généralement de petite taille.

Depuis les premières études (Cowles & Bogert, 1944 ; Heath, 1964), une grande variété de stratégies de thermorégulation a été décrite. Ainsi, différentes orientations existent, formant un gradient entre la « thermoconformité » définie par l'absence totale de régulation de la température mais directement influencée par les conditions thermiques ambiantes, et la « thermorégulation parfaite » quand l'animal parvient à maintenir constamment une température stable quelques soient les fluctuations extérieures (Figure 5).

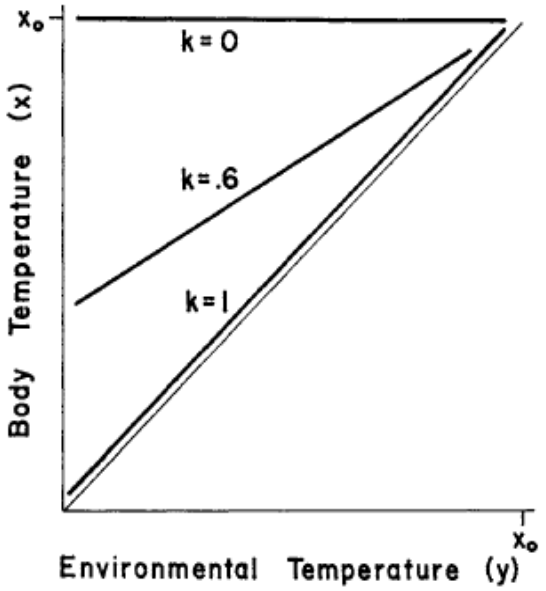


Figure 5. Température corporelle et stratégies de thermorégulation. Les droites représentent la température corporelle d'un ectotherme en fonction de la température environnementale pour 3 stratégies. L'investissement dans la thermorégulation varie selon k dans un gradient entre thermoconformité (k=1) et thermorégulation parfaite (k=0).

Body temperature and thermoregulatory strategies. *Body temperature of an ectotherm at different environmental temperatures for 3 possible thermoregulatory strategies. The level of investment in thermoregulation is represented by k defining a continuum between thermoconformity (k=1) and perfect thermoregulation (k=0).*

Source : Huey & Slatkin, 1976

Dans la pratique, la plupart des espèces sont des « thermorégulatrices imparfaites » situées entre ces deux extrémités et qui s'affranchissent de façon plus ou moins marquée de la variabilité environnementale. Des exemples sont documentés dans tous les groupes : par exemple chez les insectes (Harrison *et al.*, 1996 ; Verdu *et al.*, 2004 ; Figure 6), les amphibiens (Duellman & Trueb, 1986), les reptiles (Van Damme *et al.*, 1990) et les poissons (Baird & Krueger, 2003).

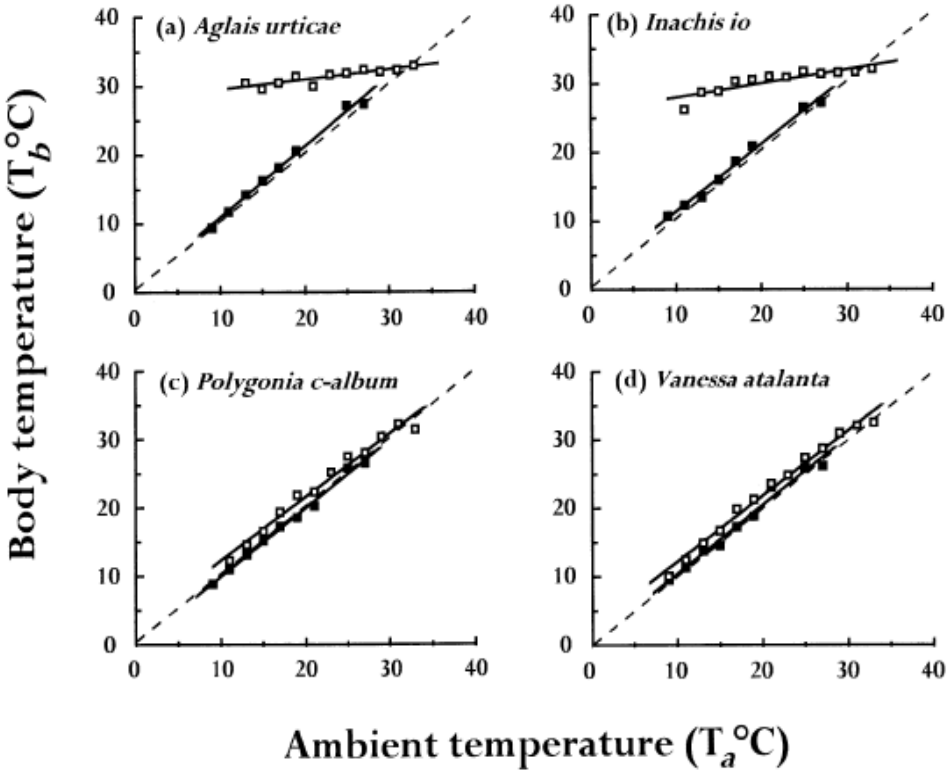


Figure 6. Stratégies de thermorégulation chez les chenilles de 4 espèces de papillons diurnes. Les carrés blancs représentent la température corporelle en fonction de la température environnementale pendant les périodes ensoleillées et les carrés noirs, pendant les périodes nuageuses. Les lignes pleines indiquent les régressions linéaires (moindres carrés) et les lignes pointillées représentent la thermoconformité (T_b=T_a).

Thermoregulatory strategies in caterpillars of 4 diurnal butterfly species. *Body temperatures of larvae are measured during periods of sun (open squares) and periods of total cloud cover (closed squares). Solid lines were fitted by least-square linear regression. Dashed lines represent thermoconformity (T_b=T_a).*

Source : Bryant *et al.*, 2000

Une méthodologie précise et des modèles conceptuels ont été développés pour mesurer quantitativement l'investissement dans la thermorégulation et replacer les adaptations thermiques dans un cadre évolutif. Une série d'index permettant de décrire la thermorégulation a été créée (Hertz *et al.*, 1993 ; Christian & Weavers, 1996).

Les espèces sont d'abord caractérisées par leurs préférences thermiques. Pour mesurer ces préférences, il est nécessaire de minimiser les contraintes liées à la thermorégulation (énergie, exposition aux prédateurs). Les préférences sont donc mesurées en conditions expérimentales dans un gradient thermique dans lequel les animaux peuvent facilement sélectionner la température de leur choix, sans qu'il y ait de coûts reliés à la

thermorégulation. Ensuite, on calcule l'intervalle de températures préférentiellement sélectionnées, défini généralement par les quartiles à 25% et 75% autour de la température moyenne (T_{set}). Parallèlement, il est nécessaire de mesurer les conditions thermiques environnementales auxquelles l'animal est soumis ainsi que sa propre température corporelle. Une méthodologie spécifique a également été développée pour mesurer la température environnementale. Les modèles biophysiques (Bakken & Gates, 1975 ; Bakken, 1992) ont permis, par la modélisation mathématique ou par la création de modèles physiques ayant les mêmes propriétés thermiques que l'espèce étudiée, de décrire finement l'environnement thermique dans lequel cette espèce évolue. Ensuite, il est possible de quantifier la qualité de la thermorégulation, c'est-à-dire dans quelle mesure la température de l'animal correspond à ses préférences en fonction des contraintes environnementales. Par exemple, une espèce « thermoconforme » vivant dans un environnement thermique homogène et stable aura une thermorégulation de bonne qualité alors que la même stratégie dans un environnement variable aboutira à une thermorégulation plus imprécise.

5. Modèle d'optimalité de la thermorégulation

De façon similaire à d'autres comportements comme l'alimentation (« optimal foraging theory » ; MacArthur & Pianka, 1966 ; Stephens & Krebs, 1986), la thermorégulation résulte d'un compromis entre coûts et bénéfices (Huey & Slatkin, 1976 ; Figure 7). Pour un animal, exprimer un comportement de thermorégulation lui permet d'atteindre et de maintenir une température optimale pour ses performances. Ainsi, par exemple, il maximise son efficacité au niveau énergétique en améliorant ses capacités de détection et de capture des proies et en diminuant sa durée de digestion tout en améliorant leur assimilation. Ces bénéfices dépendent directement de la forme de la courbe de performance. En effet, une espèce spécialiste des hautes températures aura un bénéfice supérieur à thermoréguler précisément par rapport à une espèce généraliste ou une espèce spécialiste de températures plus basses (voir section « sensibilité thermique des performances »). Des bénéfices additionnels peuvent également intervenir lorsque l'animal a des besoins physiologiques accrus, notamment lors de la reproduction ou de la mue.

Parallèlement aux bénéfices, la thermorégulation entraine inévitablement des coûts. Ces coûts sont beaucoup plus difficiles à quantifier car ils peuvent être de différentes natures et dépendent à la fois de facteurs intrinsèques et extrinsèques à l'animal. On distingue trois types de coûts : la dépense énergétique, le risque de prédation et le temps alloué qui peuvent affecter la valeur adaptative (« fitness ») des individus de manière plus ou moins directe. La thermorégulation, qu'elle soit comportementale ou physiologique induit une dépense énergétique. D'abord, l'élévation de la température augmente le métabolisme donc l'énergie dépensée. Ensuite, la recherche de sites favorables pour la thermorégulation implique en général des déplacements ou l'alternance de mouvements entre sites chauds et froids (« shuttling behaviour» = « navette ») pour maintenir une température stable. Ces différents comportements induisent en général une exposition accrue et des déplacements plus fréquents, ce qui augmente le risque de prédation (Huey, 1974). Enfin, le temps passé à thermoréguler n'est habituellement plus disponible pour d'autres activités comme la recherche de nourriture ou de partenaires sexuels.

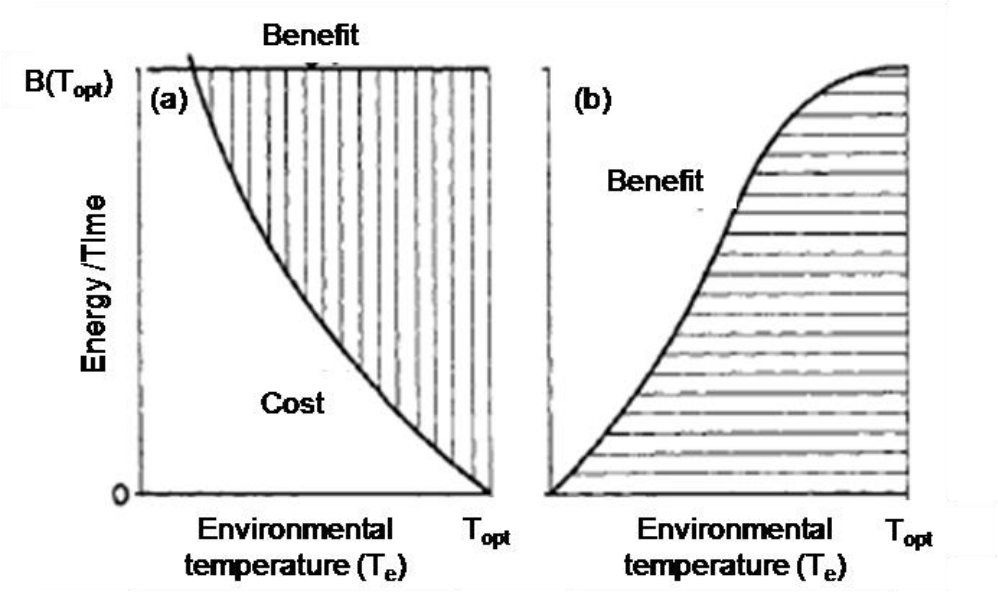


Figure 7. Le modèle d'optimalité de la thermorégulation des ectothermes. Les coûts (temps alloué) et les bénéfices (gain énergétique) dépendent de la stratégie adoptée par l'animal. La zone hachurée représente la différence entre les coûts et les bénéfices. (a) Pour un thermorégulateur précis, les bénéfices $B(T_{opt})$ seront équivalents dans tous les environnements, mais les coûts seront plus importants quand la température environnementale (T_e) est inférieure à la température optimale de performance (T_{opt}). (b) Pour un thermoconforme, il n'y a pas de coût quelque soit l'environnement mais les bénéfices seront plus faibles quand la température environnementale est inférieure à la température optimale de performance.

Opimality model of ectotherm thermoregulation. *The benefit and cost depend on the strategy adopted by the organism. The hatched area depicts the difference between the benefit and the cost. (a) A perfect thermoregulator will experience the same benefit $B(T_{opt})$ in all microenvironments, but experience a greater cost as the operative temperature of the microenvironment (T_e) falls below the thermal optimum for performance (T_{opt}). (b) A perfect thermoconformer will experience no cost in any microenvironment, but will experience less benefit as the operative temperature of the microenvironment falls below the thermal optimum for performance.*

Source : Huey & Slatkin, 1976

Le modèle théorique de Huey & Slatkin (1976) prédit donc que l'animal va exprimer un comportement de thermorégulation lorsque les bénéfices associés seront supérieurs aux coûts. Cependant, cet équilibre dépend autant de facteurs intrinsèques (préférences thermiques, statut physiologique) que de facteurs extrinsèques (qualité thermique de l'habitat, pression de prédation). Les stratégies visant à optimiser la thermorégulation répondent donc à un contexte écologique précis. Ainsi, le pouvoir explicatif de ce modèle a montré des limites dans certains contextes (Blouin-Demers & Nadeau, 2005).

6. La coadaptation thermique

À l'image des gènes, les différents traits physiologiques et comportementaux d'un individu ne s'expriment pas de manière indépendante mais interagissent. Lorsque ces interactions ont un effet positif sur la valeur sélective, la sélection naturelle doit théoriquement favoriser l'évolution coordonnée de ces traits (Dobzhansky, 1955 ; Lande, 1984 ; Wolf & Brodie, 1998). Ce processus est appelé « coadaptation » (Mayr, 1963). L'hypothèse de la coadaptation thermique (Huey & Bennett, 1987 ; revue par Angilletta *et al.*, 2002) appliquée aux ectothermes postule que la sensibilité thermique, le comportement et les traits d'histoire de vie évoluent de façon conjointe pour optimiser la stratégie de thermorégulation dans un environnement donné. Par exemple, les préférences thermiques devraient correspondre aux températures optimales de performance (Figure 8).

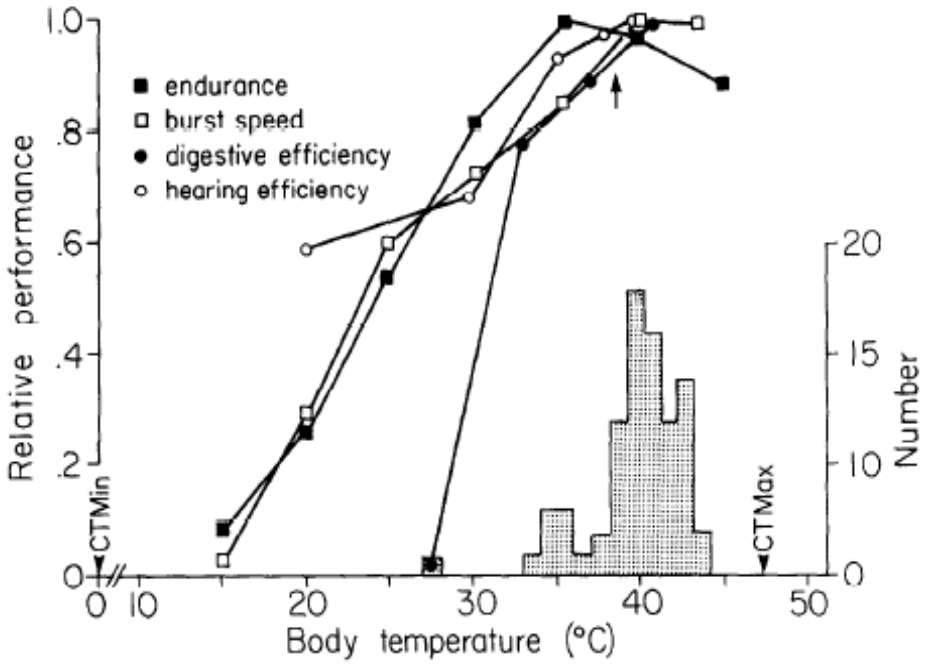


Figure 8. Coadaptation entre la sensibilité thermique et les températures préférées chez un lézard (*Dipsosaurus dorsalis*). CTMin et CTMax sont les températures inférieure et supérieure pour lesquelles la performance s'annule. L'histogramme représente la fréquence de distribution des températures corporelles des lézards en activité en conditions naturelles et la flèche indique la température préférée dans un gradient thermique en laboratoire. Les lézards évitent les températures extrêmes et sélectionnent activement des températures correspondant à l'optimum de performance.

Performance curves for several physiological systems in an iguanid lizard (*Dipsosaurus dorsalis*). *CTMin (CTMax) is the lower (upper) temperature at which the righting response is lost. The shaded histogram represents the frequency distribution of body temperatures of active lizards in nature, and the arrow indicates the preferred body temperature (PBT) of lizards in a laboratory thermal gradient. Lizards typically avoid extreme body temperatures and instead are active at and prefer temperatures near optimal for physiological performance.*

Source : Huey & Kingsolver, 1989

Cependant, plusieurs études réalisées tant à l'échelle intraspécifique (Diaz *et al.*, 2002 ; Perez *et al.*, 2003 ; Glanville & Seebacher, 2006 ; Yang *et al.*, 2008) qu'à l'échelle interspécifique (Dawson, 1975 ; Beitinger & Fitzpatrick, 1979 ; Huey & Bennett, 1987 ; Hertz *et al.*, 1988 ; Bauwens *et al.*, 1995) ont montré des résultats contrastés. Les décalages observés entre préférences thermiques et optimum de performance peuvent être liés au fait que les performances physiologiques d'un individu ne sont pas toutes optimisées à la même température. La meilleure stratégie peut donc consister à maximiser l'ensemble des performances, particulièrement celles qui affectent le plus la valeur sélective, plutôt qu'une performance en particulier. La relation entre optimum de performance et température

préférée dépend donc de la performance mesurée. De plus, comme les courbes de performance sont le plus souvent asymétriques, l'impact des variations de température corporelle autour de l'optimum sur les performances est plus fort vers les températures élevées que vers les températures basses (Figure 9). Les individus devraient donc théoriquement préférer des températures inférieures à leur optimum de performance pour éviter les températures extrêmes (Martin & Huey, 2008).

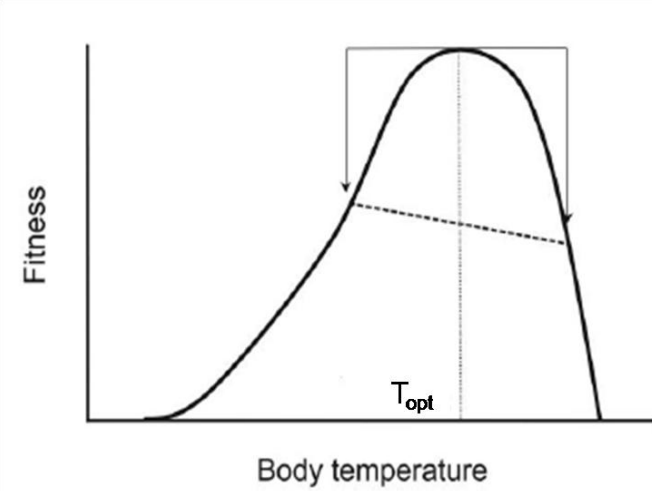


Figure 9. La valeur sélective des ectothermes varie selon la température de façon asymétrique. Un écart de température corporelle supérieure à la température optimale (T_{opt}) diminue la valeur sélective de manière plus importante que le même écart avec une température inférieure à T_{opt}.

Thermal dependence of fitness of ectotherms is highly asymmetric. *Consequently, a body temperature (T_b) higher than the optimal temperature (T_{opt}) reduces fitness more than a T_b the same level below the T_{opt}.*

Source : Martin & Huey, 2008

Les stratégies de thermorégulation ne peuvent donc pas être abordées en n'étudiant qu'un ou plusieurs traits séparément, mais en prenant en compte les interactions entre ces traits. Ce sont en effet ces interactions qui vont déterminer l'optimalité des stratégies mises en place. Ainsi, dans le modèle d'optimalité (Huey & Slatkin, 1976), les coûts et les bénéfices liés à la thermorégulation dépendent de la sensibilité thermique de l'espèce mais aussi de la qualité thermique du milieu. Cependant, alors que le modèle prédit que des contraintes environnementales données vont favoriser la mise en place d'une stratégie dominante, on peut aussi estimer que différentes stratégies peuvent s'exprimer dans un même environnement. Les coûts et les bénéfices pourraient, dans ce cas, être de nature différente tout en restant équilibrés.

7. Limites de l'approche comparative

Les études comparatives peuvent offrir d'excellentes opportunités pour étudier les adaptations et les stratégies qui ont émergé en réponse aux pressions de sélection. Pour Bradshaw (1987), l'adaptation est un concept indissociable d'une vision comparative et ne peut se mesurer et s'interpréter que sur des comparaisons. L'approche comparative peut se faire au niveau intraspécifique (stratégies individuelles, dimorphisme sexuel, adaptations locales, etc.) ou au niveau interspécifique. Dans ce dernier cas se pose une contrainte : différentes espèces se caractérisent par des histoires phylogénétiques propres. Les espèces peuvent donc avoir évolué de manière indépendante vers des traits similaires pour répondre à différentes pressions de sélection (processus d'évolution convergente qui peut être mis en évidence par une approche comparative), mais les espèces peuvent aussi partager des traits simplement parce qu'elles ont un ancêtre commun. Ces contraintes phylogénétiques limitent les interprétations évolutives des études comparatives (Garland & Adolph, 1994). Des méthodes analytiques et statistiques ont été développées afin de prendre en compte la phylogénie dans les études comparatives (Felsenstein, 1985).

Le biais phylogénétique peut être particulièrement problématique dans le cas de comparaisons de deux espèces. En effet, elles ne permettent pas de faire d'inférences évolutives sur les adaptations car elles n'offrent pas de « out-group », ce qui requiert au minimum trois espèces. Cependant, ces limites peuvent être minimisées en adoptant certaines précautions. Les espèces étudiées doivent être choisies judicieusement pour limiter les variables confondantes. Il est essentiel de prendre en compte le contexte environnemental. En effet, comparer deux espèces dans des environnements différents présente des contraintes majeures car il devient impossible de dissocier l'effet de l'environnement de l'effet de la phylogénie (Hulbert & Dawson, 1974 ; Hinsley *et al.*, 1993 ; Quinlan & Hadley, 1993). Pour améliorer la qualité des conclusions dans ce type d'études, un faisceau de prédictions *a priori* tenant compte des contraintes environnementales et des adaptations attendues doit être réalisé. Cette approche permet d'établir des corrélations entre les orientations physiologiques, comportementales et démographiques au sein de différentes espèces. De plus, l'étude combinée de plusieurs traits (« integrative study ») peut

permettre de comprendre comment ces traits interagissent (coadaptation par exemple) pour aboutir à une orientation particulière.

Dans ce travail, nous avons étudié deux espèces syntopiques appartenant à des groupes phylogénétiques distincts mais partageant de nombreuses similarités morphologiques et écologiques (voir Méthodes). Cette situation permet de comparer des stratégies contrastées au sein d'un même environnement. Les espèces étudiées sont soumises aux mêmes contraintes en termes de ressources (proies, refuges, température, etc.) et de pression de prédation. Ceci rend particulièrement instructif l'étude détaillée de ces stratégies car nous pouvons ainsi comprendre comment certaines adaptations (thermique par exemple) peuvent affecter le comportement et les traits d'histoire de vie chez des espèces ayant répondu différemment aux mêmes pressions de sélection.

8. Problématique de la thèse : une approche comparative des stratégies de thermorégulation chez deux colubridés

Les récentes avancées dans le domaine de la biologie thermique au niveau conceptuel comme au niveau méthodologique ont souligné la complexité des mécanismes régissant l'évolution des adaptations thermiques chez les ectothermes. En effet, les stratégies de thermorégulation impliquent un grand nombre de traits coadaptés, de la physiologie au comportement, jusqu'aux traits d'histoire de vie. De plus, il est nécessaire de prendre en compte l'environnement dans lequel évoluent les animaux, notamment la qualité thermique et la pression de prédation, pour comprendre la mise en place d'une stratégie donnée. Dans ce cadre, des hypothèses ont été formulées pour expliquer l'évolution vers certaines stratégies en fonction des contraintes environnementales. Ainsi, le degré de spécialisation thermique dépendrait de la qualité thermique de l'environnement : un environnement thermiquement peu contraignant devrait favoriser des espèces spécialistes avec des préférences élevées. En effet, d'après les hypothèses « hotter is better » et « a jack-of-all-temperatures is a master of none », une espèce spécialiste des hautes températures bénéficiera d'une meilleure valeur sélective qu'une espèce généraliste ou spécialiste de températures plus basses. Mais l'équilibre dépend directement des coûts

associés à la thermorégulation qui doivent être définis et quantifiés avec précision. Par exemple, la pression de prédation devrait façonner l'évolution des stratégies. D'après les modèles théoriques, une forte pression de prédation devrait favoriser des espèces spécialistes des hautes températures car en bénéficiant de meilleures performances physiologiques (croissance, reproduction) donc d'un meilleur succès reproducteur global, ces espèces à démographie rapide seront plus efficaces (Huey & Kingsolver, 1989). Cependant, les animaux peuvent répondre à la prédation par une grande diversité de stratégies d'exposition (« risk prone » *versus* « risk adverse ») et les adaptations thermiques des ectothermes pourraient être fortement modulées en fonction du degré d'exposition consenti par l'espèce. En effet, sacrifier des opportunités de thermorégulation pour rester à l'abri des prédateurs pourrait également être une stratégie efficace.

Les études d'espèces proches en sympatrie ont révélé qu'une grande diversité de stratégies pouvait s'exprimer au sein d'un même environnement où semblent agir les mêmes pressions de sélection (Belliure *et al.*, 1996 ; Grover, 1996 ; Sartorius *et al.*, 2002 ; Scheers & Van Damme, 2002 ; Singh *et al.*, 2002 ; Du *et al.*, 2006 ; Daly *et al.*, 2008). Des stratégies de thermorégulation contrastées peuvent donc coexister au sein des communautés d'ectothermes, répondant de manière différente à des contraintes similaires. Parmi les reptiles, de telles études ont essentiellement été conduites chez les lézards alors qu'il n'existe que de rares études comparatives sur les stratégies thermiques d'espèces sympatriques chez les serpents (voir Secor & Nagy, 1994 ; Bedford & Christian, 1998 ; Tanaka & Ota, 2002 ; Blouin-Demers *et al.*, 2003 ; Webb *et al.*, 2003 ; Carfagno & Weatherhead, 2008).

L'objectif de ce travail est donc de décrire les stratégies de thermorégulation de deux espèces de serpents présentant de fortes similarités écologiques et vivant en sympatrie à large et fine échelles. Les deux espèces étudiées sont relativement proches du point de vue phylogénétique et présentent des similarités morphologiques et écologiques importantes (voir section Matériel et méthodes). Cette situation offre l'avantage de minimiser les nombreux biais qui peuvent rendre difficiles les études comparatives interspécifiques évoquées ci-dessus (Garland & Adolph, 1994). Enfin, leur situation de syntopie permet de replacer les stratégies étudiées dans un contexte environnemental commun.

Dans la mesure où les adaptations thermiques ont une influence sur l'ensemble des traits des individus, de la physiologie au comportement jusqu'aux traits d'histoire de vie, l'objectif de ce travail est d'étudier les compromis liés à différentes stratégies en s'intéressant à ces différents niveaux (Figure 10). Cette approche intégrée n'a jamais été conduite sur un tel ensemble de traits chez d'autres espèces de serpents.

À travers six articles, les stratégies thermiques de la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*) ont été étudiées en insistant sur les relations de coadaptation entre les traits considérés dans le contexte général du modèle d'optimalité de la thermorégulation. L'article 1 (A1) décrit le fort contraste de température préférée entre les deux espèces et les impacts sur la sensibilité thermique des performances et les besoins énergétiques. Les articles 2 (A2) et 3 (A3) traitent des stratégies de thermorégulation en conditions naturelles, notamment la sélection de l'habitat, en insistant sur les contraintes et les bénéfices associés aux deux stratégies. L'article 4 (A4) décrit les stratégies alimentaires de *H. viridiflavus* et *Z. longissimus* en relation avec leurs besoins énergétiques. L'article 5 (A5) porte sur leur écologie spatiale : domaines vitaux et profils de déplacements. Enfin, l'article 6 (A6) étudie l'influence des stratégies thermiques sur leur démographie et sa sensibilité aux fluctuations climatiques.

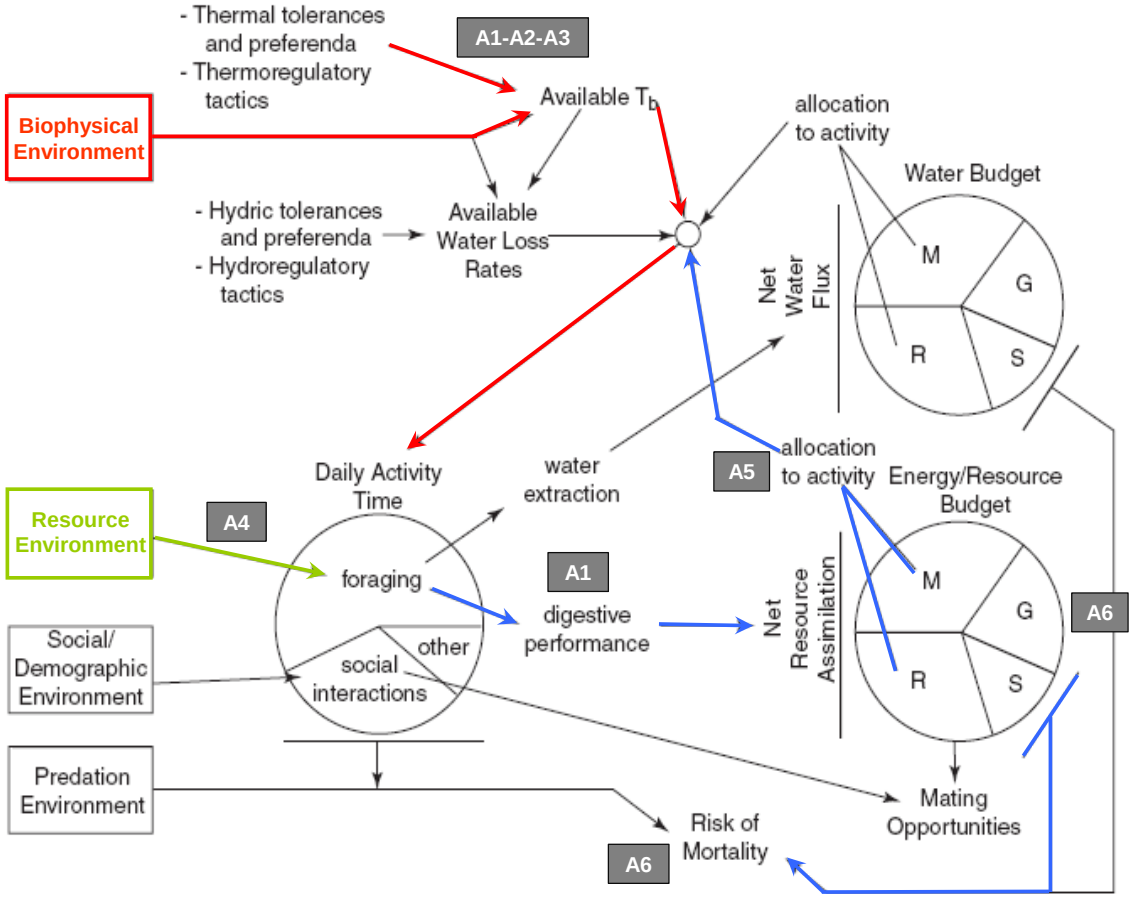


Figure 10. Une étude intégrée liant adaptations physiologiques, activité et démographie. Dans ce modèle conceptuel, quatre paramètres environnementaux peuvent influencer le temps journalier disponible pour la recherche de nourriture et les interactions sociales (reproduction). Cette allocation influence les budgets d'activité et le risque de prédation. Le succès d'alimentation et le taux d'assimilation déterminent le taux net de ressource assimilée (énergie, eau, nutriments, etc.) disponible pour la croissance (G), la maintenance (M), la mise en réserve (S) et la reproduction (R). Cette allocation influence les budgets énergétiques, les risques de prédation, les taux de croissance et le succès reproducteur. Les processus étudiés dans le cadre de la thèse sont en couleur (processus liés à la température en rouge, processus liés à la ressource trophique en vert, processus combinant thermique et trophique en bleu). Les différents articles de la thèse illustrant les différentes composantes de ce modèle sont indiqués de A1 à A6.

Conceptual model of physiological effects on population level processes via effects on activity and resource budgets. *Four operative components of the environment that potentially influence time available for allocation to the competing functions of social interaction and foraging. This allocation results in the daily time-activity budget and incurs a risk of mortality. Foraging success and assimilation rates determine the net assimilated resource (energy, water, nutrients, etc.) available for allocation to the competing functions of growth (G), maintenance (M), storage (S), and reproduction (R). This allocation results in the seasonal energy-mass budget and incurs a risk of mortality as well as determining the age-specific growth rates and allocation to reproduction (reproductive effort and fecundity). Processes studied during the PhD are colorized (thermal processes in red, trophic processes in green, and processes combining thermal and trophic parameters in blue). The articles composing the thesis that illustrate various components of the model are indicated in grey boxes from A1 to A6.*

Source : O'Connor *et al.*, 2006 (d'après Dunham *et al.*, 1989)

Méthodes et matériels d'étude

1. Espèces et site d'étude

1.1. Espèces étudiées : des similarités qui facilitent leur comparaison

La couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus* Laurenti, 1768) et la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus* Lacepède, 1789) sont deux espèces de la famille des colubridés qui présentent un certain nombre de similarités morphologiques et écologiques. D'un point de vue morphologique, ce sont des serpents de taille moyenne (140-160 cm pour *Z. longissimus* ; 120-150 cm pour *H. viridiflavus* ; Figure 1).

Figure 1. Photographies des espèces étudiées. A. Couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus*; B. Couleuvre d'Esculape *Zamenis longissimus*

Photography of study species. *(A.) European whipsnake,* H. viridiflavus *and (B.) Aesculapian snake,* Z. longissimus.

Photos : Hervé Lelièvre

Ces deux espèces possèdent des aires de répartition relativement similaires (Figure 2), notamment au niveau des limites Nord et Sud. La seule différence est que la couleuvre d'Esculape s'étend plus à l'Est alors que la couleuvre verte et jaune est remplacée par une espèce sœur (*Hierophis gemonensis*) dans cette zone. A une échelle locale, ces espèces coexistent souvent au sein des communautés de serpents qu'elles peuvent largement dominer comme l'ont montré des études réalisées en Italie (Filippi & Luiselli, 2006).

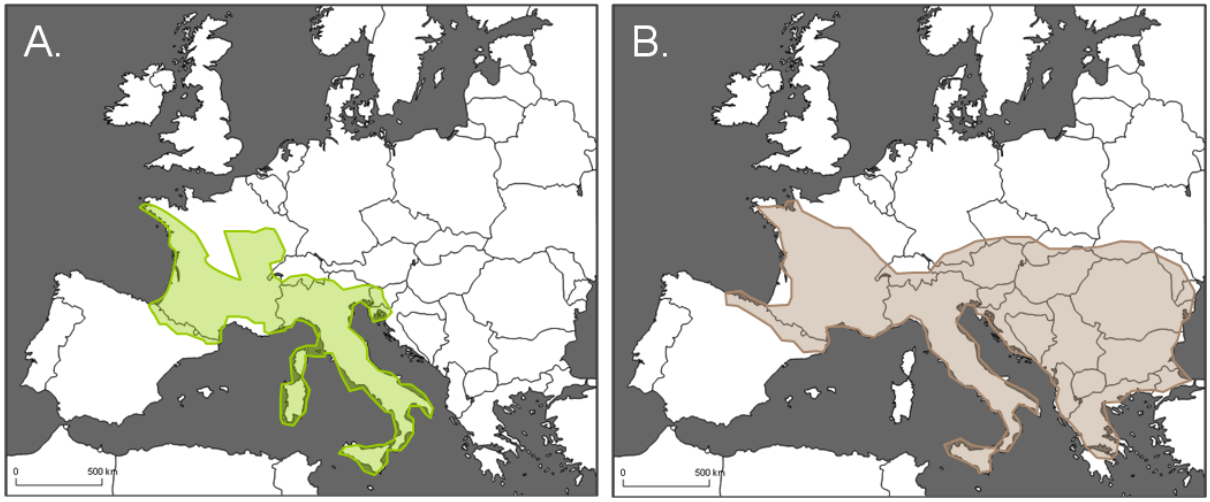


Figure 2. Aire de répartition des espèces étudiées. A. Couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus*; B. Couleuvre d'Esculape *Zamenis longissimus*

Distribution maps of study species. *(A.) European whipsnake,* H. viridiflavus *and (B.) Aesculapian snake,* Z. longissimus*.*

Source : Atlas of amphibians and reptiles in Europe; MNHN, SPN & SEH.

Ces serpents ont tous deux un mode de reproduction ovipare (Naulleau, 1984). Ils possèdent les mêmes cycles d'activité saisonnière (Bonnet *et al.*, 1999). L'hibernation s'étend de novembre à mars puis les accouplements ont lieu d'avril à juin. Les femelles pondent début juillet et les nouveau-nés émergent fin août-début septembre. Les profils d'activité journalière sont également comparables : les deux espèces sont essentiellement diurnes dans la zone géographique de notre étude, et peuvent parcourir de grandes distances, notamment pendant la période de reproduction (Naulleau, 1987 ; Ciofi & Chelazzi, 1994 ; Bonnet *et al.*, 1999). Les données disponibles sur leur régime alimentaire indiquent que ce sont des espèces relativement généralistes pouvant consommer micromammifères, reptiles, oiseaux, insectes et parfois amphibiens (Naulleau, 1984). Cependant, ces différentes études révèlent de fortes variations de régime alimentaire en fonction des populations considérées (Capula & Luiselli, 2002 ; Capizzi *et al.*, 2008). Enfin, un point important est que les deux espèces sont abondantes sur le site de Chizé et dominent largement la communauté locale de serpents (4 espèces présentes). En effet, ces deux espèces représentent environ 40% des captures chacune soit 80% des serpents capturés sur notre site d'étude.

Il faut noter qu'en France, ces espèces n'ont été que peu étudiées excepté à Chizé (voir par exemple Naulleau, 1987 ; Naulleau & Bonnet, 1995 ; Bonnet & Naulleau, 1996 ; Bonnet *et al.*, 1998 ; Bonnet *et al.*, 1999) et que la plupart des données disponibles sur leur écologie proviennent d'Italie.

Les données phylogénétiques actuelles les intègrent dans deux groupes distincts : les serpents ratiers (« ratsnakes ») pour la couleuvre d'Esculape et les serpents fouet (« racers » ou « whip snakes ») pour la couleuvre verte et jaune (Lenk *et al.*, 2001 ; Nagy *et al.*, 2004 ; Burbrink & Lawson, 2007) qui se seraient différenciés à l'Eocène (Figure 3). Les « ratsnakes » rassemblent de nombreux genres de colubridés de l'hémisphère Nord (*Elaphe, Pantherophis* et *Ptyas* notamment). Ce sont des serpents de taille moyenne (> 1m) consommant majoritairement des micromammifères et des oiseaux tués par constriction. Ce sont souvent des serpents discrets avec une tendance arboricole (Carfagno & Weatherhead, 2006 ; Pierce *et al.*, 2008). Les « racers » regroupent de nombreux genres sur tous les continents (*Masticophis*, *Coluber*, *Psammophis* et *Demansia* notamment). Ils se caractérisent par un corps long et élancé, des yeux de grande taille permettant la chasse à vue et présentent souvent des degrés d'exposition et d'activité importants (Shine, 1980 ; Secor & Nagy, 1994 ; Luiselli, 2006a).

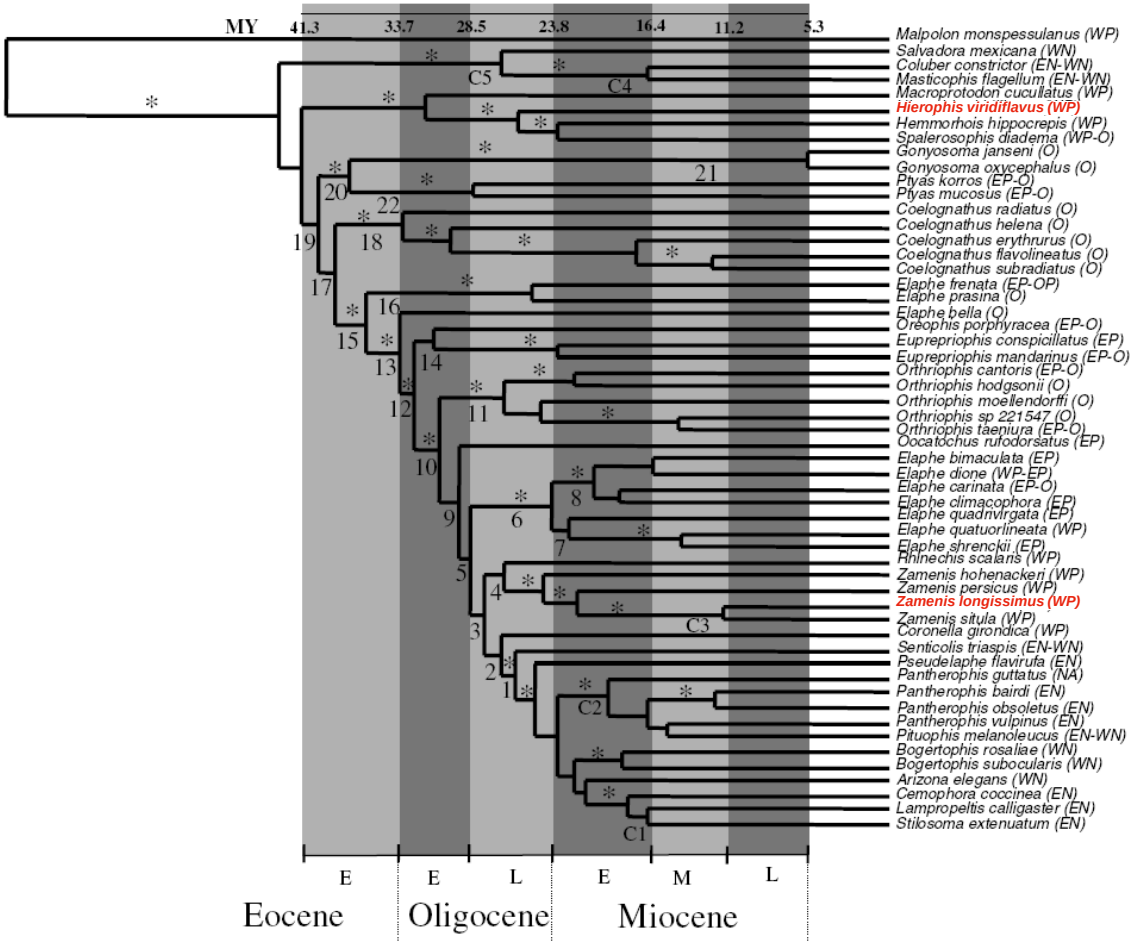


Figure 3. Chronogramme des colubridés dont les marqueurs sont actuellement disponibles avec les deux espèces étudiées (en rouge). Les zones géographiques des espèces sont : Paléarctique Ouest (WP), Paléarctique Est (EP), Orient (O), Néarctique Ouest (WN), Néarctique Est (EN). Les astérisques indiquent que la branche supporte plus de 95% de probabilité.

Chronogram of the phylogeny of the colubrid snakes for which vouchers are available. *Study species are highlighted in red. Geographic areas of terminal taxa are abbreviated as follows: WP, Western Palearctic; EP, Eastern Palearctic; O, Oriental; WN, Western Nearctic; EN, Eastern Nearctic. Asterisks above branches indicate branch support greater than 95% posterior probability support.*

Source : Burbrink & Lawson, 2007

1.2. Site d'étude

1.2.1. Situation géographique

Située à 20 km au sud de Niort (Deux-Sèvres), la forêt de Chizé (46°07' N ; 00°25' O) est l'un des plus grands massifs domaniaux de la région Poitou-Charentes (Figure 4). Une partie de la forêt (2579 ha sur les 4885 ha totaux) est classée Réserve Biologique Intégrale et

gérée par l'Office National des Forêts (ONF). Les études menées sur ce site ont pour but d'améliorer la gestion des espèces et des espaces.

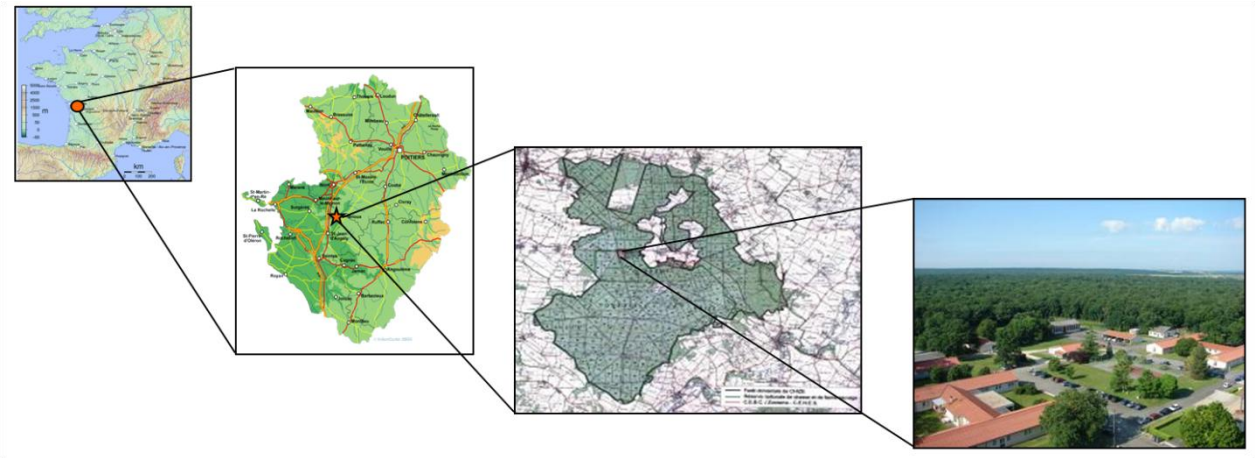


Figure 4. Localisation du site d'étude (CEBC-CNRS) en France.

Study site location in France.

1.2.2. Historique

La réserve se trouve sur une ancienne base militaire américaine installée dans le cadre des accords de l'OTAN en 1952, et a été entièrement clôturée à cette époque. Elle a accédé au statut de Réserve de Chasse en 1964, puis de Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage en 1973, et enfin de Réserve Biologique Intégrale (RBI) en 2005. Le Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), unité propre du CNRS, s'y est installé en 1969 et collabore à la gestion de la réserve avec l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) et l'ONF depuis 1982.

1.2.3. Climat, topographie, géologie, pédologie

Un climat océanique, avec une tendance subméditerranéenne, règne sur la forêt de Chizé (Figure 5). La pluviométrie moyenne observée est de 840 mm, la température moyenne annuelle de 12°C et l'ensoleillement de 2000 h (Météo France, station de Beauvoir, 1936 à 1996). La forêt, dont l'altitude moyenne varie de 47 à 101 m, est légèrement inclinée vers l'Ouest, et n'est traversée par aucun cours d'eau. Les sols sont dans l'ensemble

calcaires, superficiels et très filtrants (sols bruns neutrophiles à calciques décarbonatés, et peu de sols bruns calcaires à calciques).

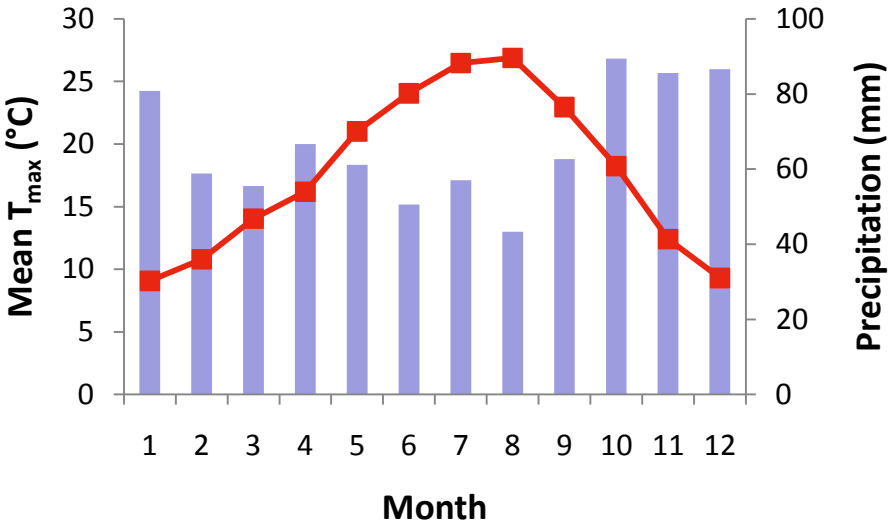


Figure 5. Conditions climatiques sur le site d'étude (CEBC-CNRS). Les températures représentées sont les maxima journaliers moyens (T_{max}). Les précipitations sont les cumuls mensuels.

Climatic conditions in the study site. *Temperatures are mean of the daily maxima (T_{max}) and precipitations are cumulated rainfall.*

Données Météo-France, station de Niort, moyennes sur la période 1989-2009.

1.2.4. La végétation

La forêt caducifoliée de Chizé possède une structure de peuplements forestiers très diversifiée. On peut toutefois la diviser en trois grandes zones (Pettorelli *et al.,* 2001, données non publiées) : la chênaie-charmaie, la chênaie-érablaie et la hêtraie. A cette composition initiale s'ajoute la tempête Lothar de décembre 1999 qui a touché une partie de la forêt, avec des dégâts plus importants au sud de la RBI, c'est-à-dire au niveau de la hêtraie. Cet événement exceptionnel a provoqué de grands changements dans le milieu et a notamment ouvert certaines parcelles, les rendant particulièrement favorables aux serpents. La RBI possède également plusieurs prairies permanentes ainsi qu'un important réseau de routes dont les accotements sont d'un intérêt non négligeable pour des espèces d'écotone (de lisière) comme les serpents (Figure 6).

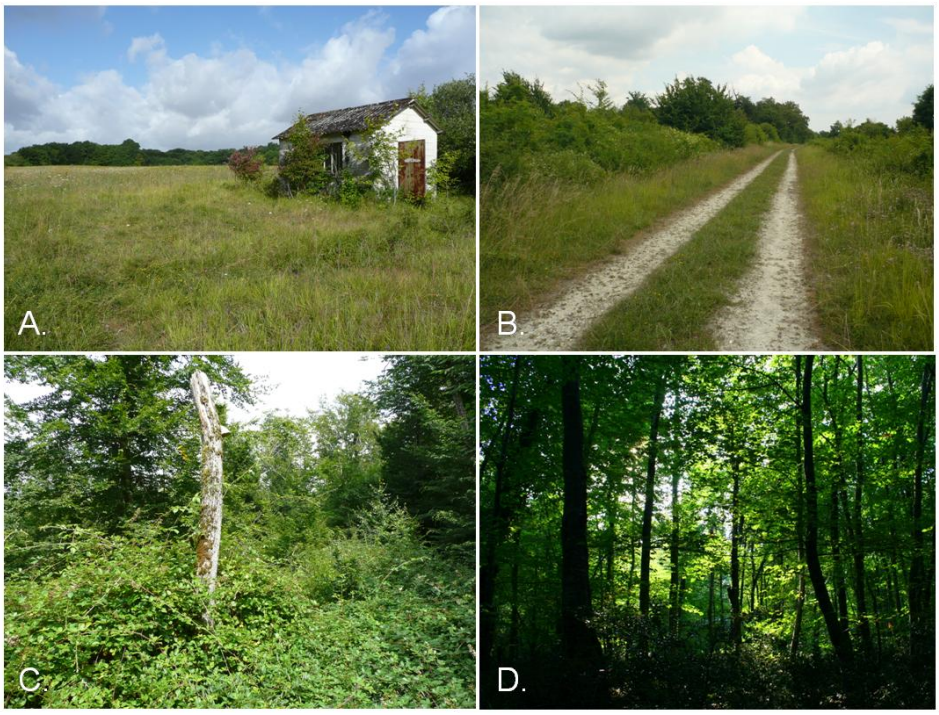


Figure 6. Exemples d'habitats composant la Réserve Biologique Intégrale (RBI) de Chizé. A. Prairie de Paitout; B. Chemin de ronde délimitant la RBI; C. Chablis forestier causé par la tempête de 1999; D. Hêtraie typique du massif de Chizé.

Various habitats of Chizé biological reserve. *A. Grassland; B. Pathway delimiting the reserve; C. Open area into the forest caused by the storm in 1999; D. typical beech grove of Chizé forest.*

Photos : Hervé Lelièvre

1.2.5. Les espèces clés pour les couleuvres : proies et prédateurs

Des inventaires faunistiques ont été réalisés dans la RBI par l'ONF, l'ONCFS et le CNRS entre 1994 et 2003. Le Tableau 1 présente un récapitulatif des espèces proies et prédateurs potentielles.

Parmi les proies potentielles des couleuvres, on trouve 12 espèces de micromammifères terrestres auxquelles on peut ajouter 6 espèces de chauves-souris. On compte également 7 espèces d'amphibiens et 6 espèces de reptiles dont font partie les espèces étudiées. Une trentaine d'espèces d'oiseaux (Passeriformes) ont une taille qui serait compatible pour faire partie du régime alimentaire des couleuvres. Enfin, de nombreuses espèces d'invertébrés pourraient être consommées : insectes et gastéropodes notamment.

En ce qui concerne les prédateurs, il faut d'abord citer les rapaces diurnes, particulièrement le circaète Jean-le-blanc qui est un prédateur spécialiste des reptiles (Gil & Pleguezuelos, 2001), la buse variable, prédateur généraliste consommateur régulier de

serpents (Naulleau, 1984 ; Selas, 2001 ; obs. pers.) et le milan noir qui peut en consommer de manière occasionnelle. Il faut également citer le renard roux et le sanglier qui sont des prédateurs opportunistes capables de consommer des serpents. Ces cinq espèces prédatrices peuvent consommer des individus adultes comme des juvéniles. Ensuite, d'autres espèces peuvent consommer des individus juvéniles. C'est le cas des mammifères carnivores terrestres et du hérisson.

La pression exercée par ces prédateurs dépend à la fois de l'importance relative des serpents dans leur régime alimentaire et de leur densité dans la RBI. Ainsi, le circaète n'est représenté que par un ou deux couples nicheurs selon les années, mais exerce une forte pression puisqu'un couple peut prélever plusieurs centaines de serpents pour élever son petit. La buse variable ne consomme des serpents qu'occasionnellement, mais plusieurs dizaines de couples sont dénombrés dans la RBI. Elle peut donc avoir un impact important. L'impact négatif du sanglier sur les populations de serpents a également été montré (Filippi & Luiselli, 2002). En ce qui concerne les autres prédateurs, leur impact est difficilement quantifiable car les serpents n'entrent que très occasionnellement dans leur régime alimentaire.

Tableau 1. Les proies et prédateurs de la couleuvre verte et jaune (*Hv*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zl*) dans la RBI de Chizé. La vraisemblance est indiquée (statut) comme certaine ou potentielle.

Prey and predator of European whipsnake (*Hv*) and Aesculapian snake (*Zl*) in Chizé.

Prey	Group	Species	Status	Snake species	References
	Insectivora	*Sorex araneus*	certain	Both	This study
		Crocidura russula	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008; this study
		Talpa europaea	certain	*Zl*	Capizzi *et al.*, 2008; this study
	Rodentia	*Sciurus vulgaris*	potential	Both	
		Glis glis	potential	Both	
		Elyomis quercinus	potential	Both	
		Myodes glareolus	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008; this study
		Microtus arvalis	certain	Both	This study
		Microtus agrestis	certain	Both	This study
		Apodemus sylvaticus	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008; this study
		Rattus norvegicus	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008
		Mus musculus	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008; this study
	Chiroptera	*Barbastella barbastellus*	potential	*Zl*	Naulleau, 1984 for chiroptera
		Myotis emarginatus	potential	*Zl*	
		Myotis beichteini	potential	*Zl*	

		Myotis nattereri	potential	*Zl*	
		Plecotus auritus	potential	*Zl*	
		Plecotus austriacus	potential	*Zl*	
	Amphibia	*Alytes obstetricans*	potential	*Hv*	
		Bufo bufo	potential	*Hv*	
		Rana dalmatina	potential	*Hv*	see Capizzi *et al.*, 2008 for *R. italica*
		Hyla arborea	potential	*Hv*	
		Triturus helveticus	potential	*Hv*	
		Triturus marmoratus	potential	*Hv*	
		Triturus cristatus	potential	*Hv*	
	Reptilia	*Natrix natrix*	certain	*Hv*	This study
		Zamenis longissimus	certain	*Hv*	Capizzi *et al.*, 2008; this study
		Hierophis viridiflavus	certain	*Hv*	Schmidlin *et al.*, 1996; this study
		Lacerta bilineata	certain	*Hv*	Capizzi *et al.*, 2008; this study
		Podarcis muralis	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008; this study
		Vipera aspis	certain	*Hv*	Vanni & Lanza, 1977; this study
	Aves	~30 passeriform	certain	Both	Capizzi *et al.*, 2008; this study
	Arthropoda	various insects	certain	*Hv*	Capizzi *et al.*, 2008; this study
	Gasteropoda	various species	potential	*Hv*	
	Oligochaeta	*Lumbricus* sp	certain	*Hv*	Rugiero *et al.*, 2002
Predator					
	Carnivora	*Mustele nivalis*	potential	Both	
		Meles meles	potential	Both	
		Martes foina	potential	Both	
		Genetta genetta	potential	Both	
		Martes martes	potential	Both	
		Putorius putorius	potential	Both	
		Vulpes vulpes	potential	Both	
	Ungulata	*Sus scrofa*	potential	Both	Filippi & Luiselli, 2002
	Aves	*Circaetus gallicus*	certain	Both	Gil & Pleguezuelos, 2001
		Buteo buteo	certain	Both	Selas, 2001; this study
		Milvus migrans	potential	Both	
	Reptilia	*Hierophis viridiflavus*	certain	Both	Schmidlin *et al.*, 1996; Capizzi *et al.*, 2008; this study

2. Méthodes d'étude

Ce travail de thèse porte sur deux niveaux d'analyse : des mesures à l'échelle individuelle réalisées sur un faible nombre d'individus et des études à l'échelle des populations (Tableau 2).

Tableau 2. Résumé des différents traits mesurés pendant la thèse chez la couleuvre verte et jaune (EWS) et la couleuvre d'Esculape (AS). De haut en bas : sensibilité thermique (vitesse de reptation, fréquence des coups de langue, force de traction, métabolisme, vitesse de digestion, capacités de jeûne) préférences thermiques (en statut standard, en digestion et en mue), sélection de l'habitat, thermorégulation en conditions naturelles, régime alimentaire, croissance et taux de survie.

Traits measured during the PhD on European whipsnake (EWS) and Aesculapian snake (AS).

Trait measured	**Period**	**Sample size**	
		EWS	AS
Thermal sensitivity			
Crawling speed	2006	19	13
Tongue flicking	2006	19	13
Traction force	2006	19	13
Metabolism	2007	9	11
Digestion	2007	8	5
Fasting ability	2007	15	16
Thermal preferences			
Standard state	2007	10	11
Digestive state	2007	10	11
Moulting state	2007	4	5
Habitat selection	2007-2008	41	41
Field thermoregulation	2007-2008	30	27
Diet	1989-2009	234	210
Growth rate	1989-2009	403	285
Survival rate	1997-2009	499	568

2.1. Mesures individuelles

2.1.1. Sensibilité thermique des performances

En 2006, nous avons mesuré la sensibilité thermique des deux espèces. Plusieurs performances ont été testées : vitesse de reptation (Figure 7), fréquence des battements de la langue (« tongue flicking ») et force de contraction musculaire. Pour les tests de performance, les serpents ont été soumis à des températures de 10, 15, 20, 25, 30 et 33°C, ce qui se rapproche d'autres études menées sur des couleuvres en milieu tempéré (Blouin-Demers *et al.*, 2003). Ces températures restent éloignées des seuils critiques décrits pour ces espèces, inférieur à 5°C et supérieur à 36°C. Les animaux ont été placés en enceinte climatique (*Pharmaclim Vötsch Industrietechnik* ; Figure 7) à la température cible durant 6 heures et ils étaient soumis à une température test par jour. Durant la nuit, ils étaient maintenus dans une pièce à environ 20°C et disposaient d'un récipient d'eau pour boire et se baigner. Cependant, afin d'éviter la prise en compte des effets de fatigue éventuels, le passage des animaux aux différentes températures a été rendu aléatoire. Les tests ont été réalisés dans une pièce à la température cible pour éviter des variations de la température interne du serpent pendant la durée du test. La température des individus était mesurée avant et après les tests avec un thermomètre infrarouge pour s'assurer que la variation par rapport à la température cible restait négligeable (< 1°C pour l'ensemble des individus testés).

Figure 7. Quelques illustrations du travail réalisé pendant la thèse. A. Test de performance locomotrice sur une couleuvre d'Esculape; B. Chirurgie d'une couleuvre verte et jaune pour l'implantation du matériel de suivi; C. Enceinte climatique (*Pharmaclim Vötch Industrietechnik*) utilisée pour contrôler la température corporelle des couleuvres avant les tests de performance ; D. Suivi télémétrique des couleuvres dans la Réserve Biologique Intégrale de Chizé.

Laboratory and field work conducted during the PhD. *A. Performance test (crawling speed) on Aesculapian snake; B. Surgical implantation of loggers in European whipsnake; C. Climatic chambers* (*Pharmaclim Vötch Industrietechnik*) *used to control snake body temperature prior to performance tests; D. Radio-telemetric monitoring of snakes conducted in Chizé biological reserve.*

Photos : Coraline Moreau (A, D), Hervé Lelièvre (B, C).

2.1.2. Préférences thermiques

En 2007 et 2008, des individus de chaque espèce ont été équipés d'enregistreurs de température (8 kb *iButton thermochron DS1922, Dallas Semiconductor, Dallas, USA*; Figure 8). Comme les espèces étudiées sont de taille relativement réduite, les enregistreurs ont été miniaturisés au laboratoire selon la méthode de Robert & Thompson (2003). Un émetteur radio (*R1650, Advanced Telemetry Systems, Isanti, USA*; Figure 8) a également été implanté. Le protocole de chirurgie pour l'implantation du matériel (Figure 7) a été adapté de Reinert & Cundall (1982) et Whitaker & Shine (2002).

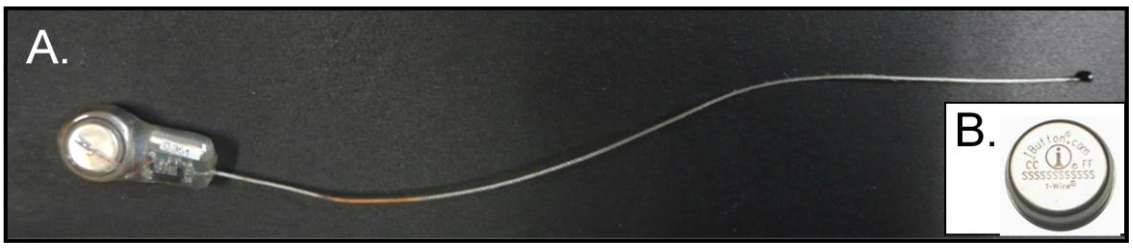


Figure 8. Matériel utilisé pour les suivis thermiques et télémétriques des couleuvres. A. Emetteur radio (*R1650, Advanced Telemetry Systems, Isanti, USA*), 2.2g ; B. Enregistreur automatique de température (*8 kb iButton thermochron DS1922, Dallas Semiconductor, Dallas, USA),* 17 x 6 mm, 4 g. Précision ± 0.5°C.

Loggers used for snake monitoring. *A. Radio-transmitter (R1650, Advanced Telemetry Systems, Isanti, USA), 2.2g; B. Temperature data logger (8 kb iButton thermochron DS1922, Dallas Semiconductor, Dallas, USA), 17 x 6 mm, 4 g. Precision ± 0.5°C.*

Durant l'été 2007, nous avons mesuré les préférences thermiques exprimées par les deux espèces sous différents statuts physiologiques (standard, postprandial et préparation de mue) en conditions contrôlées de laboratoire. Pour cela, les individus équipés d'enregistreurs de température ont été placés dans un gradient thermique (bac en ciment de 3x3 m) recouvert d'une bâche. Nous avons également mesuré la sensibilité thermique des performances physiologiques intervenant dans le budget énergétique : métabolisme et vitesse de digestion.

2.1.3. Thermorégulation en conditions naturelles

Durant les saisons 2007 et 2008, nous avons étudié la thermorégulation ainsi que la sélection de l'habitat en conditions naturelles. Les individus équipés ont été relâchés sur le lieu de leur capture et suivis par télémétrie durant leur saison d'activité, entre mai et septembre (Figure 7). Les localisations étaient réalisées tous les deux jours avec une grande précision (< 1m) puisque l'animal était généralement observé ou entendu lorsqu'il était en activité (thermorégulation active = « basking », ou déplacement). L'habitat était décrit à plusieurs échelles spatiales selon un protocole adapté de Blouin-Demers & Weatherhead (2001b). Des descriptions aléatoires étaient associées à chaque description de l'habitat des serpents de manière à quantifier la sélection au sein de l'habitat disponible. Les enregistrements thermiques étaient réalisés simultanément toutes les 30 min dans les serpents (température corporelle T_b) et dans l'environnement (température effective T_e). Les T_e de l'environnement correspondent à la distribution nulle des T_b d'un animal qui

n'exprimerait aucun comportement thermorégulateur (Bakken & Gates, 1975) dans un environnement thermique variable. Ces températures sont mesurées avec des modèles physiques ayant des propriétés thermiques similaires à celles d'un serpent. Le matériau le plus utilisé dans les études de biologie thermique est le cuivre car il possède une bonne conductivité. Nous avons fabriqué un autre type de modèle à partir de tuyaux d'arrosage bouchés aux extrémités, remplis d'eau et colorés de noir pour mimer la coloration des couleuvres, et donc leur réflectivité (Figure 9). En comparant les profils thermiques d'un modèle en tuyau et d'un modèle en cuivre à celui d'un serpent mort soumis aux mêmes conditions, nous avons vérifié qu'ils possèdent la même inertie (R^2 = 0.812 à 0.986 selon les modèles ; Lelièvre, 2005). Au total, 20 modèles ont été réalisés puis disposés dans des zones-clés (forêt, buissons, à 20 cm sous terre et en plein soleil).

Figure 9. Modèle physique utilisé pour les mesures de température environnementale. Le modèle (35x2cm) est confectionné en tuyau plastique équipé d'un enregistreur automatique de température, rempli d'eau, puis bouché aux deux extrémités.

Physical model used to measure environmental operative temperatures. *Models (35x2cm) are built with plastic tubes, filled with water, and an automatic temperature data logger is placed inside*.

Photo : Hervé Lelièvre

2.2. Mesures populationnelles

Depuis 1989, un suivi des populations de serpents par capture-marquage-recapture a été initié au CEBC par Guy Naulleau. Ce suivi a ensuite été étendu à l'ensemble de la RBI à partir de 1997. Différentes zones ont été successivement équipées de plaques de fibrociment entre 1997 et 2005 (Figure 10). Ces plaques sont utilisées par les serpents puisqu'elles leur permettent une bonne thermorégulation, assurent une protection contre les prédateurs aériens (buse ou circaète Jean-le-blanc) et constituent une source de nourriture en raison de leur colonisation par des micromammifères (Graitson & Naulleau,

2005). Quatre espèces sont suivies dans la RBI : la couleuvre d'Esculape et la couleuvre verte et jaune qui représentent la grande majorité des captures (~80%) ainsi que la couleuvre à collier (*Natrix natrix*) et la vipère Aspic (*Vipera aspis*).

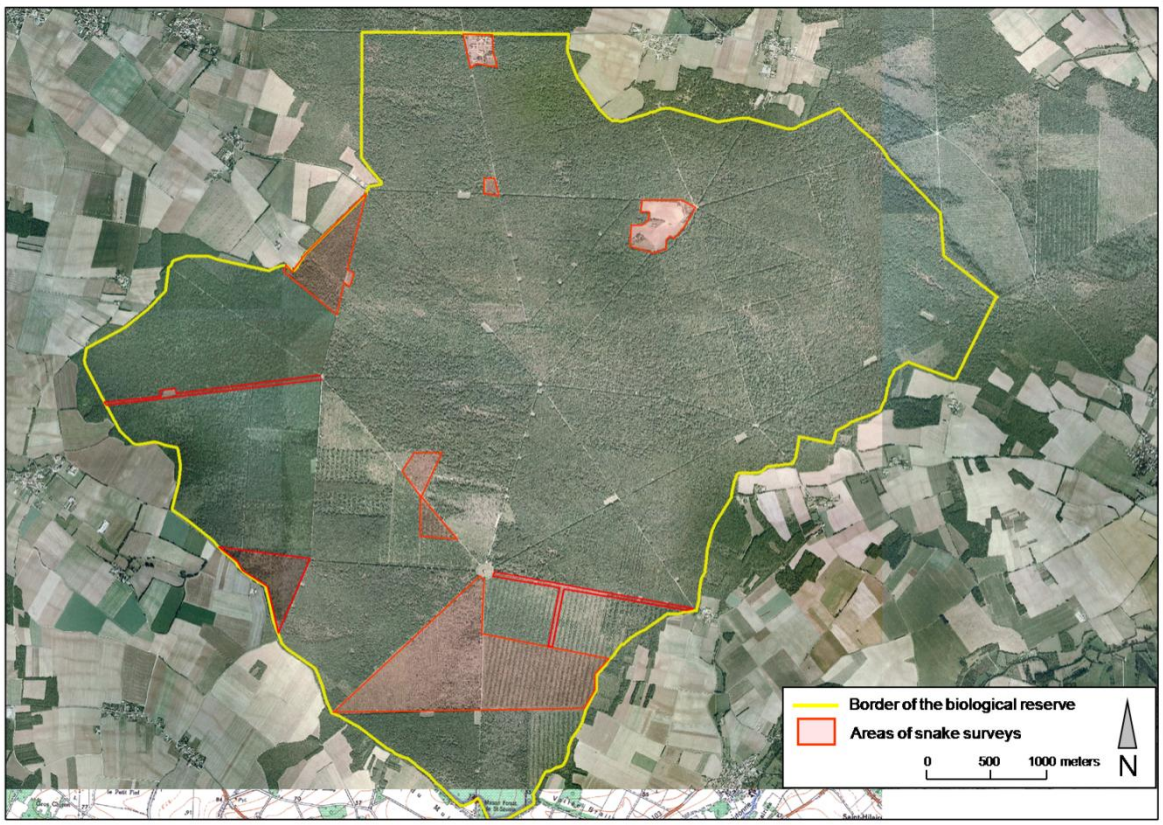


Figure 10. Les sites de suivi de populations de serpents (en rouge) initiés en 1997 dans la Réserve Biologique Intégrale (RBI) de Chizé. La clôture délimitant la RBI est représentée par le trait jaune. Les zones de suivi correspondent pour la plupart aux parcelles ouvertes (prairie ou régénération).

Areas where snakes are monitored since 1997 in Chizé biological reserve. *Note that these areas correspond to open habitats (grassland or scrubland).*

Source : BD Ortho (IGN) modifiée sous ArcGIS 9.2

Les individus sont capturés sous les plaques pendant leur saison d'activité, entre avril et octobre (Figure 11). Ils sont ensuite mis en sac puis ramenés au laboratoire pour y être marqués et mesurés. Pour chaque serpent, l'espèce, le sexe et la classe d'âge sont déterminés. Chaque serpent est mesuré en longueur avec un mètre a ruban (longueur museau-cloaque (snout-vent length (SVL), longueur de la queue, ± 0,5 cm) et pesé avec une balance électronique (± 1 g pour les adultes ; ± 0,1 g pour les juvéniles). D'autres mesures biométriques sont effectuées au niveau de la tête (longueur du crâne, largeur de la tête, longueur de la mâchoire, diamètre des yeux et distance entre les narines, ± 0,01 mm).

Figure 11. Capture d'une couleuvre verte et jaune sous une plaque de fibrociment dans la Réserve Biologique de Chizé (RBI). Au total, près de 800 plaques ont été disposées entre 1997 et 2005 dans la RBI.

A European whipsnake captured under a concrete slab in the Chizé biological reserve. *Almost 800 slabs have been disposed throughout the reserve between 1997-2005.*

Photo : X. Bonnet

Les caractéristiques physiologiques des individus sont également observées et notées. Le statut reproducteur des femelles et la présence de proie en digestion sont déterminés par palpation de l'abdomen (présence de follicules ou d'œufs au niveau des ovaires, présence de proie dans l'estomac). Si des restes de digestion (fèces, régurgitation) sont observés dans le sac de capture, ils sont systématiquement récoltés pour être identifiés. Enfin, les animaux sont marqués individuellement et de manière permanente par brûlure des écailles ventrales (Figure 12).

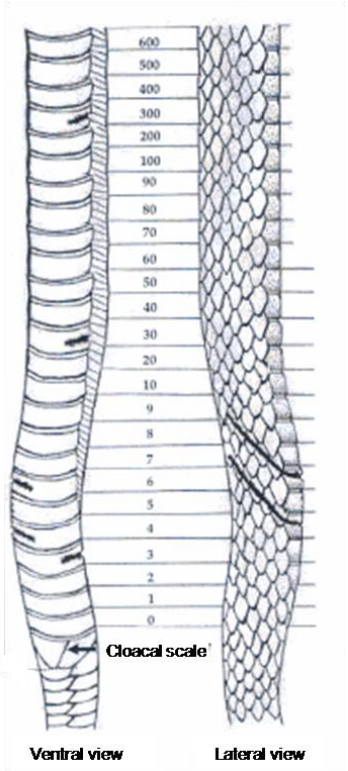


Figure 12. Système de marquage utilisé pour le suivi des populations de serpents dans la Réserve Biologique Intégrale de Chizé depuis 2001. L'individu représenté est le 333.

Marking code used for snake population monitoring since 2001 in Chizé biological reserve. *Exemple of individual 333.*

2.3. Analyses statistiques

Ce paragraphe ne constitue qu'une synthèse des méthodes employées durant la thèse puisque les analyses statistiques sont détaillées au niveau de chaque article.

Dans le chapitre 1, la comparaison des préférences thermiques et des performances physiologiques a été réalisée en utilisant des modèles linéaires à effets mixtes. Dans chaque cas, l'espèce était considérée comme facteur fixe et l'individu comme facteur aléatoire. Cette méthode permet de prendre en compte la variabilité interindividuelle au sein de chaque espèce, qui peut être liée à des facteurs intrinsèques (taille, musculature, stratégie individuelle, etc.) ou à des facteurs méthodologiques (nombre de mesures par individu).

Ces modèles ont également été utilisés dans le chapitre 2 pour comparer les profils de thermorégulation en conditions naturelles ainsi que la sélection de l'habitat. En effet, étant donné que les durées de suivi diffèrent fortement entre les individus, leur poids relatif dans l'analyse est variable. Il est donc nécessaire de corriger cette variabilité en prenant en compte ce poids individuel dans les comparaisons interspécifiques.

Un autre biais potentiel relatif aux données de télémétrie est l'autocorrélation temporelle. En effet, la température corporelle, tout comme la localisation d'un animal (habitat sélectionné) sont généralement liées à la température et la localisation précédentes. Plus l'intervalle entre les deux mesures est court, plus la mesure à l'instant t va influencer la mesure à t+1. Malheureusement, la prise en compte de ce phénomène demeure complexe. Néanmoins, dans notre étude, ce biais est fortement atténué pour deux raisons. D'abord, l'intervalle entre deux mesures successives (30 min pour les enregistrements thermiques, et 2 jours pour les localisations télémétriques) parait suffisamment long pour minimiser l'autocorrélation. De plus, les mesures sont réalisées simultanément pour l'ensemble des individus. Le degré d'autocorrélation est donc identique pour chacun, et ne devrait donc pas affecter la validité des résultats obtenus.

Pour tester les effets de différents facteurs dans les chapitres 1, 2 et 5, nous avons préférée la méthode basée sur le critère d'Akaiké (AIC) à l'utilisation des *p-values*. Ce critère permettant de comparer différents modèles, afin de quantifier le poids relatif de chaque facteur, s'avère plus robuste que l'approche classique.

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé en utilisant les logiciels R 2.9.1 et Statistica 7.1. Le seuil de significativité utilisé est $\alpha = 0.05$.

Résultats

Les résultats seront abordés sous formes d'articles pouvant être soit acceptés (A1), soit soumis (A2 et A3), soit en préparation (A4, A5 et A6). Ils sont composés de cinq chapitres qui correspondent aux articles cités précédemment excepté le chapitre 2 qui regroupe les articles A2 et A3. Chaque chapitre est composé d'un résumé détaillé du ou des articles (en français) et de l'article (en anglais).

Les articles sont listés ci-dessous :

A1. Thermal strategies and energetic in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure strategies

A2. Contrasted thermal preferences dictate habitat use and realized performance in two sympatric colubrid snakes

A3. Thermal benefits of artificial shelters in snakes: a radio-telemetric study in two sympatric colubrids

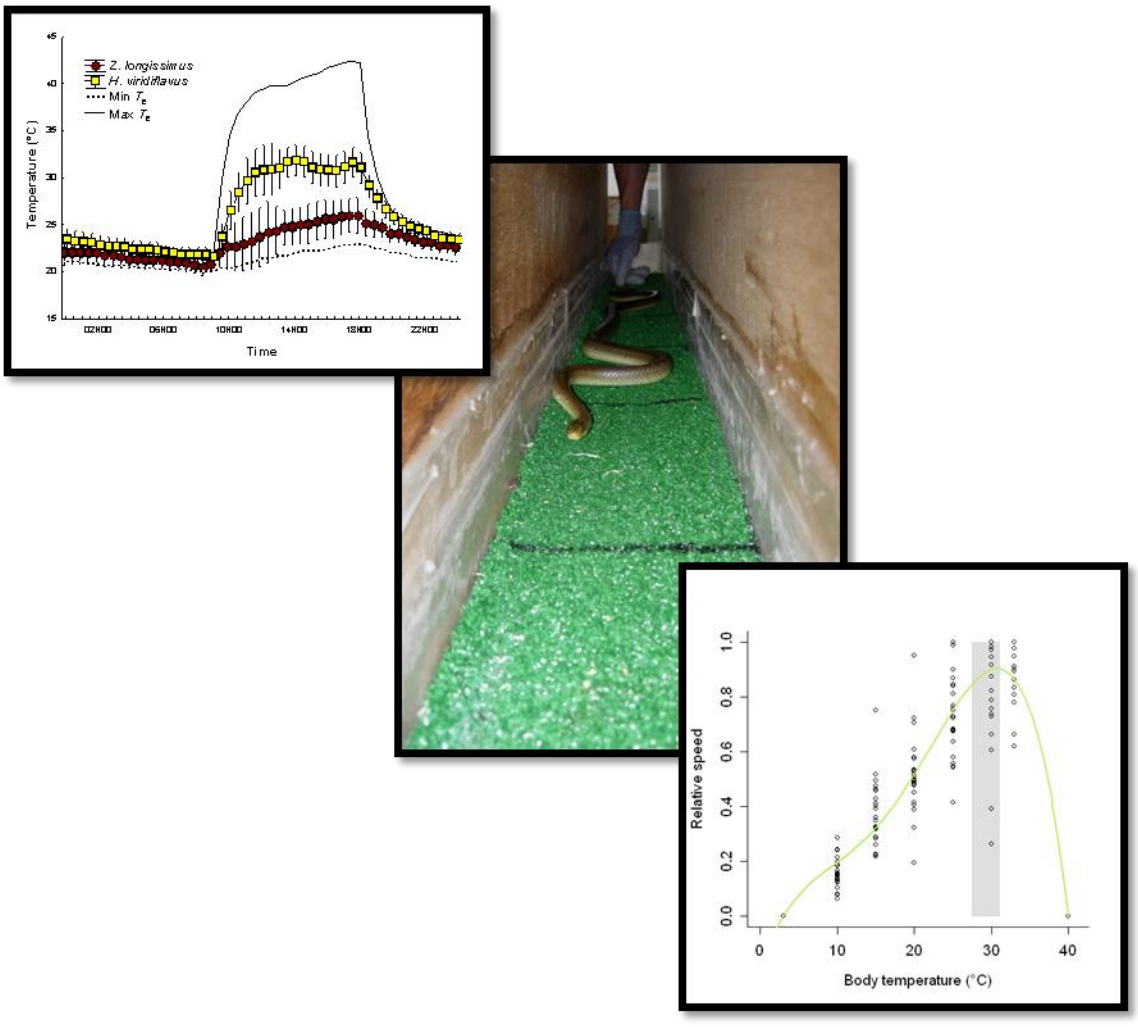
A4. Does dietary composition reflect contrasted energy requirements in two syntopic colubrid snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*)?

A5. Reproductive and energetic determinants of spatial ecology in two sympatric colubrid snakes

A6. Thermal requirements and exposure affect demographic traits in two sympatric colubrid snakes

CHAPITRE 1

Les relations entre besoins thermiques, performances et énergétique



Résumé du chapitre

Dans ce chapitre correspondant à l'article A1, nous avons étudié les stratégies thermiques de la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*) en considérant notamment la sensibilité des performances physiologiques et locomotrices. En équipant des individus de chaque espèce avec des enregistreurs automatiques de température, nous avons mis en évidence un fort contraste dans leurs températures corporelles préférées (« PBT ») en conditions contrôlées de laboratoire (T_{set} = 27.5-31.0°C chez *H. viridiflavus* versus 21.5-25.5°C chez *Z. longissimus*). De plus, les températures sélectionnées restent différentes chez des individus avec des statuts physiologiques habituellement associés à une élévation des préférences thermiques tels que la mue ou la digestion. Des suivis en conditions naturelles ont confirmé ce contraste d'exploitation thermique.

Nous avons également testé l'hypothèse de la coadaptation thermique entre température préférée et optimum thermique de performance. Les tests réalisés sur la vitesse de reptation, la fréquence des coups de langue et la cinétique de digestion soulignent que *H. viridiflavus* possède des températures optimales plus élevées que *Z. longissimus* ($> T_o$) et montre une plus grande spécialisation thermique ($< B_{80}$). Ces résultats confirment la coadaptation thermique chez chacune de ces espèces. Pour explorer les conséquences énergétiques de ces stratégies thermiques, nous avons mesuré leur métabolisme standard (« SMR ») à différentes températures. Les normes de réaction métaboliques se sont révélées similaires, éliminant l'hypothèse d'une adaptation métabolique marquée chez ces espèces. Cependant, en tenant compte de leurs préférences thermiques contrastées, nous avons montré que *H. viridiflavus* dépense environ deux fois plus d'énergie que *Z. longissimus* (respectivement [1.69-2.26] *versus* [0.81-1.24] $J.h^{-1}.g^{-1}$ pour les bornes inférieures et supérieures de T_{set}). En maintenant des individus en captivité dans un gradient thermique avec des nourrissages réguliers, nous avons observé une perte pondérale plus rapide chez *H. viridiflavus* soulignant ainsi les besoins énergétiques supérieurs chez cette espèce.

Cet article pose les bases physiologiques du contraste de stratégies thermiques entre les deux espèces. Il met en évidence le fait qu'en milieu tempéré, où les conditions thermiques

sont limitantes pour les ectothermes, deux espèces par ailleurs relativement similaires peuvent néanmoins fortement diverger au niveau de leurs besoins thermiques. De plus, il illustre comment les préférences thermiques vont influencer, par des mécanismes de covariation, différents traits des individus, de leurs performances à leurs besoins énergétiques.

Running head: thermo-energetic correlates of exposure in snakes

Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure

Hervé Lelièvre [1, 2], Maxime Le Hénanff [1, 2], Gabriel Blouin-Demers [3], Guy Naulleau [1] & Olivier Lourdais [1]

[1] *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers en Bois, France*

[2] *Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France*

[3] *Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, Canada*

Correspondence:

Hervé Lelièvre, CEBC-CNRS UPR 1934

79360 Villiers en Bois, France

Phone: + 33 (0) 5 49 09 96 16

Fax: + 33 (0) 5 49 09 65 26

E-mail: lelievre@cebc.cnrs.fr

Accepted in: *Journal of Comparative Physiology B*

Abstract

1. The thermoregulatory strategy of reptiles should be optimal if ecological costs (predation risk and time devoted to thermoregulation) are minimized while physiological benefits (performance efficiency and energy gain) are maximized.

2. Depending on the exact shape of the cost and benefit curves, however, different thermoregulatory optima may exist, even between sympatric species.

3. We studied thermoregulation in two coexisting colubrid snakes, the European whipsnake (*Hierophis viridiflavus*, Lacépède 1789) and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*, Laurenti 1768) that diverge markedly in their exposure, but otherwise share major ecological and morphological traits.

3. The exposed species (*H. viridiflavus*) selected higher body temperatures (~ 30°C) than the secretive species (*Z. longissimus*, ~ 25°C) both in a laboratory thermal gradient and in the field. Moreover, this difference in body temperature was maintained under thermophilic physiological states such as digestion and moulting.

4. Physiological and locomotor performances were optimized at higher temperatures in *H. viridiflavus* compared to *Z. longissimus*, as predicted by the thermal coadaptation hypothesis.

5. Metabolic and energetic measurements indicated that energy requirements are at least twice higher in *H. viridiflavus* than in *Z. longissimus*.

6. The contrasted sets of coadapted traits between *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* appear to be adaptive correlates of their exposure strategies.

Key words:

Ectotherm, thermal preference, coadaptation, metabolic reaction norm, energy budget, thermoregulatory strategy

Introduction

The body temperature of ectotherms affects most traits, from physiological performance (Stevenson *et al.*, 1985; Angilletta *et al.*, 2002; Blouin-Demers *et al.*, 2003) to growth rates (Goldsbrough *et al.*, 2004), and reproductive success (Shine *et al.*, 1997). Ultimately, therefore, temperature has a significant impact on fitness in ectotherms (Huey & Kingsolver, 1989). Terrestrial reptiles can buffer to some extent the ubiquitous impacts of body temperature on performance by thermoregulating. Thermoregulation is achieved mainly via habitat selection (Reinert, 1984b; Huey, 1991; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001a; Blouin-Demers & Weatherhead, 2002a). The optimal investment in thermoregulation depends on the ratio between associated costs and benefits (Huey & Slatkin, 1976). Costs are mainly ecological because thermoregulatory behaviour can increase predation risk (Pianka & Pianka, 1970; Hertz *et al.*, 1982) and reduce the time available for other activities (Huey & Slatkin, 1976; Gregory *et al.*, 1999). Benefits are mainly physiological because locomotor performance and digestive efficiency are temperature dependant (Stevenson *et al.*, 1985; Angilletta *et al.*, 2002; Blouin-Demers *et al.*, 2003). The different cost-benefit ratios result in a gradient of optimal behavioural strategies from thermal conformity to precise thermoregulation (Huey & Hertz, 1984; Kearney & Predavec, 2000).

The thermal coadaptation hypothesis predicts that the range of body temperatures experienced by ectotherms in the wild should match the optimal temperature for performance (Huey & Bennett, 1987; Angilletta *et al.*, 2002; Angilletta *et al.*, 2006). The cost of thermoregulation might be the primary driver of coadaptation in variable thermal environments (Angilletta *et al.*, 2006). Environments in which the cost of thermoregulation is low (high thermal quality or low predation risk) are expected to favour precise thermoregulation. Thermoregulatory costs may be minimized in two ways: by shifting thermal reaction norms towards cooler temperatures or by selecting habitats of high thermal quality (Kearney, 2002; Fitzgerald *et al.*, 2003). In temperate or cold climates, thermal conditions are limiting and the cost-benefit model predicts that ectotherms should invest less in thermoregulation because costs outweigh benefits (Huey & Slatkin, 1976). Nevertheless, many reptiles in temperate climates exhibit active thermoregulation with pronounced basking behaviour (Martín & López, 1999; Downes, 2001; Blouin-Demers &

Nadeau, 2005; Dubois *et al.*, 2009). In addition, a single thermoregulatory strategy does not necessarily dominate in a given area; several strategies can coexist if they entail similar fitness gains. Within a heterogeneous thermal environment, different species may exploit temperature in contrasted ways with distinct associated costs and benefits due to coadaptation between traits (Belliure *et al.*, 1996; Grover, 1996; Sartorius *et al.*, 2002; Scheers & Van Damme, 2002; Singh *et al.*, 2002; Du *et al.*, 2006). For instance, a thermophilic strategy is beneficial in terms of food processing because it accelerates transit time, but is energetically costly in terms of maintenance.

Sympatric species with contrasted thermoregulatory strategies are useful to improve our understanding of the evolution of optimal behavioural thermoregulation since they allow standardized comparisons of thermal adaptations in species that respond differently to similar ambient conditions (Reinert, 1984a; Secor & Nagy, 1994; Blouin-Demers *et al.*, 2003; Luiselli *et al.*, 2007). These comparative studies that are based on a priori predictions suffer less from limitations inherent to two-species comparisons (Garland & Adolph, 1994) and have proven useful to our understanding of behavioural thermoregulation. For instance, strong links of covariation between thermoregulatory strategy and major ecological traits such as reproductive mode (Du *et al.*, 2006) and foraging mode (Secor & Nagy, 1994; Belliure *et al.*, 1996) have been uncovered. A comparison of thermoregulatory strategies is particularly valuable in coexisting species that are very similar in their other major ecological traits (habitat, food, phenology, morphology).

We took advantage of such a situation by studying two sympatric colubrid species from Western Europe, the Aesculapian snake *Zamenis longissimus* and the European whipsnake *Hierophis viridiflavus* which largely codominate the snake community at our study site (>40 % of all snake captures for both species) and elsewhere (Filippi & Luiselli, 2006). Available data on these species indicate strong morphological and ecological similarities (body size, diet, habitat use, reproductive mode, phenology for wintering and egg-laying) and sympatry at large and fine spatial scales (Luiselli & Capizzi, 1997; Naulleau, 1997a; Naulleau, 1997b). They are both active foragers, but they strongly differ in exposure strategy: *Hierophis viridiflavus* is very exposed and highly observable whereas *Zamenis longissimus* is more cryptic and secretive (Naulleau 1984). These two species living in the same environment (same predation pressure and habitat thermal quality), but exhibiting

contrasted exposures and thermal strategies provide an opportunity to describe patterns of coadaptation between traits. Our approach is descriptive and we do not attempt to reconstruct an evolutionary scenario, which is impossible with two-species comparative studies (Garland & Adolph, 1994). We specifically addressed three complementary predictions:

- Lifestyle contrast (exposed versus secretive) should be linked to differences in active selected body temperature in the field

Zamenis longissimus displays a risk-adverse strategy and adopts a secretive lifestyle, which involves the use of undercover or underground microhabitats characterized by low temperatures. We thus expected that this species should select lower body temperatures than *Hierophis viridiflavus* in the field. We also tested the effect of physiological status on selected body temperature in a laboratory thermal gradient to verify whether the interspecies differences were maintained under thermophilic conditions.

- Preferred body temperatures are coadapted with the optimal temperature for performance

We tested whether coadaptation between optimal temperature for performance and preferred body temperature occurs in these species. Various physiological or locomotor activities may affect fitness differently in different species. For instance, temperature may affect more or less one kind of activity in one species (e.g., crawling speed in a terrestrial species) than in another (e.g., crawling speed in an arboreal species). Because we compare two species with phylogenetic and ecological divergences, we used several measures of performance including tongue flicking frequency, crawling speed, and digestion rate.

- Thermoregulatory strategies should have strong energetic implications and translate into contrasted energy balance

We assessed the energetic consequences of the contrasted thermoregulation strategies by measuring standard metabolic rate. To confirm the direct influence of thermoregulatory strategy on the energy budget, we measured changes in body mass for snakes held over a long period in a thermal gradient.

Methods

Study site and study animals

We studied Aesculapian snakes (*Zamenis longissimus*) and European whipsnakes (*Hierophis viridiflavus*) at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in western France (46°07' N; 00°25' O) between April and September of 2006-2007. The CÉBC is composed of 2600 ha of forest, scrubland, and prairie. Climatic conditions are temperate oceanic with annual precipitations between 800 and 1000 mm, annual mean temperature of 12°C, and annual sunlight of 2000 h. We used concrete tiles disposed throughout the study area to catch snakes.

Hierophis viridiflavus and *Zamenis longissimus* are medio-european oviparous colubrids. Both species are medium sized (140 to 160 cm for *Z. longissimus* and 120 to 150 cm for *H. viridiflavus*; (Naulleau, 1984) and occur in the same micro and macro habitats (syntopy). Moreover, reproductive cycles are synchronous (Bonnet *et al.*, 1999; Rugiero *et al.*, 2002) and diets largely overlap: both species forage actively and feed mostly on small mammals (*Microtus sp.*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus sylvaticus*; Naulleau, 1984; Capizzi *et al.*, 1995; Capizzi & Luiselli, 1996; Rugiero *et al.*, 2002). Both species are locally common and have broadly overlapping geographical ranges. These two snakes are often the dominant species in western European snake communities (Luiselli & Capizzi, 1997; Filippi & Luiselli, 2006). For instance, in our study area whipsnakes account for 44% of all snake captures while Aesculapian snakes account for 41% (more than 600 marked individuals from each species over 8 years). The other two species present (*Natrix natrix* and *Vipera aspis*) are scarce.

Thermoregulation in the field

We measured body temperature (T_b) in 8 *H. viridiflavus* (SVL = 90.8 ± 9.1 cm; BM = 241.0 ± 66.4 g) and 9 *Z. longissimus* (SVL = 102.4 ± 6.4 cm; BM = 302.2 ± 47.7 g) every 30 min for 30 days between July and September 2007. We implanted a temperature data logger

(miniaturized *iButton thermochron, Dallas Semiconductor, Dallas, USA*; see Robert & Thompson (2003) for details on miniaturization) and a radio-transmitter (*PD2, Holohil Systems Ltd, Carp, Canada*) in the abdominal cavity of the snakes (see Reinert & Cundall (1982); Whitaker & Shine (2003); Whitaker & Shine (2002) for details). Total mass of logger and transmitter represented at most 2.2% of snake body mass. We kept snakes under observation for 6 days and then released them at their exact point of capture.

Simultaneously, we measured operative environmental temperatures (T_e) in the various microhabitats available to the snakes (Bakken, 1992). We used 15 physical models reproducing the thermal characteristics of the study species. We ensured the realism of our models by calibrating them against two fresh snake carcasses (correlation coefficients = 0.95 and 0.97 respectively). We placed the models in each of 4 habitats: on the ground in forest (N = 3), on the ground under scrubs (N = 4), on the ground in the open (N = 4), and in an underground retreat (N = 4). We selected 3 hot days (max T_e in the open > 40°C) at least 10 days after surgery when snakes could thermoregulate to calculate mean active T_b.

Thermal preference in captivity

Preferred body temperature (T_{set}) should be measured in an environment devoid of thermoregulatory costs (Huey & Slatkin, 1976; Hertz *et al.*, 1993) . Hence, we measured T_{set} in a laboratory thermal gradient. The gradient was a 3 m² concrete box. A heat source at one end and cooled air at the other produced a smooth temperature gradient ranging from 22°C to 45°C. Light and temperature cycles reproduced the natural photo and thermo periods. Refuges were provided by a plastic cover stretched over the whole gradient. We recorded the body temperatures (T_b) selected by 8 *H. viridiflavus* (SVL = 92.1 ± 9.9 cm; BM = 204.9 ± 66.9 g) and 10 *Z. longissimus* (SVL = 96.8 ± 6.5 cm; BM = 213.5 ± 48.2 g) in the gradient every 30 minutes for at least 4 days via data loggers (*iButton thermochron, Dallas Semiconductor, Dallas, USA*) surgically implanted in the body cavity. Because laboratory measurements were conducted after field measurements, it allowed for at least 30 days between surgery and testing in the gradient. We ensured snakes were post-absorptive, were not preparing to shed, and were not reproductive. We used the bounds of the central 50% of selected T_b for

each individual when temperature under the heat source was not limiting as our measure of T_{set} (Hertz *et al.*, 1993; Christian & Weavers, 1996).

To test for the presence of a potential body temperature increase in response to particular physiological requirements, we also measured thermal preference under other physiological states associated with high metabolic activity: digestion and moulting. To assess the influence of digestion on T_{set}, we fed snakes mice (about 10% of their body mass) and then placed them again in the thermal gradient. One or two postprandial responses were recorded for each snake (total of 17 in *H. viridiflavus* and 14 in *Z. longissimus*). We also measured T_{set} in moulting snakes. Imminent moulting event is characterized by blue milky eyes and white bellies. We measured T_{set} in 4 moulting *H. viridiflavus* and 5 moulting *Z. longissimus*.

Thermal sensitivity of locomotor performance

We examined the influence of body temperature on performance (crawling speed and tongue-flicking) on 23 *H. viridiflavus* (SVL = 83.3 ± 9.6 cm; BM = 179.8 ± 86.4 g) and 17 *Z. longissimus* (SVL = 92.2 ± 10.4 cm; BM = 219.4 ± 72.3 g). We tested each snake at T_b of 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, and 33°C. We randomized the order of temperature trials for each individual and ensured at least 12 h of rest between trials. Prior to each test, snakes were placed in a climatic chamber (*Pharmaclim, Vötsch Industrietechnik, Balingen, Germany*) for approximately 6 hours to equilibrate their T_b to the appropriate test temperature. We measured T_b from skin surface temperature immediately before and after each test with an infrared laser thermometer (*Raytek Corporation, Santa Cruz, USA*). We conducted all trials in an environmental chamber set at the test temperature.

We conducted crawling trials in a plywood raceway (2.2 m long, 0.3 m high, and 0.16 m wide). We encouraged snakes to crawl at their maximum speed by gently tapping their tails throughout the trial. We recorded the time for the head to traverse the raceway with a stopwatch. If a snake stopped or turned around during the trial, we immediately restarted the trial. Three successive trials were conducted and we used only the fastest trial for analysis.

We measured tongue-flicking frequency by positioning the snake in front of a video camera and recording tongue-flicking bouts. Using frame-by-frame playback, we determined the duration of each tongue-flicking bout (each frame is 1/25 s) and the number of vertical direction changes. Tongue-flicking frequency was calculated as the number of vertical direction changes divided by the duration of the tongue-flicking bout. Six to eight bouts were recorded per individual and maximal frequency was then used for analysis.

Thermal sensitivity of metabolism and energy gain

We used closed system respirometry to measure standard metabolic rate (SMR) on 7 *H. viridiflavus* (SVL = 89.2 ± 10.5 cm; BM = 246.2 ± 84.0 g) and 11 *Z. longissimus* (SVL = 96.4 ± 9.3 cm; BM = 234.7 ± 70.5 g). Measurements were performed on post-absorptive snakes shortly after spring emergence and were restricted to males to avoid metabolic contribution from follicular development in females. We measured rates of oxygen consumption (analyzed in $ml.h^{-1}$ with body mass as cofactor, but presented in $ml.h^{-1}.g^{-1}$ in figure and table for better understanding) at T_b of 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, and 33°C. We randomized the order of trials and ensured at least 12 h of rest between each trial. Trials were conducted in opaque test chambers (internal volume 3170 ml) covered with a glass lid made air-tight using closed cell foam. The individual was placed into the test chamber and maintained in a temperature-controlled environmental chamber (stability ± 1°C) 3 hours prior to testing for stabilization of the test temperature. Outside air was drawn into each chamber using a Bioblock Scientific 5 l air pump for 5 minutes assuring 99+% air turn over (Lasiewski *et al.*, 1966). Baseline samples of outside air were collected at the onset of each trial. The test chambers were carefully sealed and the time of closure was recorded. Snakes could be observed during the trial through a small viewing port. Snakes showed limited exploratory movements, rapidly coiled, and stayed motionless during the entire trial. Trial duration was predetermined in a pilot study and adjusted for each test temperature (from 40 to 180 min) to ensure sufficient O_2 suppression 0.5-1%). At the end of each trial, an end air sample was collected using two 140 ml syringes connected to the chamber via a three-way stopcock. O_2 concentration was then determined using an oxygen analyzer (*FC10A, Sable Systems, Las*

Vegas, USA). Each air sample was striped through drierite to absorb moisture and sent at a controlled rate to the analyzer using an infusion pump (*KDS 210, KD Scientific Inc, Holliston, USA*). Oxygen suppression was derived by subtracting final from baseline values. Analyzers were calibrated at the infusion pump flow rate prior to each session. We converted measurements of O_2 consumption to joules (J) of energy expended per day using the relationship of 19.64 J per milliliter of O_2 (fat metabolism; Nagy, 1983). We used metabolic reaction norms obtained in captivity to derive an estimate of resting metabolic rate in natural conditions. We only considered hot days when thermoregulation opportunities were not limited for snakes.

Digestion speed and efficiency

Eight fasted *H. viridiflavus* (SVL = 93.8 ± 4.9 cm; BM = 268.8 ± 47.8 g) and 5 fasted *Z. longissimus* (SVL = 104.8 ± 9.9 cm; BM = 293.4 ± 67.7 g) were fed mice (9.4 to 15.2 g, ca. 12% of snake body mass). A plastic tag was affixed to the tail of the mice to ensure that the prey was entirely digested when the tag was retrieved in the feces. Just after feeding, snakes were placed in an environmental chamber set at 18, 25, or 30°C. Digestion duration (time to first feces, time to tag passage) and digestion efficiency were then measured. To calculate digestion efficiency, we used the ratio between dry weight of prey and dry weight of feces. Dry weight of prey was estimated from a calibration equation obtained with 7 freshly killed mice dried in a steam room. The equation was: Dry weight = 0.0098 + 0.3072 fresh weight (linear regression; $R^2 = 0.999$; $P < 0.001$).

We kept 19 male *H. viridiflavus* (SVL = 94.1 ± 8.4 cm; BM = 203.1 ± 64.5 g) and 16 male *Z. longissimus* (SVL = 100.6 ± 7.9 cm; BM = 217.3 ± 53.3 g) in the thermal gradient for extended periods (17 to 67 days, mean 38 days) and fed them mice regularly. For each individual, we calculated the daily mass change and the total mass of ingested prey, expressed in % of snake body mass.

Statistical analyses

We analyzed performance curves by fitting the mean of the maximum performance at each temperature to three functions and used Akaike's information criterion (AIC) to select the best model for each species and performance (Table 1). All three functions used were left-skewed and provided good estimation of performance in ectotherms (Ratkowsky *et al.*, 1983; Stevenson *et al.*, 1985; Bulté & Blouin-Demers, 2006; Ben Ezra *et al.*, 2008). The function with the lowest AIC value for each combination was subsequently used to fit the data for each individual and determine two parameters: the optimal temperature for performance (T_o) and the 80% performance breadth (B_{80}: the range of temperatures at which the individual can perform ≥ 80% of its maximum; Huey & Stevenson, 1979). Crawling speed and tongue-flicking frequency were normalized per individual (i.e., expressed as a percentage of individual maximum) prior to curve fitting to control for factors systematically affecting absolute performance (e.g., sex, body size, musculature; Huey & Stevenson, 1979; Bulté & Blouin-Demers, 2006).

Table 1. A comparison of functions used to describe the thermal performance curves of *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS) using Akaike's information criterion (AIC). The function with the lowest AIC is the one that best describes the data. K = number of parameters in the function, w_i = Akaike weight. [1]Stevenson *et al.*, 1985. [2]Ratkowsky *et al.*, 1983. Models in boldface were selected for analyses.

Species	Performance (N)	Function	AIC	K	w_i
AS	Crawling (16)	**Log-exponential[1]**	-6635.58	7	0.79
		Quartic	-6632.97	6	0.21
		Ratkowsky[2]	-6613.30	3	0.00
	Tongue-flicking (16)	**Log-exponential[1]**	-6788.27	7	1.00
		Quartic	-6669.79	6	0.00
		Ratkowsky[2]	-6536.31	3	0.00
EWS	Crawling (23)	**Quartic**	-13853.73	6	1.00
		Ratkowsky[2]	-13831.20	3	0.00
		Log-exponential[1]	-13824.22	7	0.00
	Tongue-flicking (23)	**Quartic**	-14027.33	6	1.00
		Log-exponential[1]	-13944.32	7	0.00
		Ratkowsky[2]	-13788.18	3	0.00

All statistical comparisons were performed in R software (R Development Core Team, 2007) using linear models (stats package) and mixed models (nlme package) with individual

as random effects when it was required. Because *Z. longissimus* attains a slightly larger body size than *H. viridiflavus*, it was difficult to obtain samples of individuals of the same size for both species. Hence, we tested morphological differences between species for each measured trait with independent *t*-tests. SVL was significantly smaller in *H. viridiflavus* for thermal sensitivity (10.9 %), field thermoregulation (11.3 %), and digestion (10.5 %) measurements, but not for thermal preference in captivity and metabolic measurements. All study animals, however, were adults and this precluded a potential bias linked to a possible ontogenetic shift in thermal ecology. Means are provided ± 1SD. We accepted significance at an alpha level of 0.05.

Results

Thermoregulation in the field

At night (between 00:00 and 07:00), T_b of the two species did not differ significantly (T_b = 18.53 ± 1.50°C in *H. viridiflavus* and 18.38 ± 1.03°C *Z. longissimus*; linear mixed effects model, $t_{1, 19}$ = 0.10, P = 0.92). Nocturnal T_b was not significantly different from T_e in burrows (T_e = 17.18 ± 2.06°C; linear mixed effects model, $t_{1, 19}$ = -0.58, P = 0.57) and was significantly higher than surface T_e (T_e = 7.70 ± 2.06°C; linear mixed effects model, $t_{1, 19}$ = -5.19, P = 0.0001). During the day, when active thermoregulation was possible (T_e for open field > 40°C), mean T_b was significantly higher in *H. viridiflavus* (T_b = 31.23 ± 0.59°C) than in *Z. longissimus* (T_b = 26.11 ± 0.41°C; linear mixed effects model, $t_{1, 15}$ = 8.67, P < 0.0001; Fig. 1).

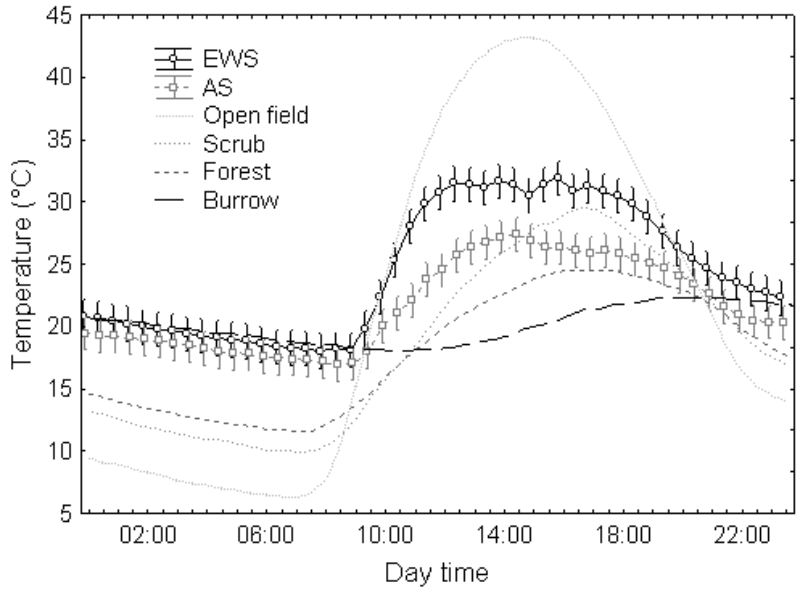


Figure 1. Field thermoregulation during hot summer days in males of *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS). Snake selected body temperature and operative temperature in various habitat types are represented. Bars of 95% confidence intervals are represented for snakes. Habitat operative temperature ranges are not indicated to facilitate reading.

Thermal preference

H. viridiflavus had higher T_{set} (27.5-31.0°C) than *Z. longissimus* (21.5-25.5°C, linear mixed effects model, $t_{1,\ 16}$ = 9.14, P < 0.0001; Fig. 2). Mean T_b calculated during thermoregulation periods showed a post-prandial elevation with a peak in days 1 and 2 post-feeding (linear mixed effects model, $t_{1,\ 50}$ = -2.50, P = 0.0156; Fig. 2). Fed snakes selected significantly higher T_b that fasted snakes in *Z. longissimus* (24.07 ± 1.21°C vs 22.21 ± 1.56°C; paired t-test, $t_{1,\ 9}$ = 4.01, P = 0.003; Fig. 2), but the T_b elevation was only marginally significant in *H. viridiflavus* (28.71 ± 0.87°C vs 27.96 ± 1.00°C; paired t-test, $t_{1,\ 7}$ = 2.35, P = 0.051; Fig. 2). Moulting status had no effect on thermal preferences (linear mixed effects model, $t_{1,\ 36}$ = 1.45, P = 0.156; Fig. 2).

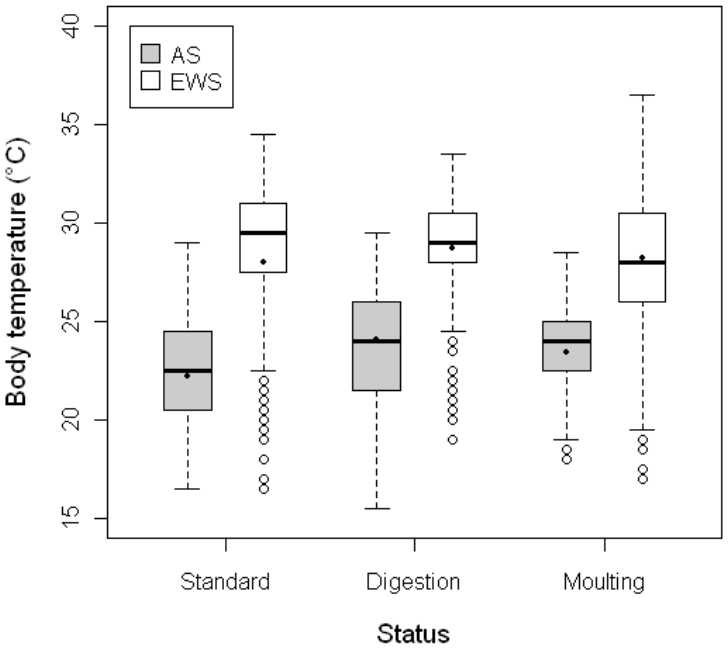


Figure 2. Thermal preferences in *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS) with various physiological statuses in a laboratory gradient. The median is represented by the middle horizontal line in the box-plot and the mean by the black circle. Interval between 25 and 75 % quartiles is represented by boxes and range is represented by whiskers. Open circles are outliers.

Thermal sensitivity of locomotor performance

H. viridiflavus was faster than *Z. longissimus* at all test temperatures (linear mixed effects model, $t_{1,\ 37}$ = -2.91, P = 0.006; Fig. 3), but the difference was greatest at high temperatures (*H. viridiflavus* 4 times faster at 33°C, Fig. 3). We found no difference between species in absolute performance for tongue-flicking frequency (linear mixed effects model, $t_{1,\ 37}$ = -0.92, P = 0.364). According to AIC, the quartic function was the best model to describe both crawling speed and tongue-flicking frequency for *H. viridiflavus*, whereas the logistic-exponential function was the best model for *Z. longissimus* (Table 1).

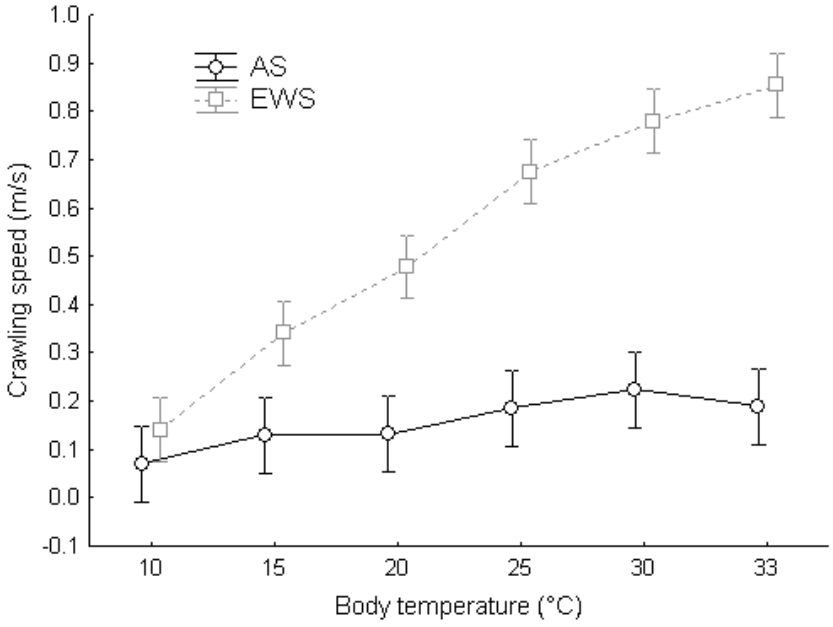


Figure 3. Thermal influence on absolute crawling speed in *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS). Bars represent 95% confidence intervals.

T_o fell within T_{set} for crawling speed in *H. viridiflavus* and for tongue-flicking frequency in *Z. longissimus* and T_o was less than 2.5°C from upper or lower bounds for the other cases (Fig. 4). T_o was higher for crawling speed than for tongue-flicking frequency in *H. viridiflavus* (30.6 ± 1.0°C versus 26.6 ± 2.4°C; linear model, $F_{1, 44} = 54.67$, $P < 0.0001$; Table 2) and in *Z. longissimus* (27.6 ± 4.0°C versus 24.9 ± 3.3°C; linear model, $F_{1, 30} = 4.37$, $P = 0.04$; Table 2). *H. viridiflavus* exhibited higher T_o than *Z. longissimus* for crawling speed (30.6 ± 1.0°C versus 27.6 ± 4.0°C; linear model, $F_{1, 37} = 11.87$, $P = 0.001$; Table 2) and the difference was marginally significant for tongue-flicking frequency (26.6 ± 2.4°C versus 24.9 ± 3.3°C; linear model, $F_{1, 37} = 3.18$, $P = 0.08$; Table 2).

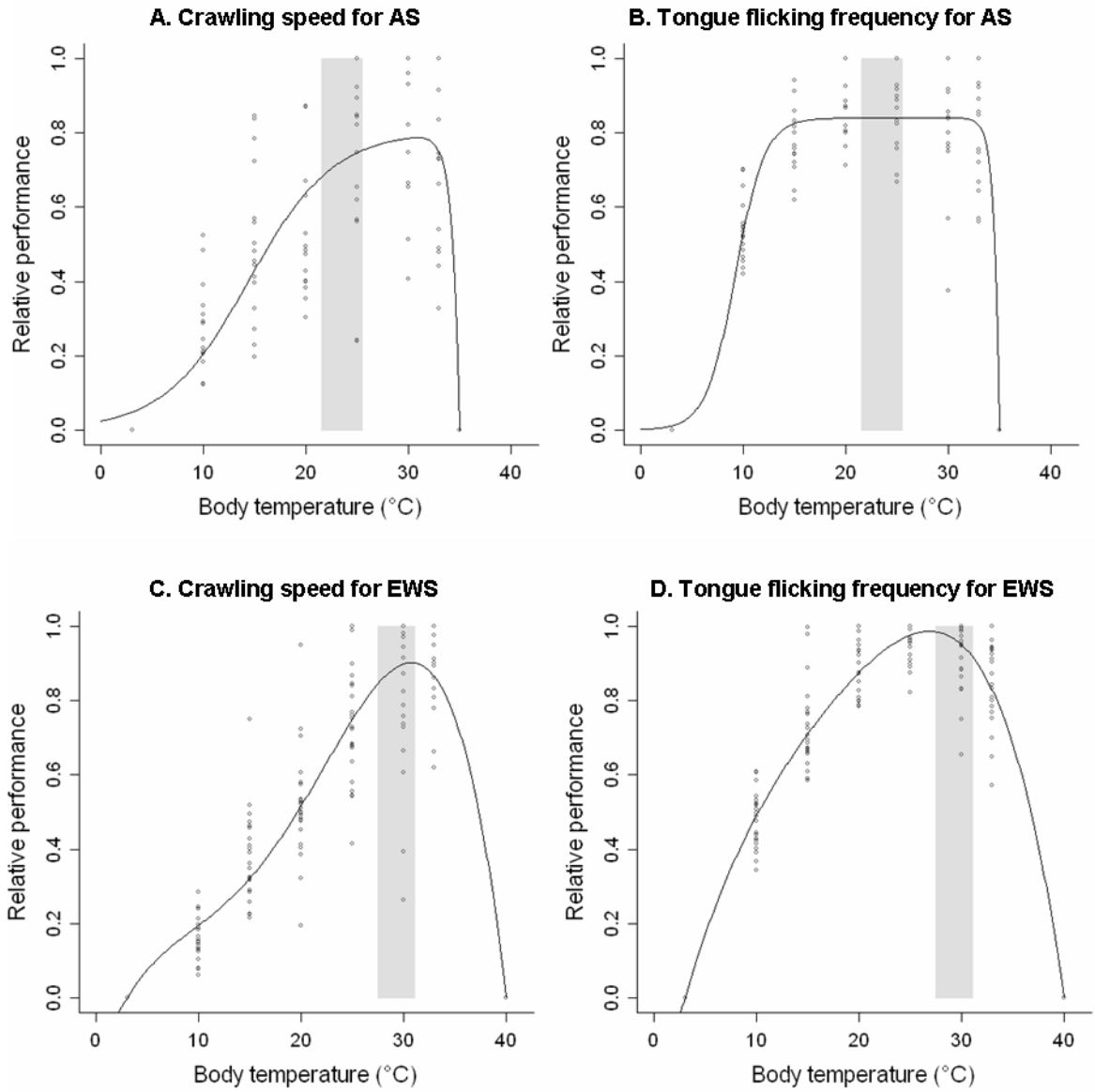


Figure 4. Mean fitted thermal performance curves (lines) and individual responses (circles) of *H. viridiflavus* and *Z. longissimus*. The grey boxes indicate the mean preferred temperature range in the thermal gradient.

B_{80} were wider for crawling speed than for tongue-flicking frequency in *H. viridiflavus* (10.5 ± 1.4°C versus 15.7 ± 1.5°C; linear model, $F_{1, 44} = 155.20$, $P < 0.0001$; Table 2) and in *Z. longissimus* (12.2 ± 5.1°C versus 21.1 ± 2.4°C; linear model, $F_{1, 30} = 39.03$, $P < 0.0001$; Table 2). B_{80} were not statistically different between the two species for crawling speed (10.6 ± 1.4°C in *H. viridiflavus* versus 12.2 ± 5.1°C in *Z. longissimus*; linear model, $F_{1, 37} = 2.15$, P =

0.15; Table 2), but differed for tongue-flicking frequency (15.7 ± 1.5°C in *H. viridiflavus* versus 21.1 ± 2.4°C in *Z. longissimus*; linear model, $F_{1, 37} = 73.06$, $P < 0.0001$; Table 2).

Table 2. Mean (°C ± SD) T_o and B_{80} for crawling speed and tongue-flicking frequency performances for *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS). [1]Performance = $S \{1 / [1 + k_1 e^{-k_2 (T_b - CT_{min})}]\} [1 - e^{k_3 (T_b - CT_{max})}]$. [2]Performance = $aT^4 + bT^3 + cT^2 + xT + z$.

Species	Performance	T_o (°C)	B_{80} (°C)	N	Curve
AS	Crawling	27.6 ± 4.0	12.2 ± 5.1	16	Log-exponential[1]
	Tongue-flicking	24.9 ± 3.3	21.1 ± 2.4	16	Log-exponential[1]
EWS	Crawling	30.6 ± 1.0	10.6 ± 1.4	23	Quartic[2]
	Tongue-flicking	26.6 ± 2.4	15.7 ± 1.5	23	Quartic[2]

Thermal sensitivity of metabolism and energy gain

Oxygen consumption was positively influenced by temperature (linear model; $F_{3, 86} = 115.3$; $P < 0.0001$; Fig. 5). Male *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* exhibited similar metabolic reaction norms (no interaction between species and temperature; linear model, $t_{3, 86} = 0.59$, $P = 0.56$). *H. viridiflavus* had higher SMR (linear model, $t_{3, 86} = 2.29$, $P = 0.02$), especially at high T_b but this difference was only significant at 30°C (linear model, $t_{2, 15} = 3.14$, $P = 0.007$). For the two species, the best fit was a quadratic regression (O_2 consumption = 0.04687 - 0.005203 T_b + 0.0002283 T_b^2 in *Z. longissimus*, adjusted $R^2 = 0.988$ and O_2 consumption = 0.04425 - 0.004726 T_b + 0.0002264 T_b^2 in *H. viridiflavus*, adjusted $R^2 = 0.985$). Using metabolic reaction norms, we calculated the predicted oxygen consumption within T_{set} and we estimated the energy expenditure at T_b selected in the field during hot days (Table 3).

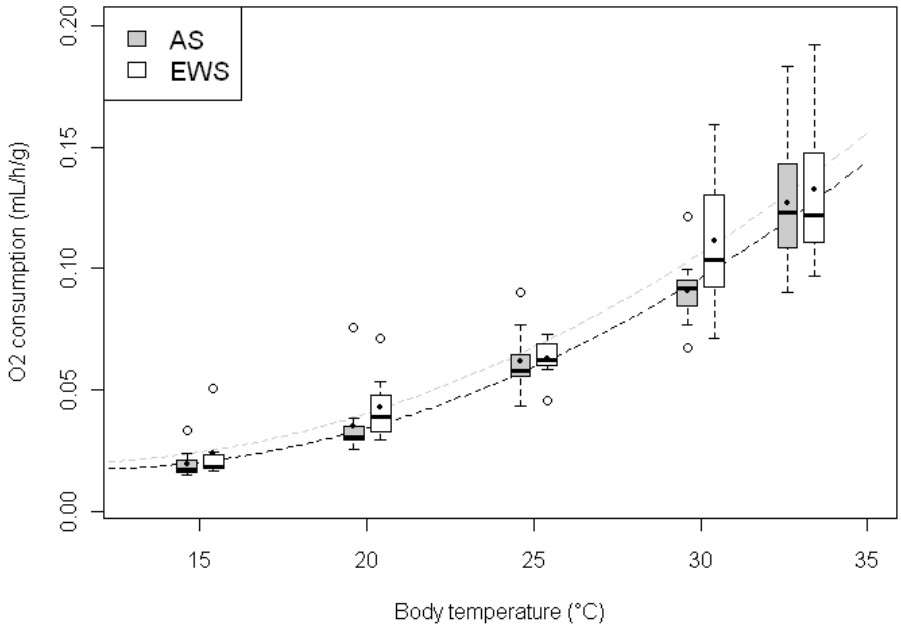


Figure 5. Metabolic reaction norms in males of *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS). The median is represented by the middle horizontal line in the box-plot and the mean by the black circle. Interval between 25 and 75 % quartiles is represented by boxes and range is represented by whiskers. Open circles are outliers. Dashed lines are regression curves for *H. viridiflavus* (grey line) and *Z. longissimus* (black line; see text for equations).

Energy expenditure was significantly higher in *H. viridiflavus* (33.86 ± 1.66 $J.g^{-1}.d^{-1}$) than in *Z. longissimus* (21.77 ± 1.13 $J.g^{-1}.d^{-1}$; linear mixed effects model, $t_{1, 15} = 7.29$, $P < 0.0001$). The difference was more pronounced during the activity period (10:00-18:00 h) when thermoregulation was possible (51.95 ± 1.54 $J.g^{-1}.d^{-1}$ in *H. viridiflavus* versus 29.85 ± 1.04 $J.g^{-1}.d^{-1}$ in *Z. longissimus*; linear mixed effects model, $t_{1, 15} = 14.39$, $P < 0.0001$; Table 3).

Table 3. Standard metabolic rate within T_{set} and field resting energy expenditure in *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS). Oxygen consumption is calculated after the regression equations fitted from SMR data of each species (see text and fig. 5).

Species	Oxygen consumption ($ml.h^{-1}.g^{-1}$)		Energy expenditure ($J.g^{-1}.d^{-1}$)
	Lower T_{set} bound	Upper T_{set} bound	Field active T_b
AS	0.041	0.063	29.85
EWS	0.086	0.115	51.95

We found a positive effect of temperature on prey assimilation in *Z. longissimus* (59.99 ± 6.52 % at 18°C versus 72.11 ± 5.43 % at 25°C; generalized linear model, $F_{1, 5} = 7.25$, *P*

= 0.04), but not in *H. viridiflavus* (66.14 ± 10.45 %, 70.32 ± 7.48 % and 72.28 ± 2.24 % for 18, 25 and 30°C respectively; generalized linear model, $F_{2, 19} = 1.14$, $P = 0.34$). We detected no difference between species at their preferred temperature (72.11 ± 5.43 % at 25°C in *Z. longissimus* versus 72.28 ± 2.24 % at 30°C in *H. viridiflavus*; generalized linear model, LSD post-hoc test, $P = 0.97$). Transit duration was strongly influenced by temperature in *H. viridiflavus* for time until first defecation (generalized linear model, $F_{2, 19} = 26.27$, $P < 0.0001$, Fig. 6) and until last defecation (generalized linear model, $F_{2, 9} = 13.98$, $P = 0.002$), but only until first defecation in *Z. longissimus* (generalized linear model, $F_{1, 5} = 24.28$, $P = 0.004$, Fig. 6). No difference of transit time for first defecation was detected between species at their preferred temperature (2.75 ± 1.26 days at 25°C in *Z. longissimus* versus 1.50 ± 0.55 days at 30°C in *H. viridiflavus*; generalized linear model, LSD post-hoc test, $P = 0.06$). At 30°C, we noted that digestion was compromised in *Z. longissimus* and prey was systematically regurgitated within the first 24h. In the laboratory thermal gradient, *H. viridiflavus* showed higher weight loss (0.64 ± 0.18 $g.d^{-1}$) than *Z. longissimus* (0.17 ± 0.13 $g.d^{-1}$; linear mixed effects model, $F_{1, 23} = 7.23$, $P = 0.01$) despite a greater amount of food provided (34.29 ± 16.65 % of snake mass vs 23.54 ± 8.97 %; *t* test, $t_{1, 34} = -2.37$, $P = 0.02$).

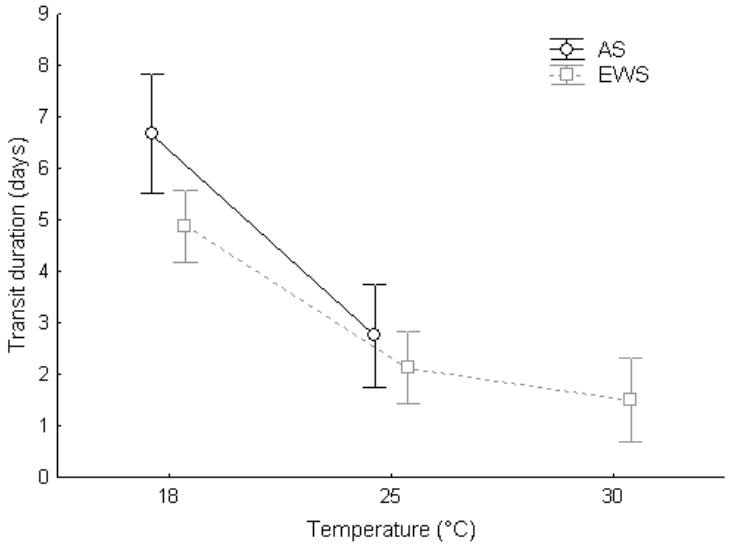


Figure 6. Thermal influence on transit duration in *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS). At 30°C, all preys were regurgitated in *Z. longissimus*. Bars represent 95% confidence intervals.

Discussion

In temperate climates, terrestrial ectotherms face a major challenge for the regulation of body temperature (Huey & Slatkin, 1976). Because thermal conditions are constraining, thermoregulatory behaviours generally involve direct exposure to solar radiation which is associated with an increased predation risk (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001a; Row *et al.*, 2007; Sperry & Weatherhead, 2009). Use of cover or underground refuges provides protection against predators, but is thermally costly as temperatures in those microhabitats rarely reach the preferred body temperature of temperate reptiles (Cooper, 1998; Downes, 2001; Martín & López, 2001). Snakes are usually very secretive with extremely low detectability (Kery, 2002). Nevertheless, they display a large array of thermoregulatory strategies ranging from reclusive thermoconformers (Fitzgerald *et al.*, 2003; Pearson *et al.*, 2003) to active heliotherms (Brown & Weatherhead, 2000; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001c). These strategies are tightly related to their degree of exposure.

H. viridiflavus and *Z. longissimus* are broadly sympatric snakes that represent contrasted ecological strategies in colubrids. *H. viridiflavus* and other similar species called racers or whipsnakes (e.g., genera *Masticophis*, *Coluber*, *Psammophis*, *Demansia*) share morphology (slender bodies, long tails, large eyes) and ecological lifestyle (alertness, diurnality, and high degree of exposure; Shine, 1980; Secor & Nagy, 1994; Luiselli, 2006a). *Z. longissimus* and other similar species called ratsnakes (e.g., genera *Elaphe, Pantherophis,* or *Ptyas*; Lenk *et al.*, 2001) are stouter, more secretive, often potentially nocturnal, and partially arboreal (Carfagno & Weatherhead, 2008; Pierce *et al.*, 2008). Accordingly, we found a major contrast in thermal preferences between these two sympatric colubrids. Both in a thermal gradient and in the field, *H. viridiflavus* maintained higher T_b than *Z. longissimus*. Preferred T_b differences were maintained even under specific physiological states generally associated with thermophilic responses (Gibson *et al.*, 1989; Tattersall *et al.*, 2004; Sievert *et al.*, 2005; Tsai & Tu, 2005). Whereas *H. viridiflavus* voluntarily selects T_b above 30°C, digestion was compromised at this temperature in *Z. longissimus* and prey was systematically regurgitated. Thermal coadaptation between thermal preference and

physiological performance (Angilletta *et al.*, 2006) was observed: *H. viridiflavus* showed higher T_o and narrower B_{80} for performance, especially for crawling speed and digestion rate, than *Z. longissimus*. We also found a strong difference in crawling speed at T_{set} between the two species: *H. viridiflavus* was much faster. Better performances in thermophilic species predicted by the "hotter is better" hypothesis (Huey & Kingsolver, 1989) have been shown in other ectotherms (Huey & Hertz, 1984; Knies *et al.*, 2009). Fast locomotion by *H. viridiflavus* is probably associated with a very active foraging mode consisting of chasing prey whereas *Z. longissimus* is more likely to use an ambush strategy based on camouflage. Comparative data on foraging tactics and movement rates at fine scales are lacking for these two species, but correlates with thermoregulatory and energetic strategies are likely to exist (Secor & Nagy, 1994; Carfagno & Weatherhead, 2008). Metabolic rate was highly temperature dependant, but we did not detect strong metabolic differences under imposed body temperature regimes excepted for 30°C: SMR reaction norms were very similar in the two species. It is essential, however, to consider metabolic rate with reference to thermal preference. We found that within its range of preferred body temperatures, resting *H. viridiflavus* expend twice as much energy as *Z. longissimus*. Our data on food intake supported this difference in energy consumption as captive *H. viridiflavus* lost weight significantly faster than *Z. longissimus* in a thermal gradient with controlled food input. Interestingly, however, we did not detect any difference in digestion efficiency between the two species. Undoubtedly, digestion was strongly affected by temperature in both species, but within their T_{set} they performed equally well regarding percentage of prey assimilation and transit duration. This demonstrates the striking thermal adaptation for digestion at high temperatures in *Z. longissimus*. Overall, our findings revealed contrasted thermal specialization: *H. viridiflavus* is a highly thermophilic snake that performs optimally at elevated temperature whereas *Z. longissimus* is specialized to perform well at cooler conditions.

The cost-benefit model of thermoregulation (Huey & Slatkin, 1976) predicts that costs increase with an increasing difference between thermal preference and available environmental temperature. Undoubtedly, *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* living in the same habitat have found different optima where costs and benefits are balanced. *H. viridiflavus* is a mobile species that actively and precisely thermoregulates. This requires

extended periods of exposure to maximize physiological performance. Because a proximal link is likely to exist between high T_{set}, aerobic capacity, and activity (Bennett *et al.*, 2000), *H. viridiflavus* may benefit from better flight and foraging capacities. The high T_b strategy may appear energetically costly, but the increased activity capacity must confer significant advantages, for example by allowing faster growth and earlier sexual maturity. On the other hand, *Z. longissimus* selects cooler body temperatures that are compatible with a secretive lifestyle in more closed microhabitats. The low T_b strategy represents a "low energy approach" associated with limited exposure and low activity levels that limit energy expenditures.

In conclusion, we are fully cognizant of the limitations inherent to our two-species comparison: because we had a single high T_b species and a single low T_b species, we are unable to separate species effects from thermal strategy effects (Garland & Adolph, 1994). Nevertheless, it seems highly improbable that the differences we observed in thermal strategies are due to developmental plasticity. The high degree of ecological specialization and the coadaptation between traits revealed at different scales underlie profound differences. Although the different thermal strategies employed by these two species may illustrate evolutionary adaptive responses resulting from past or present competition, an alternative hypothesis is that these different strategies may reflect distinct and independent evolutionary histories without involving competition. Further comparative studies between racers and ratsnakes (Carfagno & Weatherhead, 2006; Carfagno & Weatherhead, 2008) are required to establish to what extent *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* illustrate two contrasted adaptive syndromes (Nevo *et al.*, 1998).

Acknowledgments

We thank Julien Farsy and Pierre Surre for assistance in the field. Dale DeNardo and Ty Hoffman provided invaluable support in calorimetric chamber installation. David Pinaud gave precious help on statistical analyses. We thank Xavier Bonnet who initiated the snake population monitoring in Chizé. This research was made possible by the financial support of the Conseil Général des Deux-Sèvres, the Région Poitou-Charentes, and the ANR (ECTOCLIM project).

CHAPITRE 2

Des stratégies de thermorégulation contrastées :

importance des contraintes et bénéfices associés

Résumé du chapitre

Dans ce chapitre regroupant les articles A2 et A3, nous avons étudié les conséquences écologiques de préférences thermiques contrastées de la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*) en termes de sélection de l'habitat et de stratégie d'exposition en conditions naturelles. Notre principale prédiction est que les deux espèces devraient sélectionner des microhabitats aux conditions thermiques contrastées en fonction de leurs besoins : *H. viridiflavus* devrait sélectionner des microhabitats plus ouverts aux radiations solaires et plus chauds pour maintenir des températures corporelles élevées. Dans la mesure où ses besoins sont élevés, les contraintes climatiques sur les durées d'activité devraient être plus fortes pour *H. viridiflavus*. En revanche, cette espèce devrait théoriquement bénéficier de performances supérieures en accord avec les prédictions du modèle d'optimalité de la thermorégulation.

Pour tester ces prédictions, nous avons équipés des individus d'enregistreurs automatiques de température (mesures des températures corporelles T_b) et d'émetteurs radio. Des modèles physiques ont également été placés dans les différents microhabitats disponibles (prairie, forêt, buissons, galeries de micromammifères) pour suivre les conditions thermiques environnementales (T_e). Les individus étaient localisés tous les deux jours à l'aide d'un récepteur VHF et d'une antenne bidirectionnelle. Une localisation sur deux était associée à une description précise de l'habitat. Cette description multi-échelle (1 m, 5 m et 10 m autour de l'animal) a été adaptée du protocole de Blouin-Demers & Weatherhead (2001b). Au total, 27 variables descriptives ont été mesurées. Chaque description correspondant à un individu était associée à une description aléatoire en parcourant 60 m dans une direction tirée au hasard. Des analyses multivariées (Analyse des composantes principales, ACP) ont ensuite été réalisées pour synthétiser l'ensemble des variables en deux composantes principales puis des modèles logistiques à effets mixtes ont ensuite été appliqués pour vérifier si la présence des espèces était expliquée par ces composantes.

Les résultats ont indiqué que les deux espèces sélectionnent leur habitat de façon non-aléatoire mais que *H. viridiflavus* sélectionne fortement les milieux ouverts et exposés (prairie et buissons) alors que *Z. longissimus* est plus généraliste et utilise également des

habitats plus fermés (forêt). Nous avons également montré une forte différence dans le degré d'exposition : *H. viridiflavus* était plus souvent exposé que *Z. longissimus*. Les index de thermorégulation calculés à partir des mesures thermiques ont montré que *H. viridiflavus* exploitait plus efficacement les opportunités thermiques que *Z. longissimus* lorsque les conditions étaient favorables (> *Ex*, < d_b, voir en annexe pour les définitions des index). En outre, nous avons mis en évidence que les contraintes environnementales étaient très différentes pour les deux espèces. La proportion de journées favorables, c'est-à-dire où les conditions thermiques permettent d'atteindre la température préférée, est très supérieure pour *Z. longissimus* puisque ses préférences sont plus basses. Au niveau spatial, les contraintes sont également différentes. En effet, les milieux fermés sont cependant de bonne qualité thermique pour *Z. longissimus* car les conditions sont relativement stables et correspondent à ses besoins lors des journées chaudes (~25°C). En revanche, aucun habitat décrit ne correspond aux exigences élevées de *H. viridiflavus* qui est contraint de bouger entre microhabitats chauds et frais (« shuttling behaviour » ou « navette ») pour maintenir une température stable. Les profils thermiques des serpents ont confirmé que *H. viridiflavus* est un thermorégulateur actif alors que *Z. longissimus* montre une forte thermoconformité par rapport aux microhabitats fermés. Pour quantifier les bénéfices de la thermorégulation en termes de performance, nous avons utilisé les courbes obtenues précédemment (article A1) sur la locomotion et la digestion. Cette approche développée par Hertz *et al.* (1993) a été très peu utilisée depuis alors qu'elle peut apporter des éléments essentiels pour comprendre les bénéfices de la thermorégulation. Nous avons montré que le gain moyen en performance lié à la thermorégulation était deux fois plus important pour *H. viridiflavus* par rapport à *Z. longissimus* pour la digestion (35% versus 17%) alors qu'il était assez similaire pour la locomotion (20% versus 19%). Cependant, il est important de considérer que le gain absolu a un effet beaucoup plus fort chez *H. viridiflavus* qui a montré une forte sensibilité thermique (voir A1) et pour qui la vitesse de reptation est probablement essentielle pour la chasse et l'évitement des prédateurs.

Les suivis télémétriques ont également révélé une composante originale de la thermorégulation : la sélection par les couleuvres de refuges artificiels caractérisés par de bonnes qualités thermiques (dessous de routes, plaques de fibrociment, sites de ponte artificiels, etc.). En dépit d'une très faible disponibilité par rapport aux abris naturels

(buissons, galeries de micromammifères, souches, etc.), les serpents utilisent fortement ces refuges (entre 15 et 30% des relevés selon les méthodes d'estimation : télémétrie ou enregistrements thermiques). Nous avons montré que *H. viridiflavus* utilisait plus fréquemment ces abris que *Z. longissimus*, notamment pendant la nuit, probablement car les bénéfices sont supérieurs. L'utilisation des profils thermiques nous a permis de calculer les bénéfices liés à la sélection de ces abris en termes de durée de digestion. Effectivement, le gain associé à la sélection de ces refuges était de 25% chez *H. viridiflavus* contre 4% chez *Z. longissimus*. Ces résultats ont donc à nouveau montré des divergences dans les stratégies de thermorégulation de ces deux espèces. Plus généralement, ils indiquent que les infrastructures d'origine anthropiques telles que les routes peuvent, dans un contexte thermiquement limitant, apporter des bénéfices thermiques importants aux reptiles.

Running head: thermoregulation and performance in two colubrid snakes

Contrasted thermal preferences dictate habitat use and realized performance in two sympatric colubrid snakes

Hervé Lelièvre [1, 2], Gabriel Blouin-Demers [3], David Pinaud [1], Hélène Lisse [1], Xavier Bonnet [1] & Olivier Lourdais [1]

[1] *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers en Bois, France*

[2] *Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France*

[3] *Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, Canada*

Correspondence:

Hervé Lelièvre, CEBC-CNRS UPR 1934

79360 Villiers en Bois, France

Phone: + 33 (0) 5 49 09 96 16

Fax: + 33 (0) 5 49 09 65 26

E-mail: lelievre@cebc.cnrs.fr

Submitted to *Functional Ecology*

Abstract

1. Temperature influences ectotherm fitness by affecting physiological performance. Terrestrial reptiles behaviourally regulate their body temperature by selecting particular microhabitats or activity periods.

2. In temperate climates, reptiles are subject to thermal constraints that make precise thermoregulation costly (increased exposure to predators, limited basking opportunities). Theoretical models of thermoregulation predict that species in cool environments should exhibit lower optimal temperature for performance and lower thermal preferences to minimize thermoregulatory costs. Empirical data in support of this prediction remain equivocal because several species maintain high and precise body temperatures even in cool environments.

3. We studied two sympatric colubrid snakes in Western France, *Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*, that are morphologically and ecologically similar, but that differ markedly in thermal preference. Our objective was to quantify their thermoregulatory strategies in the field to determine how contrasted thermal preferences affect habitat use and performance gain.

4. *H. viridiflavus*, the thermophilic species, selected open microhabitats whereas *Z. longissimus*, which prefers cooler temperatures, used a greater diversity of microhabitats.

5. The two species differed markedly in their exposure levels. *H. viridiflavus* was constrained to shuttle between sun and shade to maintain preferred body temperatures rendering it very exposed, while covered microhabitats were usually thermally compatible with the requirements of *Z. longissimus.* High exposure was counterbalanced by higher performance in *H. viridiflavus*.

6. The observed divergence in thermal ecology between *Z. longissimus* and *H. viridiflavus* likely reflects different tradeoffs between energy gain and predator avoidance.

Key-words

Ectotherm, thermoregulatory strategy, cost-benefit model of thermoregulation, microhabitat selection, performance

Introduction

Because temperature affects physiological processes, ectotherms depend on environmental thermal conditions to optimize performance (Huey & Stevenson, 1979; Stevenson *et al.*, 1985). The body temperature achieved by reptiles in the field depends on environmental conditions as well as intrinsic factors such as morphological (colouration, thermal inertia), physiological (metabolic rate, cardiovascular adjustments), and behavioural (microhabitat selection, activity patterns, posturing) characteristics (Huey, 1991). Behavioural thermoregulation is often the most important determinant of habitat use in reptiles, particularly in temperate climates (Reinert, 1984b; Adolph, 1990; Blouin-Demers & Weatherhead, 2002a; Heard *et al.*, 2004; Carfagno & Weatherhead, 2006).

Under cool thermal conditions, active thermoregulation usually implies basking. Basking entails high costs: both ecological in terms of predation risk and time allocation (Huey & Slatkin, 1976; Downes, 2001; Martín, 2001; Daly *et al.*, 2008) and physiological in terms of energy expenditure (Bedford & Christian, 1998; Dubois *et al.*, 2008). Many species inhabiting cool environments are nevertheless precise thermoregulators with relatively high thermal preferences (Martín & López, 1999; Blouin-Demers & Nadeau, 2005). This contradicts the central prediction of the cost-benefit model of thermoregulation (Huey & Slatkin, 1976): coadaptation between environmental temperature, thermal preference, and optimal temperature for performance (Huey & Bennett, 1987; Angilletta *et al.*, 2006) should produce a decrease in preferred temperature in cool environments to reduce the costs associated with thermoregulation. Lower thermal needs are likely associated with shorter basking time and reduced exposure to predators. Several studies of lizards along altitudinal gradients have uncovered this theoretical pattern (Hertz *et al.*, 1993; Losos *et al.*, 2003). Nevertheless, contrasted thermoregulatory strategies can coexist within reptile communities and notably between closely related or similar species (Martin-Vallejo *et al.*, 1995; Belliure *et al.*, 1996; Grover, 1996; Sartorius *et al.*, 2002; Scheers & Van Damme, 2002; Singh *et al.*, 2002; Du *et al.*, 2006). Major ecological traits such as activity capacities (Bennett *et al.*, 2000), energy budget (Secor & Nagy, 1994), or level of exposure are directly linked to thermal requirements. Therefore, contrasted thermal preferences in species living in the

same environment may illustrate different ecological orientation and thermoregulatory trade-off (Belliure *et al.*, 1996). For instance, a field study on two congeneric agamid species (*Ctenophorus*) in Australia highlighted how thermal preferences affect habitat use, dietary preferences, and predation risk in a strong and interactive way because of covariation between traits (Daly *et al.*, 2008).

Here we studied two sympatric colubrid snakes, *Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*, that are good models to investigate variation in thermoregulatory strategies while minimizing the limitations inherent to two-species comparisons (Garland & Adolph, 1994). Both species share morphological and ecological similarities (body size, diet, habitat use, reproductive mode, phenology for wintering, and egg-laying; Naulleau, 1984) and strong sympatry at large and fine spatial scales (Luiselli & Capizzi, 1997; Naulleau, 1997a; Naulleau, 1997b). They exhibit the same metabolic reaction norms, but have contrasted thermal preferences and coadapted optima for performance (Lelièvre *et al.*, 2010). *H. viridiflavus* is faster and selects higher temperatures compared to *Z. longissimus*. These two colubrids sharing major ecological traits, but differing in their thermal requirements, provide an opportunity to study two contrasted thermoregulatory strategies within the same temperate environment, thus holding thermal constraints and predation pressure constant. We tested the following predictions: i) Environmental conditions should be more constraining for the species with higher thermal preferences (*H. viridiflavus*). ii) Higher thermal preferences in *H. viridiflavus* should translate in stronger selection for open habitats and greater exposure. iii) Higher thermal requirements should be counterbalanced by larger gains in physiological performance in *H. viridiflavus,* in accordance with the “hotter is better” hypothesis (Huey & Kingsolver, 1989).

To test our predictions, we used radio-telemetry to characterize microhabitat selection in *H. viridiflavus* and *Z. longissimus*. We simultaneously measured the thermal quality of the various microhabitats available to both species. We used thermoregulation indices (Hertz *et al.*, 1993; Christian & Weavers, 1996) to describe their thermoregulatory strategies. Finally, we used available data on thermal reaction norms (Lelièvre *et al.*, 2010) to quantify the performance improvement accrued through thermoregulation (Blouin-Demers & Weatherhead, 2008).

Methods

Study species and study site

Hierophis viridiflavus and *Zamenis longissimus* are medio-European sympatric colubrid snakes that frequently occur in syntopy (Naulleau, 1997a; Naulleau, 1997b; Rugiero *et al.*, 2002). *H. viridiflavus* is a typical racer (Shine, 1980; Luiselli, 2006a) according to its morphological (slender body, long tail, large eyes), behavioural (fast, diurnal, terrestrial), and ecological (high levels of activity and exposure) characteristics. *Z. longissimus* shows strong morphological and behavioural similarities (constrictor, semi-arboreal, secretive) with other ratsnakes of genera like *Elaphe, Pantherophis,* or *Ptyas* (Lenk *et al.*, 2001; Burbrink & Lawson, 2007). Both species have approximately equal body size and have the same diet (Naulleau, 1984; Capizzi *et al.*, 1995). These two species, however, differ markedly in preferred body temperature (T_{set}): *H. viridiflavus* is a thermophilic snake (T_{set} 27.5-31°C) whereas *Z. longissimus* prefers cooler temperatures (T_{set} 21.5-25.5°C; Lelièvre *et al.*, 2010).

We conducted this study at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in western France (46°07' N; 00°25' O) between 2006 and 2008 during the snake activity season (May to September). The study site is a 2600-ha biological reserve managed by the Office National des Forêts. The forest is dominated by deciduous trees (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Acer*), regeneration areas characterized by scrub species (*Rubus*, *Clematis*), and grasslands. Climatic conditions are temperate oceanic with annual precipitations between 800 and 1000 mm, annual mean temperature of 12°C, and annual sunlight of 2000 h.

Field surveys

Snakes were caught under concrete roof tiles disposed throughout the study area for this purpose. We followed 78 snakes via radio-telemetry for 6 to 116 days between July and September in 2006, and between May and September in 2007 and 2008. A temperature data logger (miniaturized 8 kb *iButton thermochron DS1922, Dallas Semiconductor, Dallas, USA*; see Robert & Thompson (2003) for details on miniaturization) and a radio-transmitter

(*R1650, Advanced Telemetry Systems, Isanti, USA*) sterilized in diluted benzalkonium chloride were surgically implanted in the abdominal cavity of the snakes under isoflurane anaesthesia (see Reinert & Cundall (1982); Whitaker & Shine (2002); Whitaker & Shine (2003) for details). Total mass of logger and transmitter represented at most 2.2 % of snake body mass. We kept snakes under observation for 6 days and then released them at their exact point of capture. Snakes were located during the day every 48 h. We systematically changed relocation order to avoid always locating the same individuals at the same time of day. Upon locating a snake, we recorded its precise position using GPS (*eTrex, Garmin, Olathe, USA*), its posture, and its behaviour (concealed, underground, under concrete tiles, basking, moving). We delayed habitat characterization (see below) until the individual had moved to another location to avoid disturbance.

Habitat characterization

Habitat use was characterized every other snake location (i.e. every 4 days) in 2007 and 2008 following the protocol of Blouin-Demers & Weatherhead (2001b). For each snake location characterized, we replicated the habitat description at a random location determined by walking 60 m (the mean distance travelled per day by these snakes) from the snake location in a randomly selected direction. We measured 27 structural variables within circular plots centred on the snake or random location (Table 1). To evaluate percent ground cover and canopy closure, we used a wide-angle digital camera (*Panasonic Lumix DMC-TZ2 28mm*). For canopy, the camera was placed on the ground and at 1.5 m height. For ground cover, the camera was placed on a 2-m perch. Pictures were analyzed with GIMP 2.6.7 (http://www.aljacom.com/~gimp/gimp_2_6_7.exe). When snakes did not move between successive habitat characterizations, data from the first description of the snake location were duplicated and we characterized a new random location.

Table 1. Structural variables used in the analysis of habitat use by *Z. longissimus* and *H. viridiflavus* in western France with associated abbreviations and sampling radii.

Variable	Radius (m)	Description
Pleaf	1	Coverage of leaf (%) within plot
Pplant	1	Coverage of vascular plants (%) within plot
Hmaxplant	1	Maximal height (m) of vascular plants within plot
Pgrass	1	Coverage (%) of leaf within plot
Hmaxgrass	1	Maximal height (m) of grass within plot
Pscrub	1	Coverage (%) of scrubs within plot
Hmaxscrub	1	Maximal height (m) of scrubs within plot
Psoil	1	Coverage (%) of soil within plot
Pother	1	Coverage (%) of other types within plot
Nunder	1	Number of understory trees (>2.5 m height and < 7.5 cm DBH) in plot
Nover	1	Number of overstory trees (> 7.5 cm DBH) in plot
Canclo_soil	1	Canopy closure (%) at ground level
Canclo_1.50m	1	Canopy closure (%) at 1.50 m height
Hmaxveg	1	Maximal height (m) of vegetation within plot
Nunder	5	Number of understory trees in plot
Dunder	5	Distance (m) to nearest understory tree
Hmaxunder	5	Maximal height (m) of understory trees within plot
Pherb	5	Coverage (%) of herbs (non-woody) within plot
Pscrub	5	Coverage (%) of scrubs within plot
Ptree	5	Coverage (%) of trees (under or overstory) within plot
Psoil	5	Coverage (%) of soil within plot
Hmaxherb	5	Maximal height (m) of herbs within plot
Hmaxscrub	5	Maximal height (m) of scrubs within plot
Hmaxtree	5	Maximal height (m) of trees within plot
Nover	10	Number of overstory trees in plot
Dover	10	Distance (m) to nearest overstory tree
Hmaxover	10	Maximal height (m) of overstory trees within plot

DBH = diameter at breast height

Thermoregulation

Body temperature (T_b) was measured in 30 *H. viridiflavus* (21 males, 9 females; SVL = 89.5 ± 7.3 cm; BM = 234.1 ± 64.9 g) and 27 *Z. longissimus* (18 males, 9 females; SVL = 95.4 ± 8.4; BM = 249.3 ± 62.1 g) every 30 min for 4 to 103 days (mean= 42 d) between May 2006 and September 2008. Simultaneously, we measured operative environmental temperatures (T_e) in the various microhabitats available to the snakes (Bakken, 1992). We used 15 physical models reproducing the thermal characteristics of the study species. We ensured the realism

of our models by calibrating them against two fresh snake carcasses (correlation coefficients = 0.95 and 0.97, respectively). We placed the models in each of 4 habitats: on the ground in forest (N = 3), on the ground under scrubs (N = 4), in an underground retreat (N = 4), and on the ground in the open (N = 4).

Days were classified as hot, medium, or cold based on the amount of time with maximal T_e ($T_{e\ max}$) above the lower bound of T_{set} ($T_{set\ low}$) for each species. Days were cold when $T_{e\ max}$ did not reach $T_{set\ low}$, medium when $T_{e\ max}$ was above $T_{set\ low}$ for 1 to 6 hours (set according to the median for time above $T_{set\ low}$ which was 6 hours in *Z. longissimus* and 4.5 hours in *H. viridiflavus*), and hot when $T_{e\ max}$ was above $T_{set\ low}$ during more than 6 hours. Each day was separated in two periods: daytime between 8:00 and 18:00 h and nighttime between 18:00 and 8:00 h.

We used indices developed to measure both the accuracy and the effectiveness of thermoregulation in reptiles (Hertz *et al.*, 1993; Christian & Weavers, 1996; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001c). Because active thermoregulation is essentially diurnal under temperate climates, indices were calculated for daytime only and for each type of day. We calculated the accuracy of T_b as the mean of the deviations of T_b from T_{set} (individual deviation, d_b) in a restricted daytime period (between 12:00 and 18:00) corresponding to non-limiting thermal conditions. We measured the extent of thermoregulation as the time spent with T_b above $T_{set\ low}$ during daytime. We measured thermal exploitation (*Ex*) using a modification of the index proposed by Christian & Weavers (1996): the proportion of time spent above $T_{set\ low}$ during daytime expressed as a percentage of the time available to do so ($T_{e\ max} > T_{set\ low}$). We measured the thermal quality of each habitat by the daily duration when T_e was above $T_{set\ low}$ and within T_{set} of each species in each habitat.

Performance gain

Thermal reaction norms for locomotion and transit time were obtained for both species (Lelièvre *et al.*, 2010). We obtained a general equation predicting crawling speed based on body temperature by fitting a nonlinear curve to the data. For digestion, we used linear regression because this was the shape of the relationship. Snakes consistently

regurgitate their meals at 10°C (Naulleau, 1983; Stevenson *et al.*, 1985; Hailey & Davies, 1987; Tsai *et al.*, 2008) and we thus fixed the lower thermal limit at 15°C for both species. We assumed that snakes that selected habitats randomly with respect to their T_e would realize a T_b distribution equivalent to the available T_e. We estimated overall available T_e by weighing each habitat by its mean availability in the home ranges of radio-tracked snakes. Excluding road surface that are not used by snakes and underground retreat-sites (not quantifiable), the main habitats are open field (19 %), scrub (59 %), and forest (18 %). Because scrub is a heterogeneous habitat with many sun patches, we divided T_e in scrubs as 50 % open field and 50 % scrubs. We then randomly sampled 10,000 T_e weighed by availability and the same number of daytime snake T_b in each species across the whole T_b data set. Random samples were bootstrapped 100 times and mean sample sizes (± SD) were calculated for 1°C intervals. Applying the equations of the thermal reaction norms to those temperatures, we obtained distributions of performance observed in snakes and expected performance of hypothetical snakes using their habitat randomly with respect to thermal quality.

Statistical analyses

All data were tested for normality (Kolmogorov–Smirnov test) and homogeneity of variance (Bartlett test), and transformed when necessary to achieve the conditions for using parametric tests. All statistical comparisons were performed in R software (R Development Core Team, 2007). For thermoregulation, we used mixed models (nlme package) with individuals as random effect (log-likelihood maximization). Each thermoregulation index was calculated for 24h periods. We used 5 models to test for the effects of species and type of day with indices as dependant variables (Y) from constant model (Y ~ 1) to complete model (Y ~ Species + Type Day + Interaction). The effect of sex was tested, but it accounted for a very small portion of the variation. We thus pooled the sexes in our presentation of the results. We used stepwise model selection based on Akaike's information criterion (AIC) to select the most appropriated model (Burnham & Anderson, 2002). Then, we used the best model to estimate parameters. To analyze habitat selection, we performed principal

component analyses (PCA) on microhabitat variables. Factor scores derived from PCA were used in logistic mixed models (lme4 package) with the presence/absence data (random versus snake locations) as the dependent variable. Habitat surveys were conducted in 4 areas that differ in their proportions of available habitat types. Hence, we used area with individuals nested within area as random effects in our model. Means are provided ± 1SE. We accepted significance at an alpha level of 0.05.

Results

Environmental operative temperatures

We calculated monthly mean daily maximal T_e for each habitat type during the activity season of snakes. In all habitat types, T_e increased from May to July before decreasing until September. Open field habitat had higher thermal quality (daily time above $T_{set\ low}$) than closed habitats for the two species (Table 2). For daily time within T_{set}, scrubs provided a better thermal environment than open fields for *Z. longissimus*, but not for *H. viridiflavus*. All 4 sampled habitat types were more thermally challenging for *H. viridiflavus* because they provided less time available above $T_{set\ low}$ and within T_{set} (Table 2).

Table 2. Thermal quality of the four main habitats available during activity season for *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS). Thermal quality is assessed by three parameters: the maximal daily environmental temperature (T_e), the time when T_e is above the lower bound of the range of preferred body temperature selected in laboratory thermal gradient ($T_{set\ low}$), and the time when T_e is within T_{set}. Means are provided ± standard error.

Habitat	Maximum T_e	T_e>$T_{set\ low}$ duration		T_e within T_{set} duration	
		AS	EWS	AS	EWS
Open Field	35.49 ± 0.18	8.69 ± 0.15	5.28 ± 0.21	2.46 ± 0.13	1.63 ± 0.18
Scrub	23.51 ± 0.13	4.11 ± 0.11	0.64 ± 0.15	2.91 ± 0.09	0.50 ± 0.13
Forest	21.24 ± 0.18	2.84 ± 0.15	0.24 ± 0.22	2.31 ± 0.13	0.18 ± 0.18
Underground	18.60 ± 0.17	1.35 ± 0.15	0.00 ± 0.21	1.33 ± 0.12	0.00 ± 0.17

Habitat use and behaviour

We characterized habitat use at 828 locations used by snakes and at 828 random locations. PCA indicated that the 27 habitat variables could be synthesized by two PC that accounted for almost 35 % of the total variation (Table 3).

Table 3. Summary statistics for the two principal components (PC) and their pooled within groups correlations (*r*) with the discriminating variables used in the analysis of habitat use by *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS).

	AS (Snake vs Random locations)		EWS (Snake vs Random locations)		Snakes (AS vs EWS locations)	
	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2
Eigenvalue	7.37	4.04	5.46	4.37	6.09	3.88
Variation explained	28.4	15.5	21.0	16.8	23.4	14.9
Variable						
Pleaf	**-0.865**	0.162	**-0.730**	-0.357	**-0.612**	-0.484
Pplant	-0.051	**0.569**	0.108	-0.394	0.229	-0.376
Hmaxplant	0.245	0.365	0.283	-0.161	0.345	-0.191
Pgrass	0.451	0.438	0.418	-0.224	0.307	-0.297
Hmaxgrass	**0.524**	0.210	0.398	0.048	0.261	-0.033
Pscrub	0.298	**-0.804**	-0.041	**0.740**	-0.155	**0.767**
Hmaxscrub	0.141	**-0.770**	-0.130	**0.700**	-0.212	**0.686**
Psoil	0.063	0.209	0.088	-0.280	0.102	-0.237
Nunder	-0.434	-0.152	**-0.556**	0.017	-0.342	0.123
Nover	-0.449	0.098	-0.419	-0.159	-0.399	-0.112
Canclo_soil	-0.417	**-0.592**	-0.444	**0.589**	-0.464	**0.586**
Canclo_1.50m	**-0.848**	0.000	**-0.767**	-0.187	**-0.747**	-0.336
Hmaxveg	**-0.702**	0.103	**-0.669**	-0.230	**-0.655**	-0.391
Nunder	**-0.614**	-0.134	**-0.576**	0.003	-0.429	0.084
Dunder	0.136	-0.169	0.051	0.155	-0.229	0.160
Hmaxunder	**-0.712**	-0.385	**-0.696**	0.383	**-0.662**	0.392
Pherb	0.346	0.484	0.338	-0.234	0.386	-0.178
Pscrub	0.459	**-0.681**	0.092	**0.808**	-0.040	**0.830**
Ptree	**-0.904**	-0.009	**-0.814**	-0.173	**-0.773**	-0.251
Psoil	0.171	0.161	0.132	-0.121	0.068	-0.025
Hmaxherb	0.517	-0.289	0.175	**0.544**	0.193	**0.566**
Hmaxscrub	0.295	**-0.685**	-0.186	**0.752**	-0.268	**0.760**
Hmaxtree	**-0.811**	-0.021	**-0.781**	-0.106	**-0.747**	-0.209
Nover	**-0.832**	0.059	**-0.836**	-0.217	**-0.760**	-0.391
Dover	0.195	-0.338	-0.052	0.270	-0.170	0.204
Hmaxover	**-0.611**	-0.222	**-0.620**	0.178	**-0.699**	0.108

Note: Variables strongly correlated with the respective principal components are in bold.

Random locations for both species differed significantly, so we kept them separate for comparisons. The first PC was negatively correlated with the coverage of trees and the maximum height of vegetation (Table 3). The second PC was correlated significantly with coverage of scrubs for comparisons between *H. viridiflavus* and random locations as well as between the two snake species, but was negatively correlated for the comparison between *Z. longissimus* and random locations. Based on AIC, both species selected habitat non-randomly: PC1 and PC2 significantly influence presence of the two species (w_i = 1 for each). Comparison between species also showed a significant effect of PC1 and PC2, and an interaction between PC1 and species, but not between PC2 and species (w_i = 1). *H. viridiflavus* avoided forested habitat (more trees, higher vegetation height, and more closed canopy) more than *Z. longissimus* who was more generalist in its habitat use (Fig. 1).

The two species differed in the frequency of observed behaviour at relocation (N = 1340; χ^2 = 113.70; df = 5; P < 0.0001). *Z. longissimus* was concealed (undercover, underground, or under concrete tiles) more often than *H. viridiflavus* (80.32 and 57.14 % of relocations respectively).

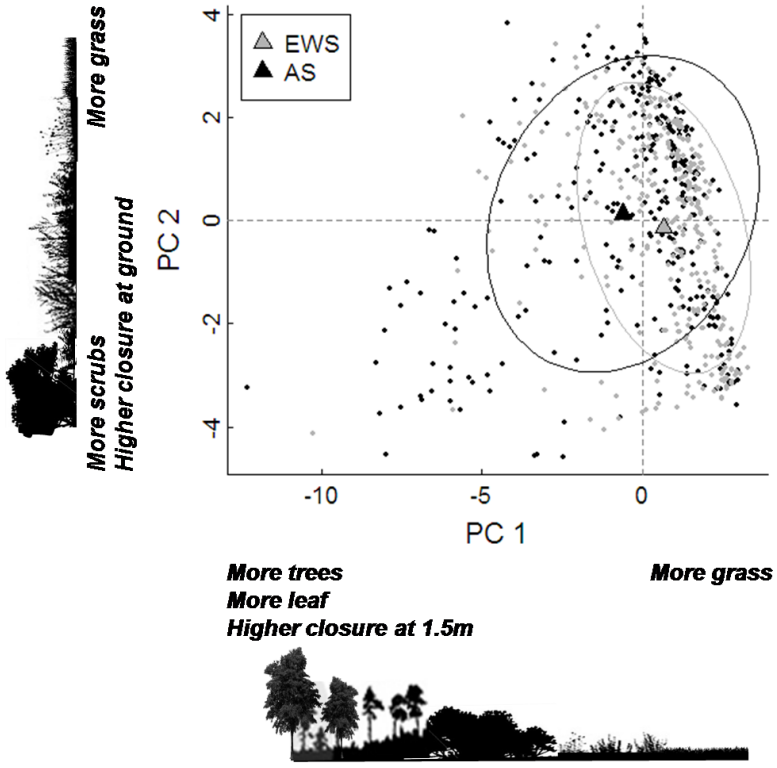


Figure 1. Differences in microhabitat selection of *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS) based on the first two principal components. Each dot represents one individual microhabitat at one location. Triangles represent means for each group and circles are inertia ellipses. For clarity, habitat descriptions at random locations are not represented.

Thermoregulation

We collected 114,503 T_b measurements (58,320 for *Z. longissimus* and 56,183 for *H. viridiflavus*) from the 57 individuals on 511 snake x days (215 for *Z. longissimus* and 296 for *H. viridiflavus*). We collected 45,314 (39.6 %) T_b values during the day (08:00–18:00) and the remaining 69,189 (61.4 %) during the night. Following our day classification, only 3 days were cold, 24 were medium, and 188 were hot for *Z. longissimus* (1.4, 11.2, and 87.4 % of total, respectively) while 27 were cold, 93 medium, and 194 hot for *H. viridiflavus* (9.1, 31.4 and 65.5 % of total).

H. viridiflavus had higher T_b than *Z. longissimus* overall (20.69 ± 0.10 °C (range 4-36) vs. 18.65 ± 0.21 °C (4-33); linear mixed effects model, $t_{55,\ 114447} = 19.52$, $P < 0.0001$; Figure 2). Only a small proportion of snake T_b were within their T_{set} (25.0 % in *Z. longissimus* and 16.4 % in *H. viridiflavus*, Fig. 2).

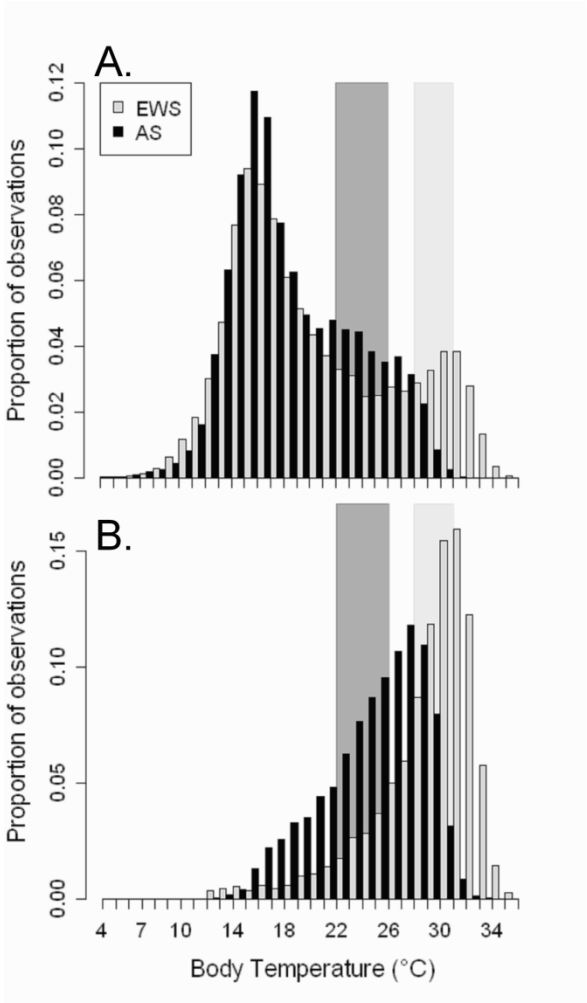


Figure 2. Frequency distribution of field body temperatures (T_b) in *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS). A. for all measurements, B. during hot days between 12:00 and 18:00. Preferred T_b selected in a laboratory thermal gradient (T_{set}) is represented by grey boxes (dark for *Z. longissimus* and light for *H. viridiflavus*).

The model with species, type of day, and their interaction was the best to explain mean T_b variation during the day (Table 4). Both species exhibited higher T_b when thermal conditions were hotter. *H. viridiflavus* maintained higher T_b than *Z. longissimus* for all types of day, but more particularly during hot days (25.66 ± 0.60 °C vs. 21.68 ± 0.56 °C; Fig. 3).

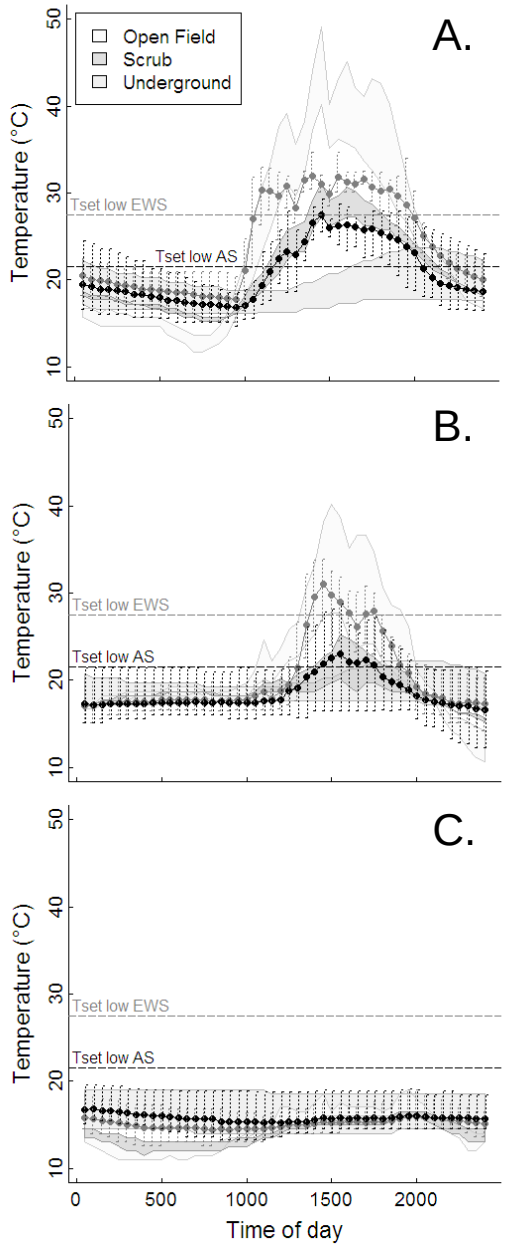


Figure 3. Field thermoregulation in *Z. longissimus* (AS; black symbols) and *H. viridiflavus* (EWS; grey symbols) during 3 contrasted days (A. hot, B. medium and C. cold; see methods for details of classification). Points represent mean body temperature (T_b) and lines represent 95 % confident intervals. Shaded lines represent the lower bound of the range of preferred body temperature selected in laboratory thermal gradient ($T_{set\ low}$). Shaded polygons represent the range of environmental temperatures (T_e) in 3 habitat types.

During hot days between 8:00 and 12:00 (basking phase after emergence from nocturnal retreat-site), we observed a strong correlation with a slope close to 1 between T_b and T_e in the sun in *H. viridiflavus* whereas T_b was more correlated with T_e under vegetation

in *Z. longissimus* (Spline interpolation; Fig. 4). Model selection for *Ex* indicated effects of species and type of day without interaction (Table 4). When thermoregulation was possible during medium and hot days, *H. viridiflavus* showed higher *Ex* than *Z. longissimus* (49.16 ± 2.14 % vs. 39.90 ± 1.89 %, and 78.68 ± 2.35 % vs. 69.41 ± 2.08 % for medium and hot days respectively). For time spent above $T_{set\ low}$, we selected the model with only type of day (Table 4) despite a lower AICc because it was more parsimonious (less parameters). Time spent above $T_{set\ low}$ was strongly linked to thermal conditions for both species, but no difference between species was detected (5.76 ± 0.12 h in hot days vs. 2.32 ± 0.13 h in medium days). Thermoregulation accuracy was highly dependent on daily thermal conditions and species with a significant interaction (Table 4). *Z. longissimus* showed more precise thermoregulation than *H. viridiflavus* (lower d_b) under constraining conditions (6.88 ± 0.39 °C vs. 10.87 ± 0.42 °C for cold days, and 3.75 ± 0.40 °C vs. 4.58 ± 0.43 °C for medium days), but *H. viridiflavus* became as precise as *Z. longissimus* during hot days (1.59 ± 0.41 °C and 1.52 ± 0.39 °C respectively). Over the active season, the precision of thermoregulation was maximal during June and July in *H. viridiflavus,* but was less variable in *Z. longissimus* (Fig. 5).

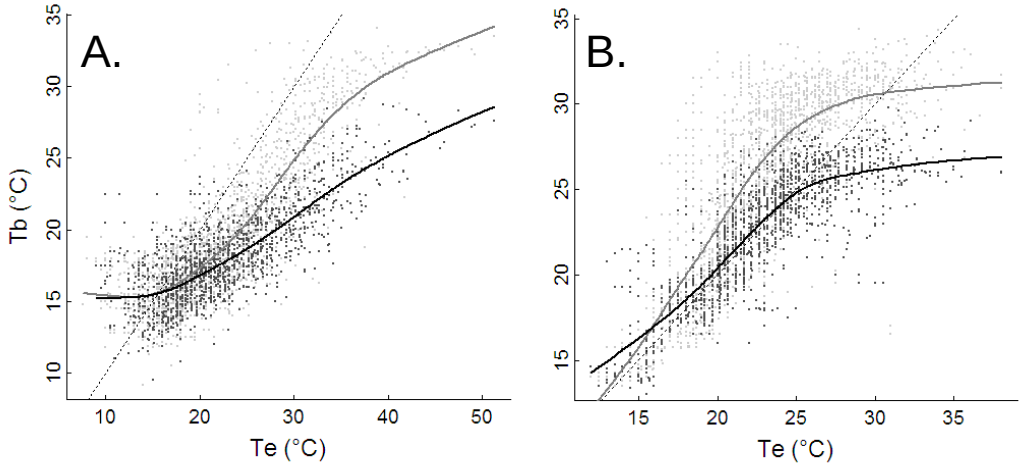


Figure 4. Relationship between body temperature (T_b) and habitat temperature (T_e) in open field (A.) and under scrubs (B.) for *Z. longissimus* (in black) and *H. viridiflavus* (in grey). Lines represent linear interpolation of the data. Dashed line of slope 1 indicates perfect thermoconformity ($T_b = T_e$).

Table 4. Model selection used to describe thermoregulation of *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* using Akaike's information criterion (AIC). The function with the lowest AICc is the one that best describes the data. K = number of parameters in the function, w_i = Akaike weight. Models in boldface were selected for analyses (see text for details on models and definitions of index).

	K	AICc	Δ_{AICc}	$w_{i\ AICc}$
Mean T_b				
Y ~ Species + TypeDay + Interaction	8	11306.34	0.00	0.990
Y ~ Species + TypeDay	6	11315.48	9.14	0.010
Y ~ TypeDay	5	11520.91	214.57	0.000
Y ~ Species	4	12597.88	1291.54	0.000
Y ~ 1	3	12658.70	1352.36	0.000
Ex				
Y ~ Species + TypeDay	5	19480.06	0.00	0.675
Y ~ Species + TypeDay + Interaction	6	19481.55	1.49	0.321
Y ~ TypeDay	4	19489.98	9.92	0.005
Y ~ 1	3	19758.30	278.24	0.000
Y ~ Species	4	19759.88	279.82	0.000
Time above $T_{set\ low}$				
Y ~ Species + TypeDay + Interaction	6	9760.81	0.00	0.452
Y ~ TypeDay	4	9761.40	0.59	0.336
Y ~ Species + TypeDay	5	9762.33	1.52	0.211
Y ~ Species	4	10307.97	547.16	0.000
Y ~ 1	3	10325.93	565.12	0.000
d_b				
Y ~ Species + TypeDay + Interaction	8	9580.31	0.00	1.000
Y ~ Species + TypeDay	6	9661.05	80.74	0.000
Y ~ TypeDay	5	9664.09	83.78	0.000
Y ~ Species	4	11280.38	1700.07	0.000
Y ~ 1	3	11323.97	1743.66	0.000

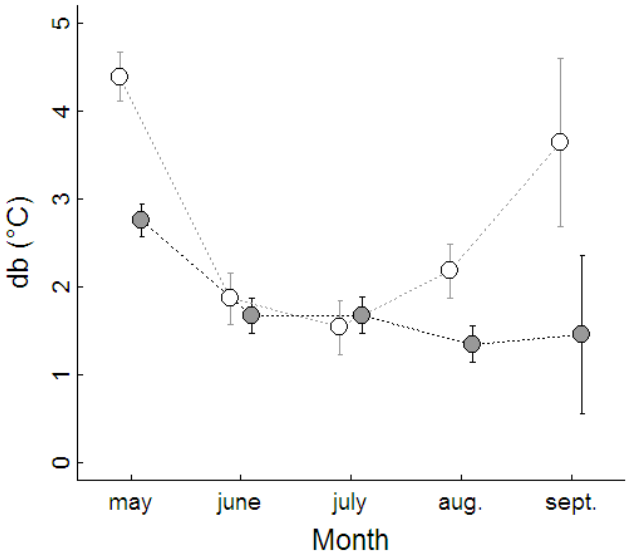


Figure 5. Mean daily deviation of body temperature (d_b) from the range of preferred body temperature selected in laboratory thermal gradient (T_{set}) for each month of the active season in *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS). Circles represent mean d_b and bars represent standard error.

Performance gain accrued through thermoregulation

Thermal reaction norm equations applied to randomly selected, but weighted by habitat availability, T_e produced a distribution with a substantial proportion of zeros for crawling speed (9.3 ± 1.3 % in *H. viridiflavus* and 18.6 ± 1.9 % in *Z. longissimus*; Fig. 6) and digestion (28.8 ± 2.8 % in *H. viridiflavus* and 38.6 ± 3.5 % in *Z. longissimus*; Fig. 6). The distribution of randomly sampled T_b resulted in highly skewed distributions of crawling speed and transit time that were significantly different from the distributions generated from the T_e (χ^2 tests, $P < 0.0001$; Fig. 6). *H. viridiflavus* appeared to maximize both crawling speed and transit time (41.5 ± 1.4 % of observations above 95 % of maximal performance for crawling speed and 38.7 ± 1.2 % of observations below 3 days of transit). *Z. longissimus* maximized crawling speed (36.9 ± 1.4 % of observations above 95 % of maximal performance), but not digestion (only 15.4 ± 0.5 % of observations below 3 days of transit). The mean improvement in crawling performance accrued through habitat selection was 20.2 % in *H. viridiflavus* (from 59.7 ± 7.7 to 79.8 ± 3.5 % of the maximum speed) and 18.6 % in *Z. longissimus* (from 64.2 ± 3.4 to 82.8 ± 3.4 % of the maximum speed). Transit time decreased from 8.9 ± 0.4 days to 5.8 ± 0.3 days with thermoregulation in *H. viridiflavus* (gain 34.8 %) and from 9.5 ± 0.4 days to 7.9 ± 0.3 days in *Z. longissimus* (gain 16.8 %).

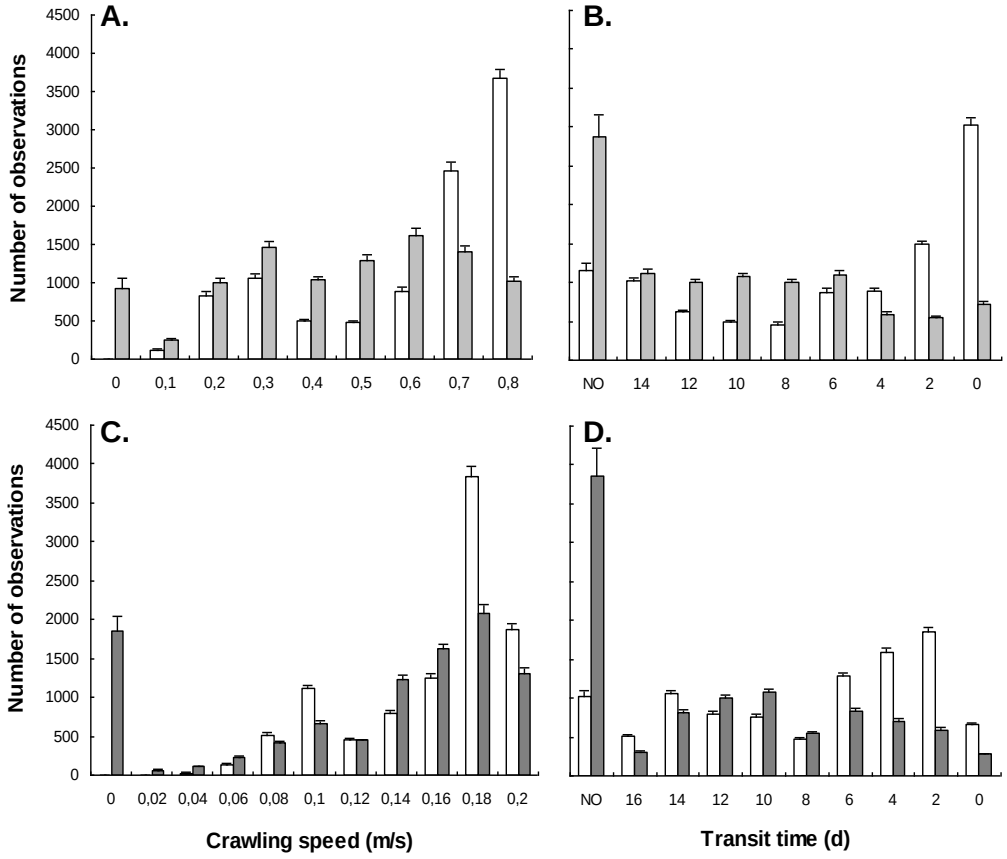


Figure 6. Impact of thermoregulation on physiological performance in *Z. longissimus* and *H. viridiflavus*. Estimated performance was derived by applying the thermal performance equation to the habitat temperature (T_e) and body temperature (T_b) distributions. A. crawling speed for *H. viridiflavus*, B. transit time for *H. viridiflavus*, C. crawling speed for *Z. longissimus*, D. transit time for *Z. longissimus*. Bars represent standard deviation after bootstrap.

Discussion

H. viridiflavus and *Z. longissimus* are two broadly sympatric colubrid snakes that share major ecological traits, but strongly differ in thermal preferences (Lelièvre *et al.*, 2010). Our analyses of habitat use and thermoregulation in these species indicate that reptiles in syntopy may profoundly diverge in thermoregulatory strategy and exposure levels under challenging temperate climates.

As expected, we observed that climatic conditions were more constraining for *H. viridiflavus* than for *Z. longissimus* because of higher thermal requirements in the former. Frequency distribution of T_b as well as mean daily time above $T_{set\ low}$ and within T_{set} showed

that *H. viridiflavus* spent 60 % less time than *Z. longissimus* at preferred temperatures. During our survey, cold days associated with no thermoregulation opportunities were 10 times more frequent for *H. viridiflavus* than for *Z. longissimus*. Almost 90 % of the days allowed *Z. longissimus* to reach its preferred temperature for extended period (more than 6 hours), whereas it was only possible for *H. viridiflavus* on 65% of days. Summer months (from June to August) were more favourable to both species. Conversely, in May and September thermal conditions were limiting, particularly for *H. viridiflavus* which had difficulties achieving preferred body temperatures (high d_b).

We showed that habitat use and level of exposure differed between *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* and reflected contrasted thermal requirements. In *H. viridiflavus*, thermal specialization for hot temperatures was associated with selection of open areas and greater exposure. None of the sampled habitats provided high thermal quality for *H. viridiflavus*: temperature in open fields is highly variable and rarely match T_{set} while closed habitats remain too cold. This species is thus constrained to active thermoregulation consisting of extended basking in the morning followed by frequent shuttling between sun and shade during the hottest part of the day. On the other hand, in *Z. longissimus* thermal measurements showed that T_b precisely matched T_e under vegetation and that closed habitats were compatible with their lower thermal requirements, notably during summer. Our radiotelemetric surveys confirmed that *Z. longissimus* is a generalist in habitat use and frequents forested areas. Overall, this species displays a secretive lifestyle with limited basking behaviour.

When environmental conditions were favourable, accurate thermoregulation allowed *H. viridiflavus* to maximize crawling speed and digestion capacities. As *H. viridiflavus* is an active, fast-moving forager, prey capture success is presumably mainly determined by locomotory performance. Considering the high level of thermal sensitivity for performance in this species (Lelièvre *et al.*, 2010), optimization of locomotory capacities undoubtedly improves fitness by maximizing foraging and predator avoidance. Moreover, to meet its high energy requirements, *H. viridiflavus* probably needs to maximize feeding rate by minimizing transit time. In addition, given its lifestyle, rapid digestion is probably necessary to reduce the negative impact of a full digestive tract on locomotion (Garland & Arnold, 1983). We showed that thermoregulation allowed *H. viridiflavus* to decrease significantly transit time.

On the other hand, *Z. longissimus* is comparatively much slower and its crawling speed is less sensitive to temperature (Lelièvre *et al.*, 2010). We thus expect that locomotory abilities have a weaker impact on fitness for *Z. longissimus* that probably relies on crypsis to catch prey and evade predators. Whether our results on performance improvements are typical of other reptiles is difficult to evaluate because despite early pleas to adopt this approach (Hertz *et al.*, 1993), few studies have ensued (Blouin-Demers & Weatherhead, 2008). Our results for *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* are comparable to those of Blouin-Demers & Weatherhead (2008) who reported that black ratsnakes in Ontario improved locomotory performance by 18% through habitat-mediated thermoregulation.

H. viridiflavus and *Z. longissimus* display highly contrasted thermoregulatory strategies. These strategies undoubtedly induce differential balance between costs and benefits (Huey & Slatkin, 1976). Trade-off between costs and benefits of thermoregulation is a key aspect of reptile life history (Huey, 1974; Huey & Berrigan, 2001). According to the cost-benefit model of thermoregulation (Huey & Slatkin, 1976), the principal costs associated with basking behaviour are increased predation risk (Martín & López, 1999; Herczeg *et al.*, 2008), time spent which is not available for other activities like foraging or mating (Shine *et al.*, 2000), and greater energy expenditure (Secor & Nagy, 1994). The thermophilic strategy employed by *H. viridiflavus* increases energetic requirements (Lelièvre *et al.*, 2010) and exposure to predators, but the benefits in terms of performance gain are likely to offset these potential costs. During hot days when conditions were favourable, *H. viridiflavus* actively selected higher T_b than *Z. longissimus*. Moreover, *H. viridiflavus* thermoregulated with comparable accuracy and achieved a greater thermal exploitation of the environment. Despite higher requirements, *H. viridiflavus* was able to maintain T_b above $T_{set\ low}$ for more than 6 hours per day, which was equivalent to *Z. longissimus*.

We showed that higher thermal requirements in *H. viridiflavus* were associated with greater exposure that likely increases predation risk. In our study site, predation mainly arises from raptors: short-toed eagle *Circaetus gallicus* that forage exclusively on reptiles (Bakaloudis *et al.*, 1998; Moreno-Rueda & Pizarro, 2007) and common buzzard *Buteo buteo* that is a generalist predator feeding partly on snakes (Selas, 2001; H. L. pers. obs.). As dense vegetation cover offers effective protection to small reptiles against avian predation (Daly *et*

al., 2008), we may expect a higher risk of predation on *H. viridiflavus* since they use open habitats more frequently and bask more than *Z. longissimus*.

Contrasted thermoregulatory strategies have important impacts on energy budget and probably drive foraging strategies and feeding rates. Standard metabolic rate (SMR) measurements in the laboratory (Lelièvre *et al.*, 2010) allowed estimating that energy expenditure at T_{set} is 60 % higher in *H. viridiflavus* compared to *Z. longissimus*. This estimation is conservative since our calculations do not take activity into account. We expect that the difference in expenditure obtained through field metabolic rate (FMR) measurements (Secor & Nagy, 1994) would be higher because *H. viridiflavus* showed higher activity than *Z. longissimus* during surveys (distance travelled per day, frequency of move). Thus, higher energy expenditure in *H. viridiflavus* must be counterbalanced by higher foraging efficiency and rate of energy acquisition. Our results suggest that foraging could be maximized by actively selecting higher body temperatures and thereby increasing locomotory and digestive performance.

In conclusion, our results help understand complex covariation linking thermal preferences, performance, and level of exposure in terrestrial ectotherms that possibly reflect coadapation patterns (Angilletta *et al.*, 2006). The level of exposure to predation remains a paradigm to understand thermal adaptation and thermoregulatory strategies of terrestrial ectotherms (Mitchell & Angilletta, 2009). Exploring the consequences of exposure strategies on energetic and performance in reptiles holds promise to unravel the numerous links between habitat selection and fitness. Finally, our results have strong implications for conservation as stable coexistence of these sympatric species implies a heterogeneous environment providing diverse opportunities for thermoregulation. Particular attention must be paid to edge management because of the crucial role of this habitat for thermoregulation by reptiles in temperate climates (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001a; Carfagno & Weatherhead, 2006; Scali *et al.*, 2008).

Acknowledgments

We are very grateful to P. Surre, J. Farsy, S. Lecq, P. Ragot, P.A. Raut and J. Tigreat for their assistance in the field. We thank the Office National des Forêts to allow us working in the

reserve. This research was made possible by the financial support of the Conseil Général des Deux-Sèvres, the Région Poitou-Charentes, and the ANR (ECTOCLIM project).

Running head: thermal benefits of artificial shelters in snakes

Thermal benefits of artificial shelters in snakes: a radiotelemetric study in two sympatric colubrids

Hervé Lelièvre [1, 2], Gabriel Blouin-Demers [3], Xavier Bonnet [1] & Olivier Lourdais [1]

[1] *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers en Bois, France*

[2] *Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France*

[3] *Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, Canada*

Correspondence:

Hervé Lelièvre, CÉBC-CNRS UPR 1934

79360 Villiers en Bois, France

Phone: + 33 (0) 5 49 09 96 16

Fax: + 33 (0) 5 49 09 65 26

E-mail: lelievre@cebc.cnrs.fr

Submitted to: *Journal of Thermal Biology*

Abstract

1. Reptiles in temperate climates face constraining thermal conditions and tradeoff predator avoidance against thermoregulatory requirements.

2. Selection of high thermal quality shelters can entail substantial fitness gains by increasing body temperature and, thus, physiological performance (e.g., digestion speed) while simultaneously keeping risk of predation at a minimum.

3. Using temperature data loggers implanted in 59 individuals of two species of sympatric colubrid snakes with contrasted thermal preferences (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) and physical models designed to measure operative temperature, we showed that exploitation of particular artificial diurnal and nocturnal shelters entails important thermal benefits and that the most thermophilic species, *H. viridiflavus*, used hot shelters more than *Z. longissimus*, probably because of more significant performance gains.

Key-words:

Refuge use, anthropogenic environment, snakes, thermoregulation, physiological performance, conservation

Introduction

Predation is a major selective pressure acting on the evolution of behavioural characteristics (Lima & Dill, 1990). Predation risk can be reduced by selecting refuges that offer effective protection (Bauwens *et al.*, 1999; Cooper *et al.*, 1999; Goldsbrough *et al.*, 2006; Cooper & Wilson, 2008). In reptiles, microhabitat selection is driven mainly by thermal requirements because of the tight link between variation in body temperature and performance in ectotherms (Stevenson *et al.*, 1985; Huey & Kingsolver, 1989; Hertz *et al.*, 1993; Grover, 1996; Blouin-Demers & Weatherhead, 2002a; Row & Blouin-Demers, 2006b). Optimal use of shelters by reptiles thus implies maximizing predator avoidance while minimizing thermal costs (Cooper, 1998; Martín & López, 1999; Downes, 2001). The ability of individuals to select shelters that are both safe and thermally suitable entails clear fitness gains (Milne & Bull, 2000; Sabo, 2003; Webb & Whiting, 2005; Goldsbrough *et al.*, 2006). Under hot desert climates, refuges must confer significant protection against high temperatures (Melville & Schulte, 2001; Kerr *et al.*, 2003) and evaporative water loss (DeNardo *et al.*, 2004; Davis *et al.*, 2008). Under temperate climates, however, since ambient temperature is generally limiting, natural shelters are usually too cool and thus provide lower thermal conditions than the optimal temperature for performance (Martín, 2001).

Anthropogenic structures have been shown to provide high quality shelters for reptiles and such structures can be used successfully for conservation (Webb & Shine, 2000; Arida & Bull, 2008). Artificial refuge use may be particularly beneficial in altered and urbanized environments where human activities have direct negative impacts on reptile populations (Rosen & Lowe, 1994; Bonnet *et al.*, 1999; Whitaker & Shine, 2000; Row *et al.*, 2007) and indirect impacts through habitat fragmentation and degradation (Shine *et al.*, 1998; Driscoll, 2004; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001b; Butler *et al.*, 2005). Under cool climates, artificial shelters should provide both efficient protection and optimal thermal conditions by offering warm and stable temperatures within thermally fluctuating environments. Thus, structures with both high conductive rate and high thermal inertia that accumulate solar radiations during the day and give out heat during the night may be most favorable (Huey *et al.*, 1989).

A radiotelemetric survey conducted on two sympatric colubrid species of snakes in a natural landscape (Lelièvre *et al.*, 2010) revealed that snakes significantly exploit artificial refuges. Here we used thermal data obtained in free ranging animals to address the following questions:

(1) Do artificial structures with significant thermal inertia provide better thermoregulatory opportunities than natural retreat-sites?

(2) To what extent *Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus* use artificial shelters?

(3) What are the physiological benefits associated with artificial refuges exploitation?

We expected that exploitation of high thermal quality shelters should be particularly common in the thermophilic species (*H. viridiflavus*) because it would reap higher performance benefits. To assess this expectation, we quantified artificial refuge use by both species and measured temperature in snakes and in various shelters. Then, we estimated the performance gain accrued through use of natural *versus* artificial refuges by converting the body temperatures experienced in the two types of refuges to food transit time (Lelièvre *et al.*, 2010).

Materials & Methods

Study site and study animals

We conducted field surveys at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in western France (46°07' N; 00°25' O) between 2006 and 2008 during the snake activity season (from May to September). Climatic conditions are temperate oceanic with annual precipitation between 800 and 1000 mm, annual mean temperature of 12°C, and annual sunlight of 2000 h. The study site is a 2600-ha biological reserve managed by the Office National des Forêts, dominated by deciduous trees (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Acer*), regeneration areas characterized by scrubby species (*Rubus*, *Clematis*), and grasslands. We emphasize that natural refuges are highly available in our study site because heterogeneous scrublands represent almost 60% of total surface and we observed numerous burrows due to high micromammal abundance. Anthropogenic infrastructures that could constitute shelters for

snakes are relatively scarce in the study area and consist of 55 km of narrow asphalt roads (roads may provide shelters when snakes can stay underneath; noted as under-road in this paper), 3 barns, 3 small concrete buildings, 750 concrete slabs used to attract snakes (Bonnet *et al.*, 1999), and 3 artificial egg-laying sites built by stacking stones around peat and covering the pile with plastic tarpaulin (Shine & Bonnet, 2009). Vehicle access and speed are limited in the reserve and collision risk is therefore not significant for snakes (Shine & Bonnet, 2009).

European whip snake *Hierophis viridiflavus* and Aesculapian snake *Zamenis longissimus* are medio-European oviparous colubrids. *H. viridiflavus* is a typical racer according to its morphological (slender body, long tail, large eyes), behavioral (fast moving, diurnal, terrestrial), and ecological (high levels of activity and exposure) characteristics whereas *Z. longissimus* shows strong morphological and behavioural similarities (constricting abilities, semi-arboreal, highly secretive) with ratsnakes. These two species differ strongly in their range of preferred body temperature (T_{set}): *H. viridiflavus* is a thermophilic snake (T_{set} 27.5-31°C) whereas *Z. longissimus* prefers cooler temperature (T_{set} 21.5-25.5°C; Lelièvre *et al.*, 2010).

Field surveys

Snakes were captured under concrete slabs disposed throughout the study area. Surveys were conducted between May and September in 2007 and 2008. From all the snakes captured, we selected 59 snakes (30 *Z. longissimus*, 29 *H. viridiflavus*) that were followed via radio-telemetry for 20 to 116 days. A temperature data logger (miniaturized 8 kb *iButton thermochron DS1922, Dallas Semiconductor, Dallas, USA*; see Robert & Thompson (2003) for details on miniaturization) and a radio-transmitter (*R1650, Advanced Telemetry Systems, Isanti, USA*) sterilized in diluted benzalkonium chloride were surgically implanted in the abdominal cavity of the snakes under isoflurane anaesthesia (see Reinert & Cundall (1982); Whitaker & Shine (2003); Whitaker & Shine (2002) for details). Total mass of logger and transmitter represented at most 2.2 % of snake body mass. We kept snakes under observation for 6 days and then released them at their exact point of capture.

Snakes were located every 48 h during the day from May until September. We systematically changed relocation order to avoid sampling the same individual at the same time of day every day. Upon locating a snake, we recorded its precise position using GPS (*eTrex, Garmin, Olathe, USA*), its posture, and its behavior (concealed, underground, under concrete slabs, basking, moving). We only kept locations where snakes were concealed for analyses.

Artificial refuge availability

To estimate the extent of artificial refuge use in relation to their availability, we quantified the availability of the different types of artificial refuges used by snakes within the home range of each individual. Home ranges were calculated with 95 % Minimum Convex Polygons (Hayne, 1949; Powell, 2000; Row & Blouin-Demers, 2006a) using the Hawth extension in ArcGIS 9.2 (ESRI, Redlands, CA). Then, we calculated the number of artificial refuges in the home range when refuges were quantifiable (concrete slabs, laying-sites, barns, wood stacks) or the percent of total home range surface refuges represented if count was not possible (under-roads).

Thermal quality of refuges and thermoregulation

We simultaneously measured body temperature of the snakes (T_b) and, using 20 physical models, operative environmental temperatures (T_e; Bakken, 1992) in the various natural and artificial microhabitats available to the snakes. We measured T_b in 30 *H. viridiflavus* (21 males, 9 females SVL = 89.5 ± 7.3 cm; BM = 234.1 ± 64.9 g) and 27 *Z. longissimus* (18 males, 9 females; SVL = 95.4 ± 8.4; BM = 249.3 ± 62.1 g) every 30 min for 4 to 103 days (mean= 42 d) between May and September in 2007 and 2008. We ensured the realism of our physical models by calibrating them against two fresh snake carcasses (correlation coefficients = 0.95 and 0.97 respectively). We placed the models in each of 5 habitats: on the ground in forest (*N* = 4), on the ground under scrubs (*N* = 3), in an underground natural retreat (*N* = 3), on the ground in the open (*N* = 4), inside artificial egg-

laying sites (N = 1) and under concrete slabs (N = 5). We were not able to measure T_e in all the artificial microhabitats selected by snakes (under-roads, barns, wood stacks) during the radio-telemetry study. We sampled these microhabitats subsequently using the same methodology.

Each day was divided in daytime (8:00 - 18:00 h) and nighttime (18:00 - 8:00 h). We measured thermal quality of each habitat by the mean deviation of T_e from T_{set} (Hertz et al., 1993), the daily duration when T_e was above the lower bound of T_{set} ($T_{set\ low}$), and the daily duration when T_e was within the T_{set} of each species in each habitat. Because snakes were only located every two days, telemetry was probably insufficient to quantify the actual exploitation of artificial shelters. Therefore, we used T_b profiles to estimate the proportion of snakes using artificial shelters offering hotter conditions than the natural shelters in which we measured T_e. Although this method did not allow estimating the exploitation of artificial refuges with T_e close to natural thermal conditions, it provides an effective measure if thermal conditions differ substantially (Davis *et al.*, 2008). Daytime and nighttime snake thermal profiles were classified according to the duration from which T_b was above the maximal T_e measured with physical models ($T_{e\ max}$): $T_b > T_{e\ max}$ for less than 1 hour, $T_b > T_{e\ max}$ between 1 and 5 hours, and $T_b > T_{e\ max}$ for more than 5 hours.

Digestion speed improvement

Thermal reaction norms for transit time were obtained for both species (Lelièvre *et al.*, 2010). We obtained a general equation predicting digestion speed based on body temperature. Snakes consistently regurgitate their meals at 10°C (Naulleau, 1983; Stevenson *et al.*, 1985; Hailey & Davies, 1987; Tsai *et al.*, 2008) and we thus fixed the lower thermal limit at 15°C for both species. Then, we randomly sampled 10,000 T_b from individuals of each species exploiting artificial refuges versus other individuals. Random samples were bootstrapped 100 times and mean sample sizes (± SD) were calculated for 1°C intervals. Applying the thermal performance equations to those temperatures, we obtained distributions of performance that would be achieved by snakes in artificial and in natural refuges.

Statistical analyses

All statistical tests were performed in R software (R Development Core Team, 2007). We used generalized linear models (GLM) to test for the effects of species and shelter type on snake T_b. We used χ^2 tests to compare distributions and estimate the performance gain accrued through thermoregulation. Means are provided ± 1SE. We accepted significance at an alpha level of 0.05.

Results

Artificial shelter use

All artificial shelters were not always available within the home ranges of all individual snakes. Concrete slabs were available within the home range of all individuals (from 1 to 71 slabs; accounting for 0.15 ± 0.03 % of the home range by area). Roads were contained within the home range of 85 % of individuals (N = 50) and, in those cases, accounted for 7.40 ± 1.48 % of the total home range area. Barns were available for 22 % of individuals (N = 13; accounting for 4.26 ± 2.04 % of the home range), and artificial egg-laying sites were available for 20 % of individuals (N = 12; 0.06 ± 0.02 % of the home range). A covered wood stack was available for only 1 individual.

During our telemetry survey, we located 15 *Z. longissimus* and 17 *H. viridiflavus* in artificial refuges a total of 151 times (Table 1). We estimated that individuals exhibited T_b within or close to the range of T_e available in natural shelters for at least 75 % of thermal profiles both at night and during daytime (Fig. 1). In both species, T_b exceeded $T_{e\ max}$ more frequently during the night. Thermal profiles with T_b exceeding $T_{e\ max}$ occurred more frequently in *H. viridiflavus* than in *Z. longissimus* both at night and during the day (18.1 *vs.* 6.3 % of daytime profiles; 25.9 *vs.* 14.8 % of nighttime profiles; Fig. 1).

Table 1. Observations of snakes exploiting artificial refuges during a radio-telemetry survey in 2007-2008 and associated deviation of body temperature (T_b) in relation to that of other individuals surveyed. Deviations are given ± SE.

Refuge type	Number of locations (%)	Number of individuals (%)	T_b Deviation from mean (°C)	
			Night	Day
Under-road	26 (2.0)	9 (15.3)	4.43 ± 0.18	-0.77 ± 0.26
Concrete slab	88 (6.9)	32 (54.2)	-0.03 ± 0.08	-0.09 ± 0.11
Artificial laying site	23 (1.8)	10 (16.9)	1.39 ± 0.14	1.35 ± 0.17
Covered wood stack	1 (0.1)	1 (1.7)	4.86 ± 0.49	3.34 ± 0.22
Barn	13 (1.0)	3 (5.1)	-0.72 ± 0.13	-0.76 ± 0.19
Total artificial refuges	151	32		
Total observations	1283	59		

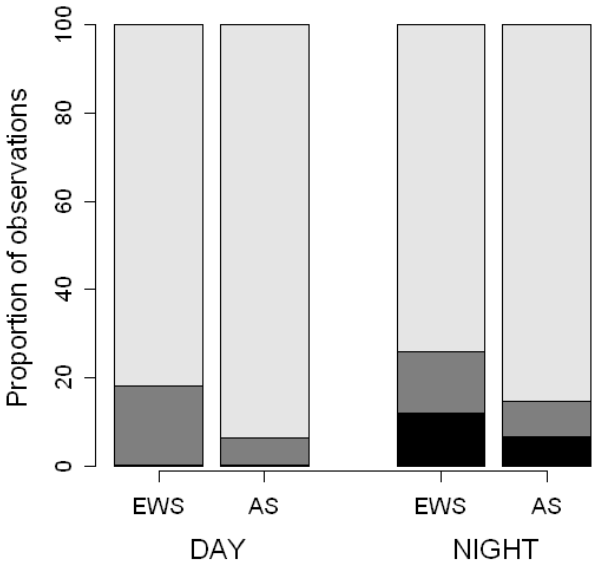


Fig. 1. Proportion of individual thermal profiles with body temperature (T_b) above the maximum operative temperature ($T_{e\ max}$) measured with physical models in *Z. longissimus* (AS) and *H. viridiflavus* (EWS) during daytime and nighttime. T_b and T_e are simultaneously measured every 30 min. Light grey boxes represent periods when snake body temperature (T_b) is above $T_{e\ max}$ for less than 1 hour. Dark grey boxes represent periods when T_b is above $T_{e\ max}$ from 1 to 5 hours. Black boxes represent periods when T_b is above $T_{e\ max}$ for more than 5 hours.

Thermal quality of natural and artificial shelters

During the day, shelters were always thermally constraining for snakes and time available above $T_{set\ low}$ was much shorter in shelters compared to direct exposure (Table 2). Importantly, deviation between thermal conditions in refuge and T_{set} was much higher for *H. viridiflavus* than for *Z. longissimus*. During hot days when $T_{e\ max}$ in the open exceeded 40°C, under-roads had the best thermal quality for both species, while artificial egg-laying sites were also close to $T_{set\ low}$ for *Z. longissimus* (Table 2). Concrete slabs exhibited high thermal

quality and weakly reduced time above $T_{set\ low}$ compared to direct exposure (30 % for *H. viridiflavus* and 18 % for *Z. longissimus*; Table 2, Fig. 2). At night, under-roads had the highest thermal quality for both species based on d_e, time above $T_{set\ low}$, and time within T_{set}.

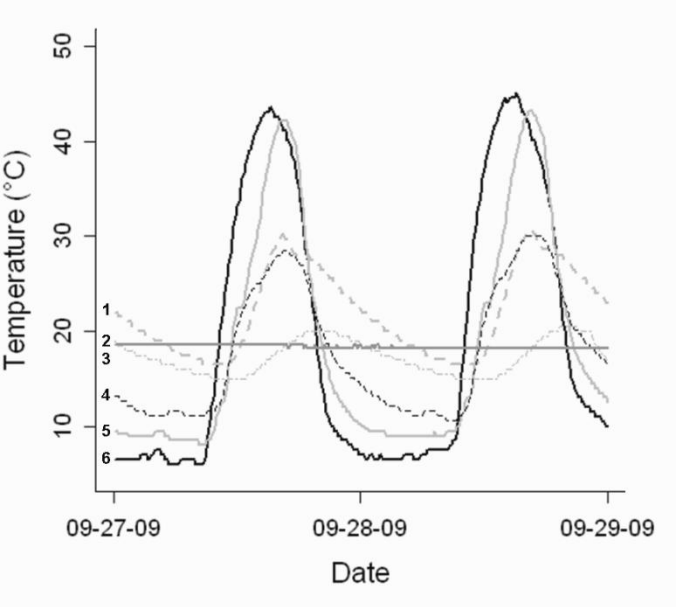


Fig. 2. Mean operative environmental temperatures (T_e) in various shelter types during two hot days. Temperatures were measured with physical models placed under-road (1; *N* = 4), inside artificial egg-laying sites (2; *N* = 2), underground (3; *N* = 2), inside a barn (4; *N* = 2), under concrete slabs (5; *N* = 3), and in open fields (6; *N* = 3).

Table 2. Thermal quality of natural and artificial refuges exploited by *H. viridiflavus* (EWS) and *Z. longissimus* (AS) compared to outside temperature (open field) during daytime (8:00-18:00) and nighttime (18:00-8:00). Thermal measurements were conducted during 4 hot days (maximal temperature in open field > 40°C) between 09-26-2009 and 10-06-2009. d_e: mean of thermal deviation from the range of preferred temperatures (T_{set}). $T_{set\ low}$: lower bound of T_{set}.

Habitat	EWS						AS					
	d_e (°C)		Time above $T_{set\ low}$ (h)		Time within T_{set} (h)		d_e (°C)		Time above $T_{set\ low}$ (h)		Time within T_{set} (h)	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
Open field	8.68	17.32	6.31	0.44	0.76	0.28	9.87	11.78	6.89	1.11	0.42	0.50
Burrow	11.28	9.46	0.00	0.00	0.00	0.00	5.28	3.46	0.00	0.00	0.00	0.00
Under-road	6.89	7.27	1.29	0.55	1.29	0.55	2.96	2.35	4.38	5.04	2.40	3.75
Concrete slab	8.54	13.89	4.50	0.57	0.79	0.47	7.80	8.50	5.69	1.58	1.00	0.76
AES	9.65	9.61	0.00	0.00	0.00	0.00	3.65	3.61	0.00	0.00	0.00	0.00
Barn	8.12	12.25	1.77	0.25	1.77	0.25	4.40	6.65	3.96	1.79	1.73	1.40

AES: artificial egg-laying site

Thermoregulation in artificial shelters

Thermal profiles exhibited by snakes exploiting artificial refuges differed from those of other individuals. Deviation of snake T_b located in artificial refuges from T_b of other individuals did not differ significantly between species (GLM, $F_{1, 3440} = 0.11$, $P = 0.74$), but strongly differed between shelter types (GLM, $F_{4, 3494} = 90.562$, $P = 0.0001$) and period of the day (GLM, $F_{1, 3494} = 45.218$, $P < 0.0001$) with a significant interaction between period of the day and shelter type (GLM, $F_{4, 3494} = 105.69$, $P < 0.0001$). Snakes sheltering under roads kept stable T_b from 22 °C to 28 °C (Fig. 3). At night, under-roads and wood stacks provided the most thermal benefits, while concrete slabs and barns were not beneficial (Fig. 4). During the day, only wood stacks and artificial egg-laying sites offered thermal gain to snakes (Fig. 4).

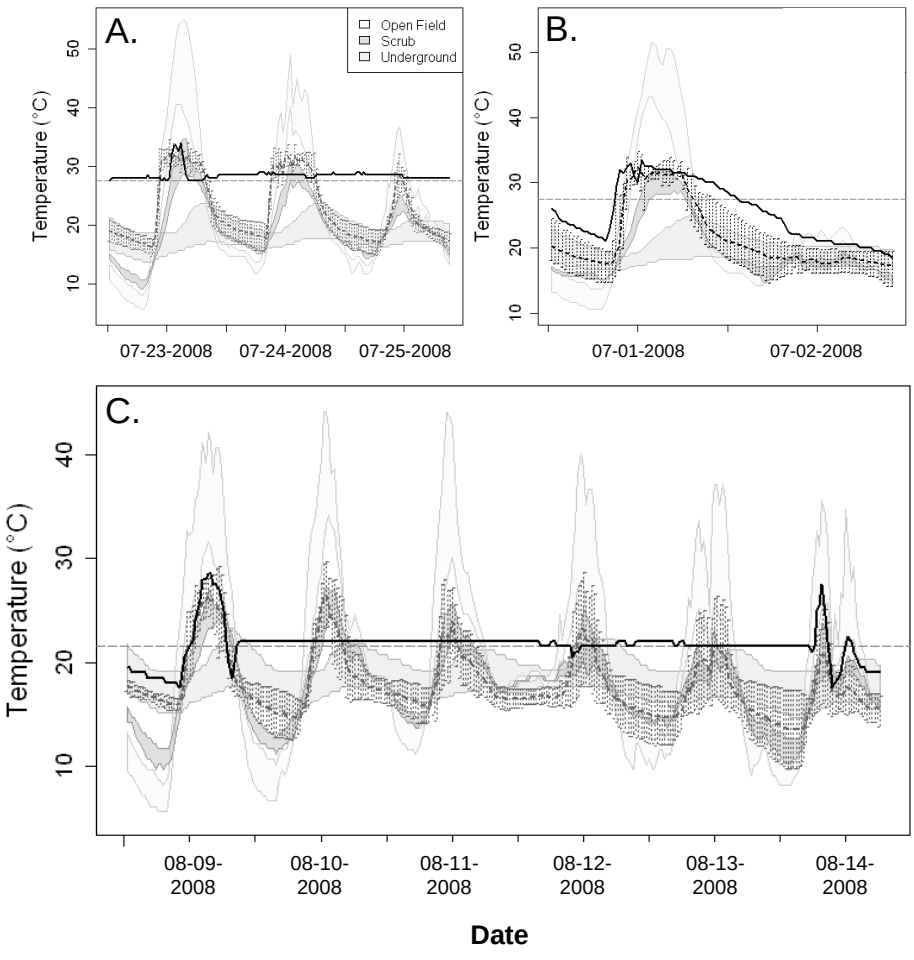


Fig. 3. Body temperature (T_b) of snakes using artificial shelters. Dark bold line represents snake T_b and bold dashed line represents mean T_b with standard error of other radiotracked individuals. Thin dashed line represents the lower bound of the range of preferred body temperature ($T_{set\ low}$). A. *H. viridiflavus* under-road; B. *H. viridiflavus* under a covered wood stack; C. *Z. longissimus* under-road.

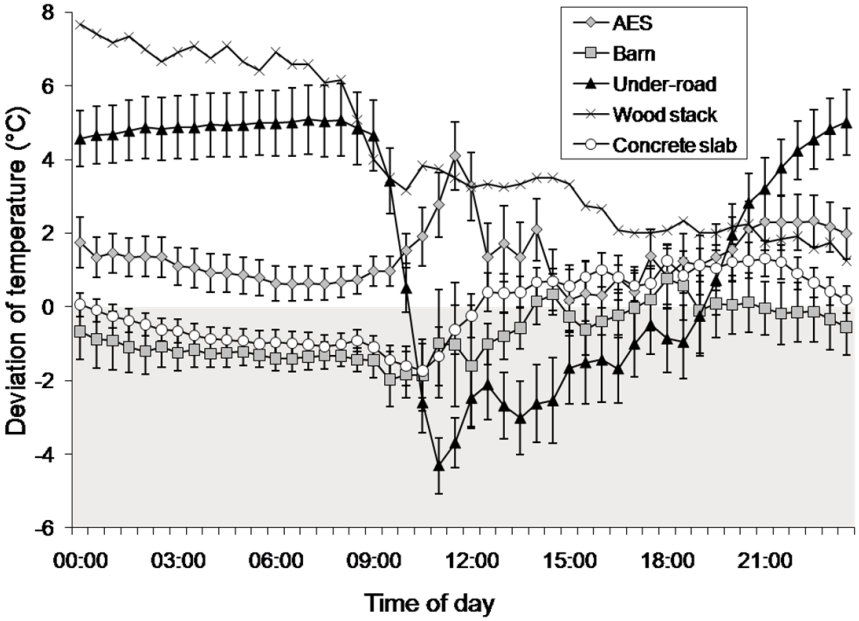


Fig. 4. Mean body temperature deviation (d_b) between snakes using artificial shelters and other individuals. Shelter use is thermally beneficial when $d_b > 0$, but detrimental when $d_b < 0$ (indicated by the grey box). Both species are pooled.

Digestion speed improvement

Distributions of randomly sampled T_b of snakes exploiting artificial refuges were significantly different from the distributions generated from the T_b of other snakes (χ^2 tests, $P < 0.0001$; Table 3, Fig. 5). Converting T_b to transit time with the equations of the thermal reaction norm indicated that using artificial shelters improved transit time in all cases, but particularly at night in *H. viridiflavus* (Table 3). In *H. viridiflavus*, transit time decreased from 11.33 ± 0.38 days to 8.49 ± 0.34 days when selecting artificial refuges (improvement of 25.1 %) at night, but only from 11.45 ± 0.36 days to 10.96 ± 0.34 days in *Z. longissimus* (improvement of 4.4 %).

Table 3. Results of statistical tests (χ^2) for difference in distribution of body temperature (T_b) of snakes exploiting artificial refuges versus other snakes using natural refuges and associated improvement in transit time. EWS: *H. viridiflavus*; AS: *Z. longissimus*.

	Distributions comparison			Transit time
	χ^2	*df*	P	improvement (%)
EWS night	12285.08	*26*	< 0.0001	25.1
EWS day	7305.82	*26*	< 0.0001	8.6
AS night	4817.31	*26*	< 0.0001	4.4
AS day	4304.69	*26*	< 0.0001	1.9

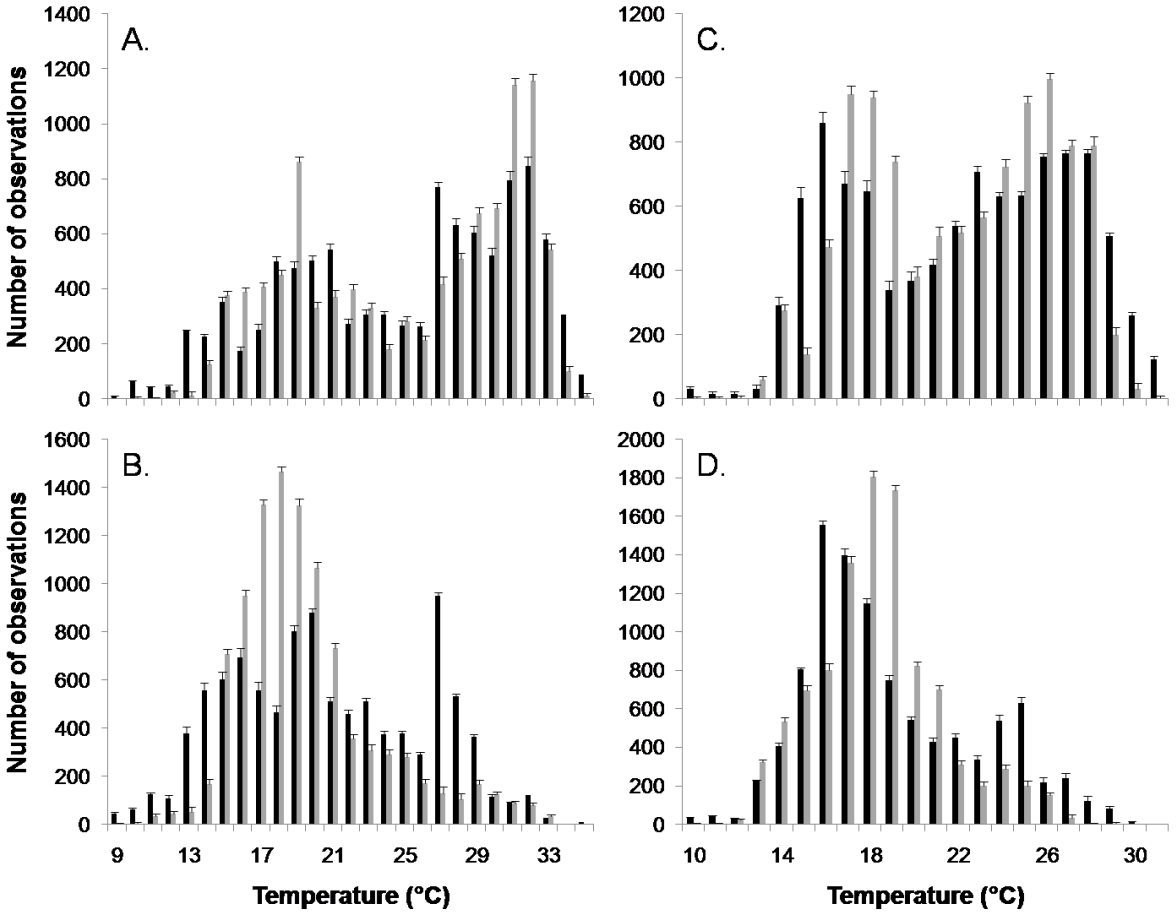


Fig. 5. Frequency distributions of body temperature (T_b) for 10,000 observations randomly sampled in individuals using artificial shelters (black bars) and individuals using natural shelters (grey bars). Observations for *H. viridiflavus* for daytime (A.) and nighttime (B.). Observations for *Z. longissimus* for daytime (C.) and nighttime (D.).

Discussion

Snakes are generally highly secretive animals that spend a lot of time in shelters (Huey *et al.*, 1989; Whitaker & Shine, 2003; Webb *et al.*, 2004). Surprisingly, however, only a few studies have focused on refuge use in snakes (Huey *et al.*, 1989; Webb & Shine, 1998; Whitaker & Shine, 2003; Webb *et al.*, 2004; Webb & Whiting, 2005; Bonnet *et al.*, 2009). We found that both *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* used a broad range of anthropogenic refuges. Despite the low availability of artificial shelters in the study area, nearly 12 % of relocations were in such refuges and estimates from the body temperature profiles indicated a higher exploitation of these microhabitats particularly during the night (~ 20 % in

Z. longissimus and ~ 28 % in *H. viridiflavus*). In natural conditions, snakes avoid critically low temperatures during the night by selecting underground retreat-sites such as burrows, rocks, or natural cavities (Huey *et al.*, 1989). Our study site lacks rocks that could provide thermally suitable retreat-sites and we showed that some artificial refuges had better nocturnal thermal conditions than available natural shelters. Roads and covered wood stacks allowed snakes to maintain higher body temperatures at night than in natural shelters. This is likely due to significant heat accumulation during the day in those refuges which possess important thermal inertia. During the day, most shelters offer thermal conditions that are too cool compared to what would be achieved via basking, except under concrete slabs that we use to catch snakes (Shine & Bonnet, 2009). Thermal profiles of physical models placed under slabs were very similar to those of models directly exposed to solar radiation. Thus, concrete slabs allow reaching body temperatures that are normally achieved through basking while still being protected from predators. Artificial egg-laying sites showed very stable, but cool conditions, especially at the bottom. Snakes exploiting artificial nesting sites, however, exhibited higher T_b than other snakes, probably because of a significant thermal gradient available from surface to bottom (Shine & Bonnet, 2009).

Overall, our results showed that exploitation of anthropogenic refuges may provide substantial benefits to snakes. Fitness benefits should be particularly noticeable in species with high optimal temperature for performance. Here we observed that thermophilic *H. viridiflavus* exploited artificial refuges to a greater extent than *Z. longissimus*. In *H. viridiflavus*, shifting from heliothermic basking to a thigmothermic strategy when concrete slabs are available appears highly beneficial because it reduces predation risk significantly without substantial thermal costs. Artificial structures allow snakes to improve nocturnal thermoregulation, thus significantly decreasing transit time. Use of hot refuges during the night can be energetically costly, however. Standard metabolic rate (SMR) measurements conducted in these species (Lelièvre *et al.*, 2010) showed that energy expenditure was more than twice higher at 25 °C (~ 0.050 $mL.h^{-1}.g^{-1}$) than at 15 °C (~ 0.020 $mL.h^{-1}.g^{-1}$). Therefore, in addition to species differences, use of refuges is likely dependent on specific physiological needs associated with skin shedding, digestion, or reproduction. Unfortunately, individual physiological states were not assessed during our study because it requires catching the

snakes regularly which is likely to disturb normal behavior. Further studies are thus required to explore the links between physiological requirements and refuge use.

Among artificial shelters used by *Z. longissimus* and *H. viridiflavus*, under-roads constitute the "nearly perfect refuge" as they display very stable and potentially warm temperatures by accumulating sun radiation during the day and then radiating conductive heat at night. In addition, humidity under roads is probably higher than at the surface and could therefore facilitate skin shedding or egg incubation. A recent study documented the use of asphalt roads as laying sites in two colubrids, including *Z. longissimus* at the northern margin of its geographic range (Guiller, 2009). Nevertheless, net benefit of exploiting roads as shelter or laying site depends on vehicular traffic because collision risks may outweigh thermal benefits in other situations (Bonnet *et al.*, 1999; Row *et al.*, 2007). We also noted that some snakes exploited anthropogenic structures characterized by low thermal quality such as barns. However, artificial refuges may offer other benefits, such as providing foraging opportunities and/or favorable hygrometric conditions for skin shedding (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001b).

In conclusion, our results have important implications for snake management. Anthropogenic development is usually detrimental to snake populations because it induces habitat fragmentation and direct mortality (Bonnet *et al.*, 1999; Row *et al.*, 2007). Some snakes, however, are able to exploit much altered environments (Butler *et al.*, 2005). Here we showed that even in a relatively pristine area, snakes used a broad range of anthropogenic refuges and seemed to derive important benefits from doing so. Therefore, management of snake populations should consider refuge availability (Webb & Shine, 2000; Arida & Bull, 2008) and entail tests of the efficacy of artificial structures depending on their microclimatic properties in a conservation context.

Acknowledgements

We are very grateful to P. Surre, J. Farsy, S. Lecq, P. Ragot, P.A. Raut and J. Tigreat for their assistance in the field. We thank the Office National des Forêts for allowing us to work in the reserve. This research was made possible by the financial support of the Conseil Général des Deux-Sèvres, the Région Poitou-Charentes, and the ANR (ECTOCLIM project).

CHAPITRE 3

Stratégies alimentaires et recouvrement de niche trophique

Résumé du chapitre

Ce chapitre (article A4) porte sur l'écologie alimentaire de la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*). Le régime alimentaire de ces espèces a été bien étudié dans des populations italiennes, mais aucune étude quantitative n'avait été réalisée en France. Or, il a été montré que leur régime alimentaire dépendait largement des espèces proies disponibles. Notre objectif était donc d'établir précisément la composition du régime alimentaire de ces espèces en situation de syntopie. Ces données sont importantes pour quantifier le degré de recouvrement alimentaire. Ceci peut permettre d'estimer le potentiel de compétition en cas de faible disponibilité en proies. De plus, l'étude comparative du régime alimentaire d'espèces syntopiques peut révéler le degré de sélection avec une disponibilité identique pour chaque espèce. Dans notre situation, notre prédiction est que *H. viridiflavus* qui a des besoins énergétiques supérieurs à *Z. longissimus* possède un spectre alimentaire plus large.

Nous avons analysé les échantillons récoltés lors des suivis par capture-marquage-recapture réalisés depuis 1984 au laboratoire (puis 1997 dans la RBI). Sur un total de plus de 400 échantillons (234 pour *H. viridiflavus* et 210 pour *Z. longissimus*), nous avons pu identifier correctement 121 proies pour *H. viridiflavus* et 118 pour *Z. longissimus*. L'indice de MacArthur & Levins (1967) a révélé un important recouvrement entre les deux espèces (*Z. longissimus* sur *H. viridiflavus* = 0.66; *H. viridiflavus* sur *Z. longissimus* = 0.99). Les deux espèces consomment majoritairement des micromammifères à l'âge adulte (90% chez *Z. longissimus* versus 70% chez *H. viridiflavus*) qui semblent prélevés en fonction de leur disponibilité sans sélection particulière pour certaines espèces. Cependant, les analyses de similarité (ANOSIM) ont indiqué que les régimes alimentaires des deux espèces diffèrent significativement. En effet, *H. viridiflavus*, possède un spectre plus large que *Z. longissimus* puisqu'il consomme non seulement des mammifères et des oiseaux comme *Z. longissimus*, mais également des reptiles (lézards et serpents) et des invertébrés (orthoptères). Enfin, les données ont révélé un changement ontogénique plus marqué chez *Z. longissimus*. Chez les deux espèces, les juvéniles consomment une part importante de lézards qui ne sont plus consommés chez les adultes de *Z. longissimus* contrairement à *H. viridiflavus*.

Ces résultats semblent indiquer que *H. viridiflavus* pourrait avoir une action négative sur *Z. longissimus*, d'abord par déplétion des proies puisque sa fréquence d'alimentation est probablement importante étant donnés ses besoins énergétiques, mais également par prédation directe car des restes de *Z. longissimus* ont été retrouvés à plusieurs reprises dans son régime alimentaire.

Running head: Diet reflects energetics in snakes

Does dietary composition reflect contrasted energy requirements in two syntopic colubrid snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*)?

Hervé Lelièvre [1, 2], Pierre Legagneux [3], Gabriel Blouin-Demers [4], Xavier Bonnet [1] & Olivier Lourdais [1]

[1] *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers en Bois, France*

[2] *Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France*

[3] *Département de biologie, Université Laval, Québec, Canada*

[4] *Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, Canada*

Correspondence:

Hervé Lelièvre, CÉBC-CNRS UPR 1934

79360 Villiers en Bois, France

Phone: + 33 (0) 5 49 09 96 16

Fax: + 33 (0) 5 49 09 65 26

E-mail: lelievre@cebc.cnrs.fr

In preparation for: *Amphibia-Reptilia*

Abstract

Trophic niche partitioning is considered the main mechanism promoting coexistence in many animals including snakes. Nevertheless, recent studies on diet composition of have revealed important overlap in trophic niche within Mediterranean snake communities. Because snakes are ectotherms, feeding strategies may also be driven by thermoregulatory strategies via their effect on energy expenditure: species maintaining higher body temperatures and activity levels expend more energy and thus should need to eat more. We studied diet composition and trophic niche overlap in two sub-Mediterranean snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) in the Northern part of their range. The two species exhibit contrasted thermal adaptation, one being highly mobile and thermophilic (*H. viridiflavus*) and the other being elusive with lower thermal needs (*Z. longissimus*). We analyzed more than 400 food items (fecal pellets and stomach contents) for both species to determine diet composition. There was noticeable overlap in diet (overlap of *Z. longissimus* on *H. viridiflavus* = 0.66; overlap of *H. viridiflavus* on *Z. longissimus* = 0.99). Analyses of similarity showed divergence in diet composition. Dietary spectrum was wider in *H. viridiflavus*, which fed on various mammals, birds, reptiles, and arthropods whereas *Z. longissimus* was more specialized on mammals and birds. The more generalist nature of *H. viridiflavus* is consistent with its higher energy requirements. Overall, our study provides important data on dietary habits of those common colubrids in a Northern community and help better understand their coexistence patterns.

Key-words

Dietary habits, energetics, trophic niche, snake, *Hierophis viridiflavus*, *Zamenis longissimus*

Introduction

Among predators, snakes represent a homogeneous group as they almost all forage on live animals and generally feed on very large prey relative to their own size (Cundall & Greene, 2000; Vincent *et al.*, 2006). They are gape-limited predators ingesting their prey whole (Mushinsky, 1987; Cundall & Greene, 2000; Greene, 2001). Nevertheless, snakes exhibit marked variation in their degree of dietary specialization (Tanaka & Ota, 2002; Luiselli, 2006b): from highly specialized species that feed on a single prey type (e.g., Luiselli, 2003) to generalist species that opportunistically feed on prey in relation to their availability (e.g., Rodriguez-Robles, 2002; Halstead *et al.*, 2008). Within snake communities, dietary niche partitioning may be observed; hence limiting potential competition (Toft, 1985; Luiselli, 2006b). Furthermore, differences in resource use between syntopic snake species are often associated with divergence at multiple phenotypic traits such as morphology, biomechanics, behaviour, and physiology (Mori & Vincent, 2008). It is important to note, however, that diverging food habits can reflect physiological adaptations and are not necessarily driven by interspecific competition. In a recent review, Luiselli (2006b) showed that the intensity of food partitioning in sympatric snakes varied among geographic areas. Specifically, Luiselli separated European species in “cold Europe” species and “Mediterranean Europe” species. His work revealed that sympatric terrestrial snakes in Mediterranean areas partition the available food resource by selecting prey of different sizes, rather than species. Furthermore, they usually feed upon the most abundant prey species in the environment. Other studies, however, have revealed marked divergences in dietary preference among Mediterranean snakes (Rugiero *et al.*, 2002; Capizzi *et al.*, 2008). The lack of a clear pattern in the degree of dietary overlap within snake communities may be caused by interpopulation variation in various environmental factors such as habitat structure or prey availability (e.g., Rodriguez-Robles, 2002; Tanaka & Ota, 2002).

We studied dietary composition of two syntopic sub-Mediterranean snakes (European whipsnake *Hierophis viridiflavus* and Aesculapian snake *Zamenis longissimus*) in the Northern part of their ranges. These two species are good models to study the link between energetics and dietary habits because they largely dominate snake community in

our study site and have similar size, but illustrate to distinct ecological orientations in snakes ("racer" versus "ratsnake"). *Hierophis viridiflavus* is a very active snake that selects higher body temperatures and has higher energetic requirements than the elusive *Zamenis longissimus* (Lelièvre *et al.*, 2010). We expected that the difference in energy requirements should translate into dietary differences. Specifically, we predicted that *H. viridiflavus* should be an opportunistic forager exhibiting a wider spectrum of prey, and more frequent consumption of prey, compared to *Z. longissimus*. Also, because both species largely dominate the snake community at our study site (jointly representing over 80% of captures), we wished to assess diet overlap to evaluate the possibility of interspecific competition along this niche axis.

Materials and methods

Hierophis viridiflavus and *Zamenis longissimus* are sub-Mediterranean oviparous colubrids. *H. viridiflavus* is a typical racer according to its morphological (slender body, long tail, large eyes), behavioural (fast, diurnal, terrestrial), and ecological (high levels of activity and exposure) characteristics (Naulleau, 1984; Luiselli, 2006a). *Z. longissimus* shows strong morphological and behavioural similarities (constricting abilities, semi-arboreal, highly secretive) to ratsnakes (Naulleau, 1984; Burbrink & Lawson, 2007). These two species differ in their range of preferred body temperature (T_{set}): *H. viridiflavus* is a thermophilic snake (T_{set} 27.5-31°C) whereas *Z. longissimus* prefers cooler temperature (T_{set} 21.5-25.5°C; Lelièvre *et al.*, 2010). We conducted our study at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in Western France (46°07' N; 00°25' O). The study site is a 2600-ha biological reserve managed by the Office National des Forêts, dominated by deciduous trees (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Acer*), regeneration areas characterized by scrub species (*Rubus*, *Clematis*), and grasslands. Climatic conditions are temperate oceanic with annual precipitation between 800 and 1000 mm, annual mean temperature of 12°C, and annual sunlight of 2000 h.

Snakes were captured during the activity season (April to October) between 1984 and 2009 under concrete boards (120 x 80 cm) disposed throughout the study site (Shine & Bonnet, 2009). Each snake was measured for snout-vent length (SVL, to the nearest ± 0.5

cm) and body mass (to ± 1 g precision by an electronic balance), and individually marked by ventral scale clipping. Individuals were divided in 3 age classes: neonates (SVL < 40 cm and BM < 15 g), juveniles (40 < SVL < 80 cm and 15 <BM < 100 g), and adults (SVL > 80 cm and BM > 100 g). We palpated the abdomen of the snakes to verify the presence of prey in the stomach. Food items were collected if regurgitation or defecation occurred in the capture bag, but we did not force any regurgitation. Almost 70% of prey items were identified to the lowest taxon possible and the remaining 30% were only classified at the prey category level (mammal, bird, reptile, or arthropod). Prey present in fecal pellets were identified with teeth (Erome & Aulagnier, 1982) or hair (Debrot *et al.*, 1982) for mammals, feather for birds, scales for reptiles, and exoskeleton for arthropods.

To test for similarity in diet composition between groups (species, sex, and age class), we used ANOSIM procedure. ANOSIM is a non-parametric test designed to evaluate spatial differences and temporal changes in the assemblages of species (Clarke, 1993; Chapman & Underwood, 1999). ANOSIM is based on the comparison of intra- and inter-group distances (species, sex, and age class in our case) calculated as average ranked values of the abundances and the types of organisms among samples. The ANOSIM statistic *R* is based on the difference of mean ranks between groups (r_B) and within groups (r_W) (N stands for the sample size):

$$R = (r_B - r_W)/(N(N - 1)/4)$$

R-values range between -1 and 1, and a *P*-value is provided to assist in decision making: two sampled units are considered similar when *R* is equal to 0 and are considered totally different when *R* is equal to 1. ANOSIM were performed using the Vegan library in R 2.10.1 (R Development Core Team, 2007).

To quantify the diet overlap between species, we calculated the index of MacArthur & Levins (1967; in Krebs 1999), as:

$$M_{jk} = \frac{\sum_{i}^{n} P_{ij} P_{ik}}{\sum P^2_{ij}}$$

where M_{jk} is the overlap of species j on species k; P_{ij} is the proportion of prey i (in number of species or in biomass) consumed by species j, and P_{ik} is the proportion of prey i consumed by species k. M_{kj} is calculated in the same way for species k. Index was calculated for whole data-set with pooled sexes and age classes.

Results and discussion

The proportion of snakes captured with prey in the stomach varied markedly between years (15 to 55% (mean ± SD = 29.4 ± 12.5) in *Z. longissimus*, and 9 to 41% (mean ± SD = 24.5 ± 10.9) in *H. viridiflavus*; Figure 1).

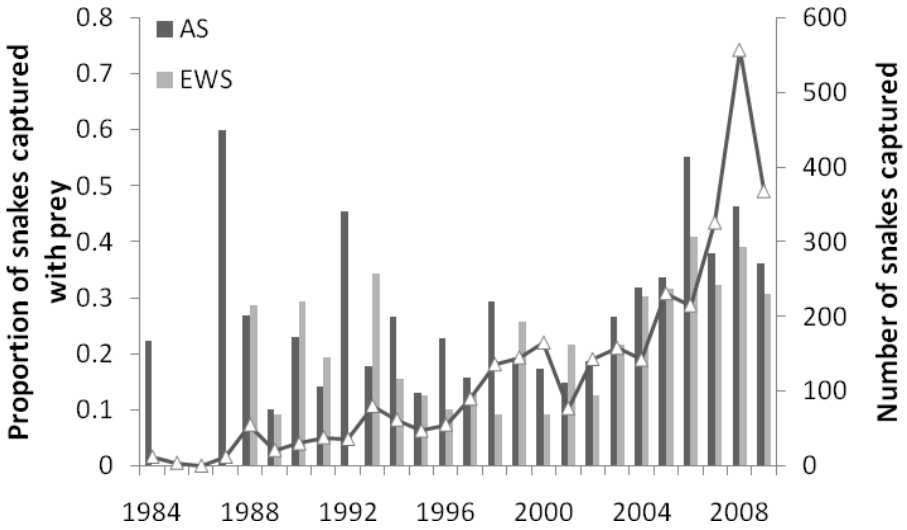


Figure 1. Proportion of Aesculapian snakes *Zamenis longissimus* (AS) and European whipsnakes *Hierophis viridiflavus* (EWS) captured digesting prey in Chizé biological reserve in Western France from 1984 to 2009.

The proportion of individuals with prey in the stomach differed between species (χ^2 = 167.88; *df* = 12; *P* < 0.0001). In most years, more *Z. longissimus* had prey in the stomach than *H. viridiflavus*. Overall, an increase in the frequency of prey in the stomach was observed with the increase in the number of captures for both species. The factors responsible of this apparent increase remain unclear. The number of concrete boards considerably increased since 1997 and capture sites were regularly created in novel areas opened by the storm

Lothar in 1999. It is possible that differences among sites in prey abundance explain this pattern. Regarding our original prediction on the frequency of feeding, the higher proportion of digesting snakes in *Z. longissimus* seem counterintuitive because lower energy requirements should be associated with lower food intake. However, we may expect that observed proportions did not reflect actual feeding rates. First, digestion duration is much shorter in *H. viridiflavus* because of elevated T_b (Lelièvre *et al.*, 2010). Consequently, preys are probably detectable for longer duration in *Z. longissimus*. In addition, because snakes are captured under boards, sampling is biased towards thermoregulating individuals. It probably reveals snakes with particular physiological states such as digestion, reproduction, and moulting. This may be especially true for a non thermophilic species like *Z. longissimus* which adopts thermoregulatory behaviours only when metabolic demands require it whereas *H. viridiflavus* devotes more time to thermoregulation.

We collected 210 food items from *Z. longissimus* and 234 items from *H. viridiflavus*. ANOSIM were only performed on well-identified prey. Thus, we used 12 easily identified prey taxa (Arthropoda, *Podarcis muralis*, *Lacerta bilineata*, Serpentes, Aves, *Myodes glareolus*, *Apodemus sylvaticus*, *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*, *Mus musculus*, *Talpa europea*, shrew) that represented 118 items for *Z. longissimus* and 121 for *H. viridiflavus*. Adult males and females within each species did not differ in diet composition (R = -0.016, P = 0.838 for *Z. longissimus*; R = -0.008, P = 0.649 for *H. viridiflavus*). Dissimilarities were observed between age classes in *Z. longissimus* (R = 0.056, P = 0.011), but not in *H. viridiflavus* (R = -0.029, P = 0.892). Neonates of both species forage on lizards (*Podarcis muralis*) a lot, but a strong ontogenetic shift occurs in *Z. longissimus*. While juvenile and adult *H. viridiflavus* still frequently feed on reptiles, adult specialize on endothermic prey (mammals and birds) in *Z. longissimus* (Figure 2). Thus, adults of both species showed significant difference in diet composition (R = 0.037, P = 0.001). *H. viridiflavus* exhibits a wider prey spectrum than *Z. longissimus* (Table 1; Figure 2).

Table 1. Prey eaten by adult Aesculapian snakes *Zamenis longissimus* (AS) and European whipsnakes *Hierophis viridiflavus* (EWS) in Chizé biological reserve in Western France. Items were collected during 1984-2009.

Prey	Frequency *(N)*	
	AS	EWS
Arthropoda		
Orthoptera indet.	-	0.02 *(5)*
Reptilia		
Podarcis muralis	0.01 *(2)*	0.10 *(22)*
Lacerta bilineata	-	0.02 *(4)*
Lacertidae indet.	-	0.03 *(6)*
Zamenis longissimus	-	0.02 *(4)*
Vipera aspis	-	< 0.01 *(1)*
Hierophis viridiflavus	-	< 0.01 *(1)*
Serpentes indet.	-	0.03 *(6)*
Aves		
Passeriformes (ad)	0.01 *(2)*	-
Passeriformes (nestlings)	0.06 *(13)*	0.06 *(14)*
Mammalia		
Myodes glareolus	0.15 *(30)*	0.07 *(15)*
Apodemus sylvaticus	0.14 *(29)*	0.09 *(20)*
Microtus arvalis	0.11 *(23)*	0.07 *(15)*
Microtus agrestis	0.02 *(4)*	< 0.01 *(1)*
Mus musculus	-	< 0.01 *(1)*
Microtus sp.	0.03 *(6)*	0.03 *(7)*
Rodentia indet.	0.17 *(35)*	0.09 *(19)*
Mammalia indet.	0.19 *(38)*	0.28 *(62)*
Crocidura russula	0.03 *(6)*	< 0.01 *(2)*
Sorex coronatus	0.02 *(4)*	0.01 *(3)*
Talpa europea	0.01 *(2)*	-
Insectivora indet.	0.03 *(7)*	0.05 *(11)*

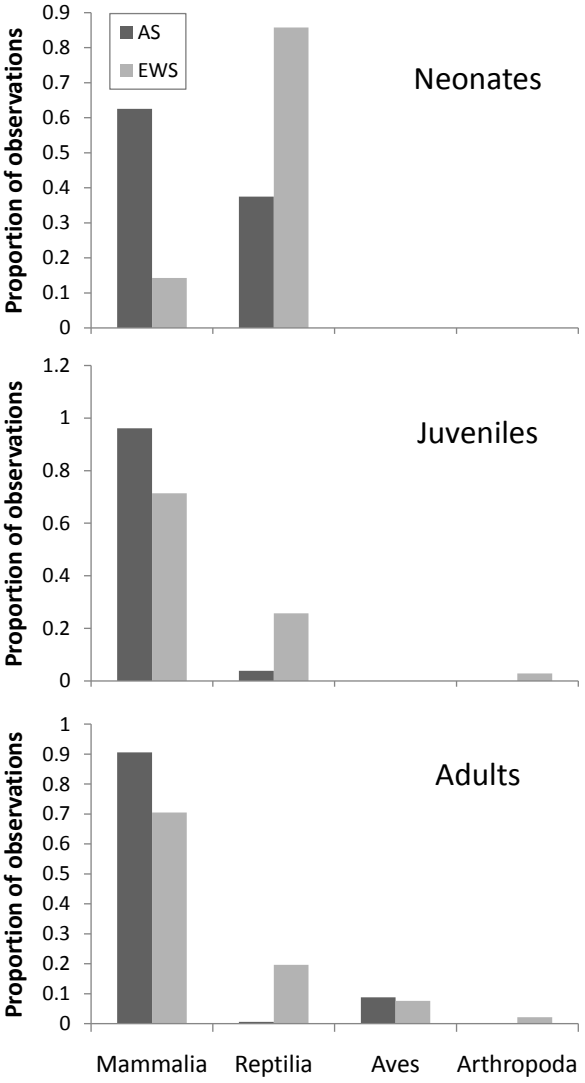


Figure 2. Proportion of prey eaten by Aesculapian snakes *Zamenis longissimus* (AS) and European whipsnakes *Hierophis viridiflavus* (EWS) in Chizé biological reserve in Western France from 1984 to 2009. Neonates are defined as SVL < 40 cm and BM < 15 g, juveniles as 40 < SVL < 80 cm and 15 < BM < 100 g), and adults as SVL > 80 cm and BM > 100 g).

The most marked contrast concerns reptilian prey. *H. viridiflavus* consumes all of the lizard and snake species available, even some *Z. longissimus* and individuals from its own species. Nevertheless, despite the observed dissimilarity, both species showed a strong overlap in diet. The indices of MacArthur and Levins we calculated were high (overlap of *Z. longissimus* on *H. viridiflavus* = 0.66; overlap of *H. viridiflavus* on *Z. longissimus* = 0.99). Indeed, most of the diet in both species is comprised of small mammals (90.6% in *Z. longissimus* vs. 70.5% in *H. viridiflavus*). Moreover, both species did not show any selection of particular species among mammalian prey. Mammalian taxa were found in similar proportion in both species (Spearman correlation; $R^2 = 0.92$; $P < 0.05$; Figure 3), probably reflecting their availability. Interestingly, *Talpa europea* was only found in *Z. longissimus*.

This relatively large species may be avoided by *H. viridiflavus* while the constricting abilities of *Z. longissimus* allow the capture of large prey (see Capizzi *et al.* (2008) for mention of *Rattus* sp. and *Talpa europea* in *Z. longissimus* diet).

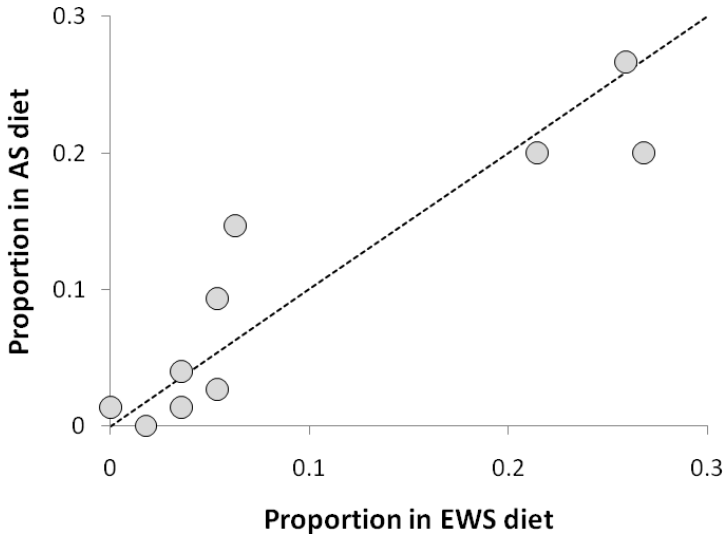


Figure 3. Proportions of the various mammalian taxa in the diet of Aesculapian snakes *Zamenis longissimus* (AS) and European whipsnakes *Hierophis viridiflavus* (EWS) in Chizé biological reserve in Western France from 1984 to 2009. Dashed line represents equal proportions between species. See text for taxa specification.

To summarize our results, we found that *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* in Chizé Biological Reserve foraged mainly on mammals, thus exhibiting a strong overlap in trophic niche. Nevertheless, *H. viridiflavus* showed a wider prey spectrum. Previous studies on dietary habits conducted in Italy on those species provided different results. Some studies did not reveal any difference in diet composition (Capizzi *et al.*, 1995; Capizzi & Luiselli, 1996) while others showed a similar pattern to ours (Rugiero & Luiselli, 1995; Capizzi *et al.*, 2008). Because *H. viridiflavus* expends almost twice as much energy as *Z. longissimus* due to its elevated thermal preference (Lelièvre *et al.*, 2010), we expected this species to maximize feeding rate by foraging opportunistically on all available prey. Moreover, as ectotherm locomotor performance and habitat use depend on thermal features (Huey, 1982; Stevenson *et al.*, 1985; Blouin-Demers & Weatherhead, 2002a), *H. viridiflavus* moves faster than *Z. longissimus* (Lelièvre *et al.*, 2010) and selects more open habitats (Rugiero *et al.*, 2002; Scali *et al.*, 2008), which probably increases capture probability of heliothermic lizards also

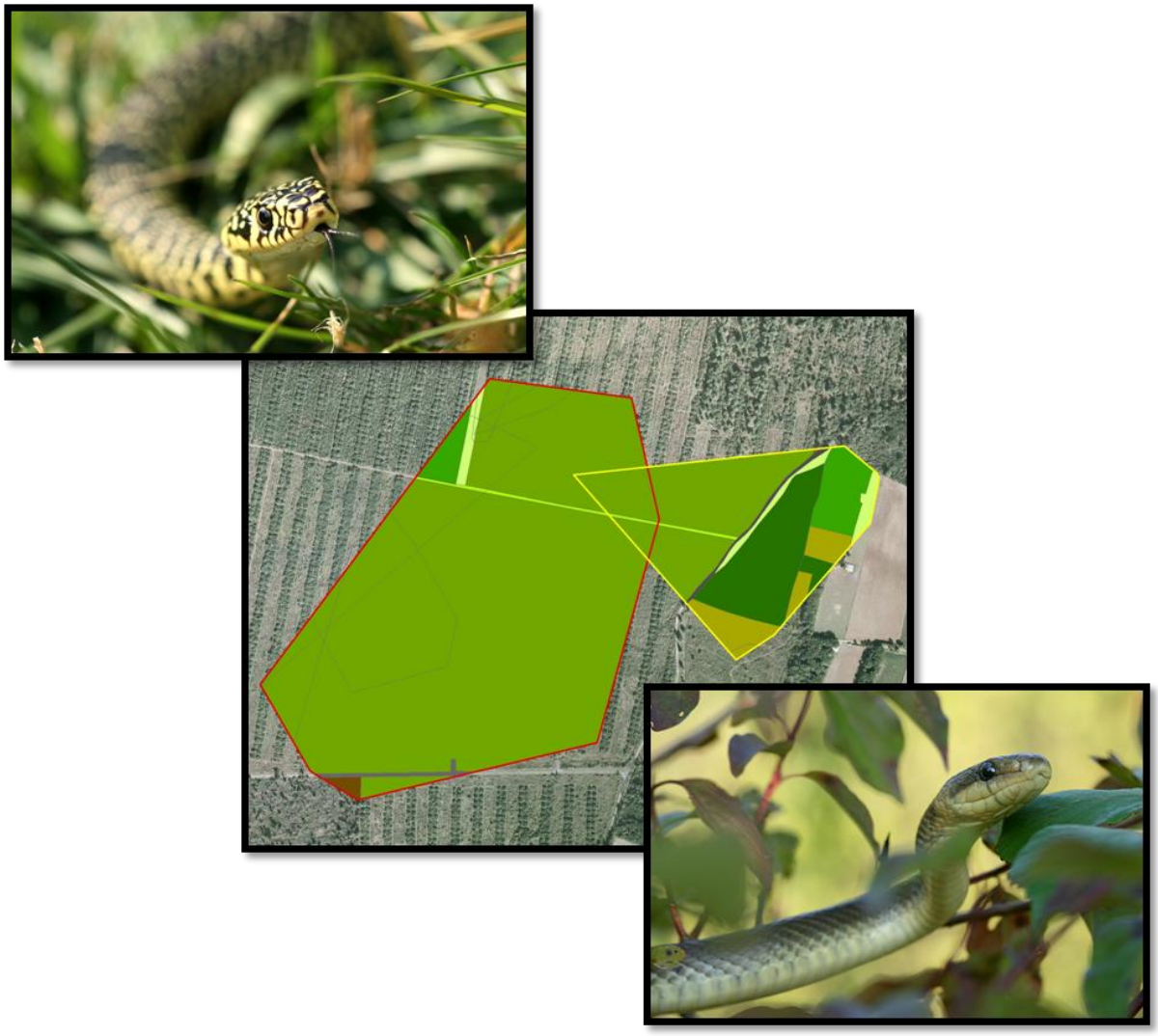
selecting open microhabitats. Overall, the strong dietary overlap observed between those syntopic species may have important implications for their coexistence. *H. viridiflavus* is an active and voracious snake that can be locally abundant (Filippi & Luiselli, 2006). In addition, our study confirmed that it is sometimes ophiophagous (see also Vanni & Lanza, 1977; Schmidlin *et al.*, 1996). Hence, direct and indirect competition may potentially occur between these species when they live in syntopy. Further studies of sympatric and parapatric populations are required to evaluate fully the effect of this potential negative interaction.

Acknowledgements

We thank A. Butet and F. Chiron for their precious help with mammalian prey identification. We are grateful to C. Fraisse and A. Meunier for their contribution to the laborious picking of fecal pellets and to all snake collectors, particularly G. Naulleau, since 1984. We thank the Office National des Forêts for allowing us to work in the reserve. This research was made possible by the financial support of the Conseil Général des Deux-Sèvres, the Région Poitou-Charentes, and the ANR (ECTOCLIM project).

CHAPITRE 4

Les facteurs influençant l'écologie spatiale



Résumé du chapitre

Dans ce chapitre (article A5), nous avons exploré l'écologie spatiale de la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*). Dans l'article A1, nous avons montré que leurs besoins énergétiques, en relation avec les préférences thermiques, étaient très différents. Chez de nombreuses espèces, les besoins énergétiques influencent directement l'amplitude et la fréquence des déplacements qui sont liées à la recherche de nourriture. Nous prédisons donc que *H. viridiflavus*, qui dépense plus d'énergie que *Z. longissimus* et qui possède des capacités de locomotion supérieures (voir A1) devrait exploiter des surfaces plus importantes pour s'alimenter. Cependant, cette observation pourrait être masquée de façon saisonnière par le fait que chez les serpents, les déplacements les plus importants sont surtout liés à la reproduction (recherche de partenaires sexuels pour les mâles et de sites de ponte pour les femelles).

Nous avons suivi par radio-télémétrie des individus de chaque espèce (voir A2 et A3) durant la saison d'activité séparée en deux périodes : la période de reproduction (mai-juin) et la période post-reproduction (juillet-septembre). Pendant la période de reproduction, les déplacements étaient importants chez les deux espèces (>70% des localisations, ~40 $m.j^{-1}$), notamment chez les mâles. La différence entre mâles et femelles était significative chez *Z. longissimus* (mâles > femelles) mais pas chez *H. viridiflavus*. Durant l'été, après l'épisode reproducteur, les déplacements diminuaient chez *Z. longissimus* (~30 $m.j^{-1}$) alors qu'ils restaient importants chez *H. viridiflavus* (~45 $m.j^{-1}$). De même, les durées de repos apparent (déplacements < 10m entre deux localisations) étaient similaires durant la période de reproduction (~5 j), mais supérieures chez *Z. longissimus* durant l'été (~5 j versus 4 j chez *H. viridiflavus*).

Nous n'avons pas observé de différences entre les deux espèces pour les domaines vitaux calculés avec la méthode des MCP (~10 ha). En effet, les déplacements importants liés à la reproduction influencent fortement la taille des domaines vitaux. Enfin, l'amplitude des déplacements, et par conséquent la taille des domaines vitaux, semble dépendre de l'habitat (prairie < forêt), ce qui pourrait être lié à des variations de disponibilité trophique ou de

qualité thermique. Une étude plus fine des déplacements serait cependant requise pour confirmer cette observation.

Les suivis réalisés montrent donc que les variations d'écologie spatiale chez *H. viridiflavus* et *Z. longissimus* peuvent être liées aux activités de reproduction, aux stratégies thermiques et énergétiques ainsi qu'à la qualité de l'habitat.

Reproductive and energetic determinants of spatial ecology in two sympatric colubrid snakes

Hervé Lelièvre [1, 2], Coraline Moreau [1], Gabriel Blouin-Demers [3], Xavier Bonnet [1] & Olivier Lourdais [1]

[1] *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers en Bois, France*

[2] *Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France*

[3] *Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, Canada*

Correspondence:

Hervé Lelièvre, CEBC-CNRS UPR 1934

79360 Villiers en Bois, France

Phone: + 33 (0) 5 49 09 96 16

Fax: + 33 (0) 5 49 09 65 26

E-mail: lelievre@cebc.cnrs.fr

In preparation

Abstract

Spatial ecology is key to understand better how animals exploit resources in their environment. Movement patterns can reflect how individuals respond to external (resource availability) and internal (physiological requirements) sources of variation. In snakes, previous studies have revealed that movements were principally linked to reproductive activity, as opposed to foraging, because of low energy requirements. Nevertheless, snakes display highly contrasted strategies regarding energetics which may translate in differences in spatial ecology. Here we studied the spatial ecology of two sympatric snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*, Colubridae) that show a marked divergence in thermal strategy and energetics. Specifically, we predicted that *H. viridiflavus* should be more active than *Z. longissimus* because of higher energy requirements. We found that *H. viridiflavus* moved more frequently and covered longer distances during the post-reproductive period, probably because of foraging activity. Both species displayed similar activity during the reproductive period, however. These extended movements may be related to mate searching in males and egg-laying in females.

Key-words

Spatial ecology, home range, activity, energetics, reproduction, snakes

Introduction

Spatial ecology is key to understand the exploitation of resources by animals (Schick *et al.*, 2008). Movement patterns may be dictated by complex relations between various factors defining how individuals optimize the access to resources despite environmental variability in space and time (Morales & Ellner, 2002; Armsworth & Roughgarden, 2005; Bowler & Benton, 2005; Christ *et al.*, 2008). These individual strategies depend on resource availability as well as physiological requirements of species or individuals (e.g. diet, energetics, thermal needs; Mace & Harvey, 1983). The lower energy needs of ectothermic reptiles are apparent in their spatial ecology as they generally exploit smaller areas and show limited movement compared to similar sized endotherms (Pough, 1980; Shine *et al.*, 2003). However, despite limited requirements, energetics may drive activity and space use in reptiles (Turner *et al.*, 1969; Christian & Waldschmidt, 1984; Perry & Garland, 2002; Smith & Griffiths, 2009).

In snakes, previous studies have shown that spatial ecology could be influenced by individual characteristics such as sex (e.g., Webb & Shine, 1997; Blouin-Demers & Weatherhead, 2002b; Fitzgerald *et al.*, 2002; Whitaker & Shine, 2003; Brown *et al.*, 2005; Bonnet *et al.*, 1999; Carfagno & Weatherhead, 2008) and body size (Shine, 1987; Whitaker & Shine, 2003; Roth, 2005; Blouin-Demers *et al.*, 2007). Movements may differ between genders during the reproductive period because of sex specific constraints: mate searching in males (Gibbons & Semlitsch, 1987; Gregory *et al.*, 1987; Secor, 1994; Aldridge & Brown, 1995; Bonnet *et al.*, 1999) and nesting site selection in females (e.g., Madsen, 1984; Blouin-Demers & Weatherhead, 2002b; Brown *et al.*, 2005). Interspecific divergence in energy requirements can also result in significant variation in spatial ecology by affecting movement patterns and home range size (Carfagno & Weatherhead, 2008). Metabolism is a major biological rate that summarizes the way that organisms process energy (Hochachka & Somero, 2002). This parameter is strongly temperature dependent in ectotherms according to the Q_{10} relationship (Arrhenius equation). Therefore, energy requirements for maintenance will be directly dependent on preferred body temperature and thermal adaptation (Secor & Nagy, 1994). Hence, major divergences in thermal strategies are likely to translate in contrasted spatial ecology in ectotherms.

We tested this hypothesis by comparing the spatial ecology of two sympatric colubrid snakes, the European whipsnake (*Hierophis viridiflavus*) and the Aesculapian snake (*Zamenis longissimus*). Both species share major ecological traits as they are both medium-sized, oviparous snakes that are generalist predators feeding mostly on mammals (Naulleau, 1984; Capizzi *et al.*, 1995; Rugiero & Luiselli, 1995; Rugiero *et al.*, 2002; Capizzi *et al.*, 2008). However, they exhibit contrasted thermal strategies and consequently diverge in energy requirements (Lelièvre *et al.*, 2010). Hence, we expected that energetic needs should be associated with differences in spatial ecology. Specifically, we predicted that *H. viridiflavus*, that require more energy to maintain a high body temperature compared to *Z. longissimus*, should have larger home-ranges and longer mean distances moved per day. In addition, a previous study (Bonnet *et al.*, 1999) has shown that both species were similarly sensitive to being killed on roads which constitutes a good proxy for movement intensity (Row *et al.*, 2007), and hence suggested that *Z. longissimus* could exhibit important movements. Here we used radio-telemetry to test how the spatial ecology of these colubrids is affected by reproduction and energetics.

Material and methods

Study site and species

Work was conducted at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in Western France (46°07' N; 00°25' O). The study site is a 2600-ha biological reserve managed by the Office National des Forêts, dominated by deciduous trees (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Acer*), regeneration areas characterized by scrub species (*Rubus*, *Clematis*), and grasslands. Climatic conditions are temperate oceanic with annual precipitation between 800 and 1000 mm, annual mean temperature of 12°C, and annual sunlight of 2000 h.

Hierophis viridiflavus and *Zamenis longissimus* are medio-European sympatric colubrid snakes that frequently occur in syntopy (Naulleau, 1997a; Naulleau, 1997b; Rugiero *et al.*, 2002). Both species have approximately equal body size (~100-120 cm in SVL) and exhibit important overlap in diet (Naulleau, 1984; Capizzi *et al.*, 1995). However, these two species differ strongly in their range of preferred body temperature (T_{set}): *H. viridiflavus* is a

thermophilic snake (T_{set} 27.5-31°C) whereas *Z. longissimus* prefers cooler temperature (T_{set} 21.5-25.5°C; Lelièvre *et al.*, 2010).

Radiotelemetry

Snakes (SVL = 89.5±1.3 cm and BM = 234.1±11.9 g in 32 *H. viridiflavus*; 95.4±1.6 cm and 249.3±12.0 g in 32 *Z. longissimus*) were captured under undulated concrete boards disposed throughout the study area for this purpose (Shine & Bonnet, 2009). A radio-transmitter (*R1650, Advanced Telemetry Systems, Isanti, USA*) sterilized in diluted benzalkonium chloride was surgically implanted in the abdominal cavity of each snake under isoflurane anaesthesia (see Reinert & Cundall (1982); Whitaker & Shine (2003); Whitaker & Shine (2002) for details). Transmitter mass was < 2% of snake body mass. We kept snakes under observation for 6 days and then released them at their exact point of capture.

Snakes were located every 48 h during the day, as both species are diurnal at our study site, from May until September in 2007 and 2008 using a radio receiver (*Yaesu FT-817, Vertex Standard, Cypress, USA*) and a portative Yagi antenna (*Wildlife Track Inc., Livermore, USA*). We systematically changed the relocation order to avoid sampling the same individual at the same time of day every day. Upon locating a snake, we recorded its position using GPS (*eTrex, Garmin, Olathe, USA*) at an estimated accuracy of 5-10 m.

Data analyses

We calculated mean daily distance travelled as the straight-line distance between the GPS coordinates of successive telemetry locations divided by the number of days elapsed (usually two) using the Hawth extension in ArcGIS 9.2. Frequency of movement was calculated as the proportion of snake relocations > 10 m from the previous location. We also calculated the mean resting duration as the number of successive days without moving > 10 m. To assess the effects of reproduction on snake activity, we divided the activity season into reproductive (May-June) and post-reproductive (July to September) periods (Bonnet *et al.*, 1999).

Home ranges were calculated with 100% Minimum Convex Polygons (MCP; Hayne, 1949) using Ranges6 (Kenward *et al.*, 2003). MCPs are simple to conceptualize, do not require the data to have some underlying statistical distribution (Powell, 2000), and are the most reliable method for representing the maximum home range area for most herpetofauna (Row & Blouin-Demers, 2006a). Home range size increased significantly with the duration of radio-tracking (Linear model; $F_{1, 62} = 7.13$; $P < 0.01$). Hence, we performed an incremental analysis implemented in Ranges6 on the home ranges estimated with the longest durations (> 60 days). This analysis revealed that snakes followed for at least 58 days (i.e. 26 locations) reached the asymptote in home range area (Fig. 1). We then used the relationship between the number of relocations and the proportion of total home range size as a weighting factor to estimate home range size when the number of relocations was below 26 locations. We ensured that weighted home range values were not related to survey duration (Linear model; $F_{1, 62} = 0.34$; $P = 0.56$).

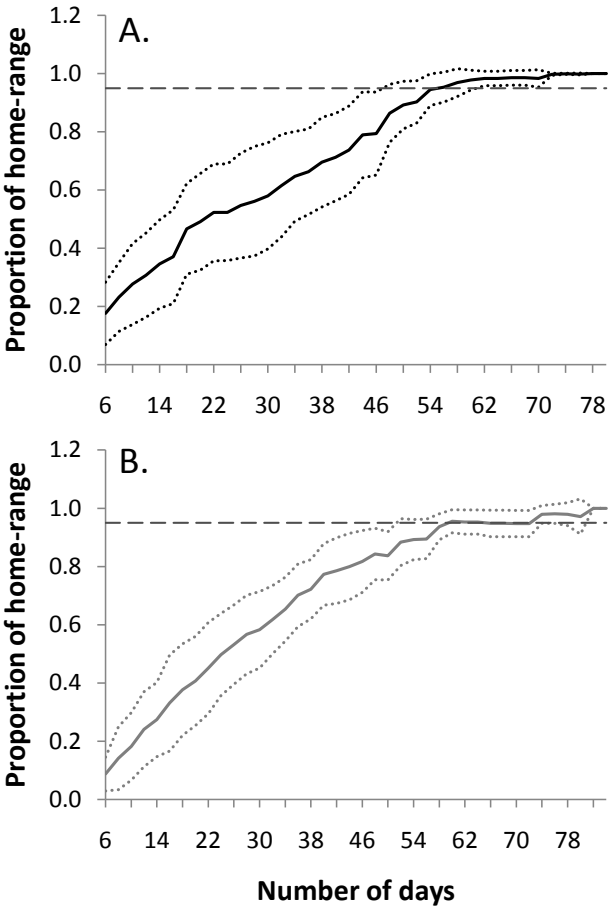


Figure 1. Incremental area analysis with all individuals radiotracked during more than 60 days (using Ranges6 software) in Chizé, Western France. Mean proportion of total home range size is represented ±95% CI for *Zamenis longissimus* (A.), and *Hierophis viridiflavus* (B.). Long dashed line represents the 95% estimate of total size which occurs at ~55 days in both species.

Of the 32 *H. viridiflavus* and 32 *Z. longissimus* we tracked in 2007-2008, 12 *H. viridiflavus* (8 males, 4 females) and 14 *Z. longissimus* (9 males, 5 females) were tracked for > 60 days.

To test the influence of habitat type on snake spatial ecology, we calculated the mean proportions of habitat available (grassland, scrubland, and forest) in each home range using ArcGIS 9.2 (ESRI, Redlands, CA). We then used the dominant habitat type to categorize each home range. Statistical analyses were performed with R software (R Development Core Team, 2007). We used linear models or linear mixed models with individual as random effect when the number of contributions varied among individuals (pseudoreplication) to test whether differences were significant (with $\alpha = 0.05$). Results are presented as mean ± SE.

Results

Movement patterns

In both species, most of the distances travelled between two successive relocations were shorter than 100 m (Fig. 2). Particularly long movements were observed in *H. viridiflavus* (8 observations > 600 m, maximum of 1628 m), but not in *Z. longissimus* (only 2 observations > 600 m, maximum of 768 m). When snakes did not move between relocations, it was usually for less than 2 days (Fig. 3). Resting duration was on average shorter in *H. viridiflavus* than in *Z. longissimus* during the post-reproductive period (3.72 ± 0.58 d *vs.* 4.88 ± 0.39 d; linear mixed model with individual as random effect; $P = 0.05$), but not during the reproductive period (4.92 ± 1.00 d *vs.* 5.11 ± 0.67 d; $P = 0.85$). No intersexual differences in resting duration were detected within species neither during the reproductive period ($P = 0.09$ in *H. viridiflavus*; $P = 0.54$ in *Z. longissimus*) nor during the post-reproductive period ($P = 0.41$ in *H. viridiflavus*; $P = 0.48$ in *Z. longissimus*).

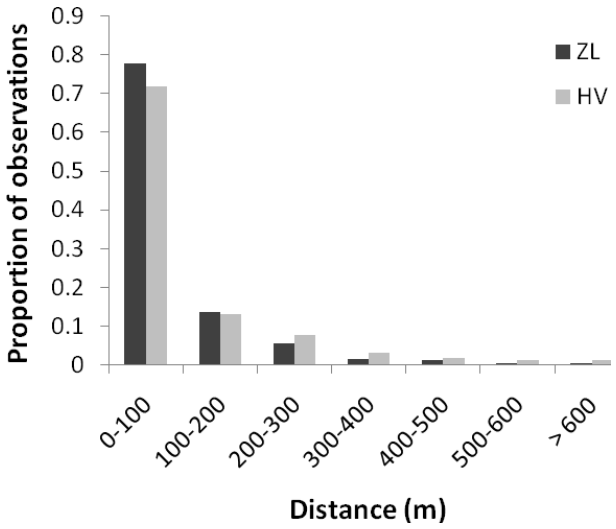


Figure 2. Frequency distribution of distances traveled between two successive telemetry locations in syntopic *Zamenis longissimus* (ZL) and *Hierophis viridiflavus* (HV) in Chizé, Western France.

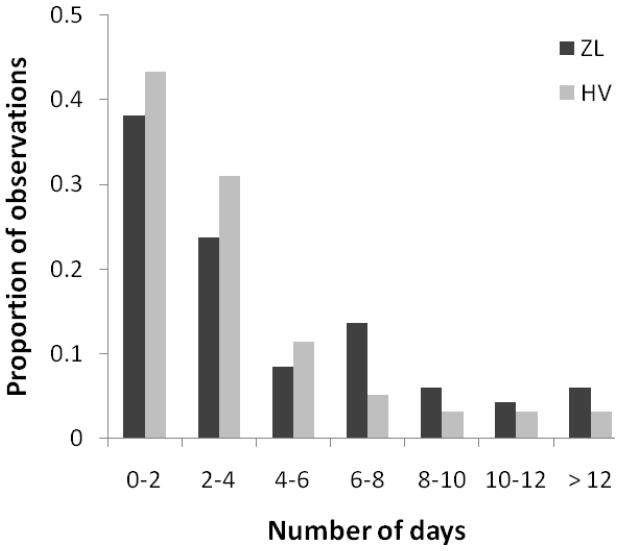


Figure 3. Frequency distribution of resting durations in syntopic *Zamenis longissimus* (ZL) and *Hierophis viridiflavus* (HV) in Chizé, Western France.

During the reproductive period, *H. viridiflavus* moved with similar frequency as *Z. longissimus* (72% *vs.* 75% of relocations respectively) and travelled similar daily distances (36.28 ± 5.59 m *vs.* 41.26 ± 7.98 m respectively; $F_{1, 51} = 0.39$, $P = 0.54$). Males moved more frequently (80% *vs.* 65% of relocations respectively) and travelled longer distances (43.52 ± 8.04 m *vs.* 23.98 ± 6.38 m respectively; $F_{1, 25} = 5.92$, $P = 0.02$; Fig. 4) than females in *Z. longissimus*, but the intersexual difference was not significant in *H. viridiflavus* (70% *vs.* 74% of relocations; 48.34 ± 13.85 m *vs.* 29.92 ± 10.87 m; $F_{1, 24} = 1.77$, $P = 0.20$; Fig. 4).

During the post-reproductive period, *H. viridiflavus* moved more frequently (75% *vs.* 64% of relocations) and travelled longer distances than *Z. longissimus* (44.43 ± 6.99 m *vs.* 29.78 ± 4.78 m respectively; $F_{1, 45} = 4.38$, $P = 0.04$). In both species, males and females moved similarly following reproduction (64% *vs.* 58% of relocations; 31.32 ± 8.19 m *vs*. 24.92 ± 7.14

m in *Z. longissimus*; $F_{1, 23} = 0.79$, $P = 0.44$; and 75% *vs.* 76% of relocations; 47.19 ± 16.47 m vs. 31.99 ± 14.90 m in *H. viridiflavus*; $F_{1, 20} = 0.85$, $P = 0.37$; Fig. 4).

Daily distances travelled did not differ significantly between habitat types across the whole activity season (28.08 ± 7.07 m in grassland, 37.88 ± 8.14 in scrubland, and 46.61 ± 9.42 in forest; $F_{1, 72} = 1.94$, $P = 0.15$), even if distances moved tended to be longer in grassland than in forest ($P = 0.05$), but not than in scrubland ($P = 0.23$).

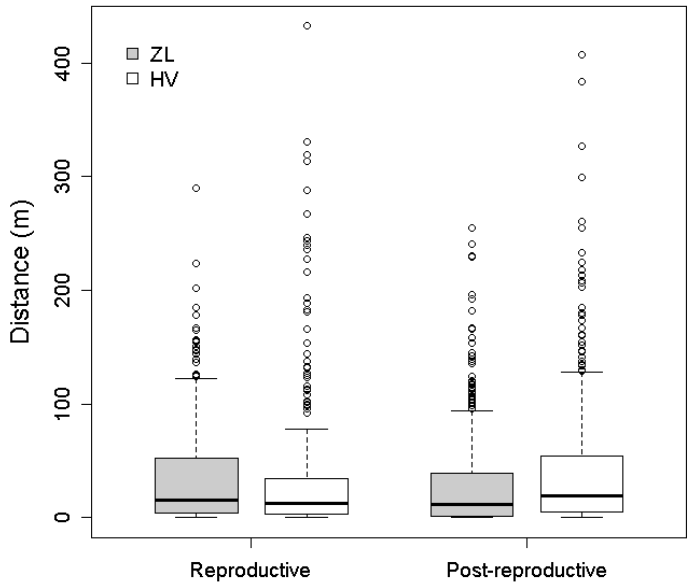


Figure 4. Daily distances moved by syntopic *Zamenis longissimus* (ZL) and *Hierophis viridiflavus* (HV) in Chizé, Western France during reproductive (May-June) and post-reproductive (July-September) periods. The median is represented by the middle horizontal line in the box-plot. Interval between 25 and 75 % quartiles is represented by boxes and range is represented by whiskers. Open circles are outliers.

Home ranges

We found no difference in estimated home range size between *H. viridiflavus* and *Z. longissimus*. Both methods gave similar results: using the whole dataset with weighted estimates (7.39 ± 2.37 ha in *Z. longissimus vs.* 11.94 ± 3.35 ha in *H. viridiflavus*; $F_{1, 62} = 1.85$, $P = 0.18$) or using only animals with > 60 days of data (7.74 ± 2.08 ha *vs.* 11.09 ± 3.14 ha; $F_{1, 23} = 1.14$, $P = 0.30$). No intersexual differences in home range area were observed with the weighted data (for females and males respectively; 5.23 ± 4.87 ha *vs.* 14.99 ± 5.88 ha in *H. viridiflavus*; $F_{1, 30} = 2.76$, $P = 0.11$; 6.88 ± 3.98 ha *vs.* 7.53 ± 4.51 ha in *Z. longissimus*; $F_{1, 30} =$

0.02, P = 0.89) or with data for animals followed for > 60 days (10.50 ± 5.00 ha *vs.* 11.42 ± 6.26 ha for *H. viridiflavus*; $F_{1, 9}$ = 0.02, P = 0.89; 8.55 ± 2.86 ha *vs.* 7.28 ± 3.57 ha for *Z. longissimus*; $F_{1, 12}$ = 0.13, P = 0.73).

Home range size did not differ significantly across habitats when considering the weighted data (3.46 ± 3.69 ha in grassland, 10.80 ± 4.30 ha in scrubland, and 12.32 ± 5.04 ha in forest; $F_{2, 61}$ = 1.84, P = 0.17) or the data for animals followed for > 60 days (3.47 ± 3.79 in grassland, 11.26 ± 4.26 ha in scrubland, and 7.92 ± 4.89 ha in forest; $F_{2, 22}$ = 1.79, P = 0.19).

Discussion

Our study confirmed that contrasted thermal strategies in *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* translate in different movement patterns. Following our predictions, spatial ecology was correlated with both reproductive and energetic constraints in those species. During the reproductive period, individuals from both species, particularly males, moved frequently and travelled longer distances. Reproductive behaviour may explain this seasonal pattern (Bonnet *et al.*, 1999; Row *et al.*, 2007; Sperry & Weatherhead, 2009). Mate searching in males implies to cover long distances in spring (Ciofi & Chelazzi, 1994; Bonnet *et al.*, 1999) while females usually move to reach laying sites (Blouin-Demers & Weatherhead, 2002b). Because reproductive state was not assessed in all tracked females, but the two species are frequent (usually annual) breeders in the area. Frequent movements of females in spring may correspond to active foraging to sustain the massive energy requirements of vitellogenesis. Several females moved suddenly and intensively in late spring, and these movements were probably related to egg-laying as described in other colubrid species (Blouin-Demers & Weatherhead, 2002b; Pittoors, 2009).

While both species exhibited nearly similar movement patterns during the reproductive period, they markedly diverged during summer. *Z. longissimus* became less active whereas *H. viridiflavus* still frequently moved. Higher maintenance requirements of *H. viridiflavus* compared to *Z. longissimus* probably induce more active foraging. In addition, we observed that resting duration was longer in *Z. longissimus*. Contrasted thermal preferences in those species may explain this observation. In a previous study (Lelièvre *et al.*, 2010), we found that *Z. longissimus* digested and moulted at lower temperature than *H. viridiflavus*, but consequently spent more time doing so. Thus, this ability to operate physiological

processes at cool temperature could be associated with longer resting durations. On the other hand, *H. viridiflavus* should be thermally more constrained because activity in this species requires elevated environmental temperatures. We did not detect such a phenomenon with our data, however. Importantly, contrasted thermal preferences in those species are associated with divergences in exposure strategies. *Z. longissimus* is active at lower temperatures, but selects closed microhabitats characterized by cooler thermal conditions. Hence, extended movements could require hot conditions in both species because they allow *H. viridiflavus* to maintain high body temperatures through basking while they allow *Z. longissimus* minimizing predation risk by moving in closed habitats.

Estimate of home range size introduced methodological difficulties because several snakes were tracked for short durations. Consequently, we used a new method to estimate home range size of these individuals. Estimated sizes were similar to those from long term monitored snakes, at least when the sexes were pooled. Both species and both sexes among each species exhibited home ranges of similar size due to large distances covered during the reproductive period. Variability among individuals was very high in both species, and some snakes used very large home ranges (up to ~50 ha). Overall, our results underlie the importance of following snakes during the reproductive period to assess spatial ecology correctly.

We noted that habitat type could also influence snake spatial ecology. Compared to forested areas (scrublands and mature forest), home ranges tended to be smaller in grasslands. Unfortunately, differences were only marginally significant due to relatively small sample sizes (grassland versus scrubland; $P = 0.09$ for all data and $P = 0.08$ for animals followed > 60 days; grassland versus forest; $P = 0.08$ for all data, but $P = 0.37$ for animals followed > 60 days). Higher food availability may translate in a reduction of distances moved to find prey. Unfortunately, we have no quantitative data on food resource in the study site. Nevertheless, small mammals (*Microtus* sp., *Apodemus sylvaticus* and *Myodes glareolus*) seem to be very abundant in grasslands. Mark-recapture data showed that *H. viridiflavus* grow faster in grasslands than in forested areas (H.L. unpubl.). Nevertheless, a better understanding of how snake spatial ecology is modulated by environmental heterogeneity at a local scale is essential and requires further investigations.

In conclusion, our results highlighted the influence of energetics and habitat features on the spatial ecology of *H. viridiflavus* and *Z. longissimus*. In addition, this study provides

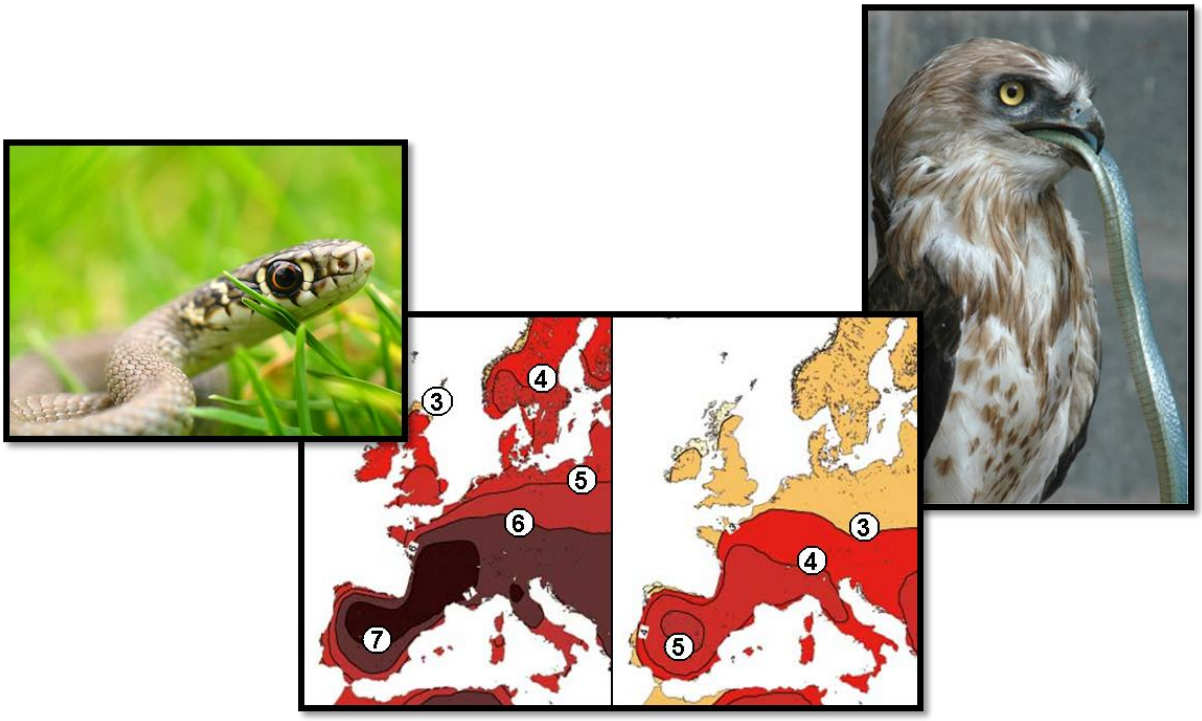
useful data on the space required by those species in a natural landscape depending on the biological period (reproduction and post reproduction). Such information can help in their management to develop reserves of appropriate size (Dodd, 1987; Webb & Shine, 1997; Fitzgerald *et al.*, 2002).

Acknowledgements

This research was made possible by the financial support of the Conseil Général des Deux-Sèvres, the Région Poitou-Charentes, and the ANR (ECTOCLIM project). We are very grateful to P. Surre, J. Farsy, S. Lecq, P. Ragot, P.A. Raut and J. Tigreat for their assistance in the field and A. Sternalski for precious help on Ranges6. We thank the Office National des Forêts for allowing us to work in the reserve.

CHAPITRE 5

Influence des stratégies thermiques sur la démographie



Résumé du chapitre

Dans ce dernier chapitre (article A6), nous avons voulu examiner comment les traits d'histoire de vie de la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et de la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*) pouvaient être affectés par leurs stratégies thermiques. Pour pouvoir appréhender les stratégies de manière globale, il est en effet essentiel d'étudier les liens entre les orientations physiologiques et comportementales, et les dynamiques de population. Nous avons montré dans les chapitres précédents que *H. viridiflavus* sélectionnait des températures plus élevées que *Z. longissimus* (voir A1 et A2). Dans la mesure où les réactions métaboliques sont thermo-dépendantes, nous prédisons donc une croissance plus rapide chez cette espèce. En revanche, comme les préférences thermiques élevées induisent un degré d'exposition supérieur et des déplacements plus fréquents pour rechercher des proies, nous prédisons aussi une survie plus faible en raison d'une pression de prédation plus forte. Enfin, nous avons vérifié si ces paramètres étaient liés aux conditions environnementales (habitat et climat) et dans quelle mesure ils étaient affectés par leurs variations.

Grâce à un suivi par capture-marquage-recapture (CMR) réalisé depuis 1997 dans la RBI, nous avons mesuré les taux de croissance sur plus de 400 recaptures chez *H. viridiflavus* et plus de 300 chez *Z. longissimus*. Les résultats ont montré que les juvéniles de *H. viridiflavus* grandissent plus vite. Cette différence est encore plus marquée dans l'une des zones suivies qui est une prairie, plus riche en ressources trophiques. Une forte abondance de proies serait particulièrement favorable à cette espèce en limitant les contraintes de recherche alimentaire (voir aussi A5).

Nous avons analysé les données CMR à l'aide du logiciel Mark. Pour chaque espèce, nous avons testé une série de modèles du plus simple (survie et probabilité de capture constantes, $\varphi(.)$ $p(.)$) jusqu'au plus complexe (survie et probabilité de capture variables en fonction du temps et du sexe avec interaction, $\varphi(g*t)$ $p(g*t)$). Nous n'avons pas détecté de différence interspécifique dans les taux de survie annuels. Chez les deux espèces, la survie varie dans le temps. En testant l'influence de variables climatiques (moyenne des

températures journalières maximales pendant la saison d'activité des serpents et précipitations cumulées durant la même période), nous avons montré que la survie dépend fortement du climat chez *Z. longissimus*, mais pas chez *H. viridiflavus*. Ainsi, la survie de *Z. longissimus* est meilleure les années chaudes. Nous avons montré précédemment que cette espèce aux préférences thermiques peu élevées bénéficiait d'un faible degré d'exposition aux prédateurs (A1 et A2). Cependant, si les conditions printanières ou estivales sont mauvaises, cela peut la contraindre à s'exposer. Cette espèce est adaptée à la vie cachée avec des capacités locomotrices réduites (A1). Le coût en terme de prédation pourrait donc être supérieur par rapport à *H. viridiflavus* qui s'expose aux risques, quelques soient les conditions et a développé des stratégies efficaces d'évitement des prédateurs (fuite rapide, agressivité, coloration disruptive).

Cette étude a donc montré l'impact que peuvent avoir les stratégies thermiques sur la démographie des espèces, mais également que ces mécanismes peuvent être rendus complexes par l'influence différentielle des conditions environnementales.

Running head: thermoregulation and demography in snakes

Thermal requirements and exposure affect demographic traits in two sympatric colubrid snakes

Hervé Lelièvre [1, 2], Philippe Rivalan [1], Virginie Delmas [1], Jean-Marie Ballouard [1, 2], Xavier Bonnet [1], Gabriel Blouin-Demers [3] & Olivier Lourdais [1]

[1] *Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS, 79360, Villiers en Bois, France*

[2] *Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers, France*

[3] *Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario, K1N 6N5, Canada*

Correspondence:

Hervé Lelièvre, CEBC-CNRS UPR 1934

79360 Villiers en Bois, France

Phone: + 33 (0) 5 49 09 96 16

Fax: + 33 (0) 5 49 09 65 26

E-mail: lelievre@cebc.cnrs.fr

In preparation

Abstract

Population dynamics of terrestrial vertebrates are affected by climatic fluctuations, notably in ectotherms. An understanding of the interaction between physiology and demographic processes is necessary to predict better the impact of climate change. Reptiles are particularly sensitive to temperature, but only a few studies have explored the relation between thermal adaptation and demography on these animals. Using 12 years of mark-recapture data on two sympatric colubrids (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) with contrasted thermal and exposure strategies, we tested whether demographic parameters are correlated with thermal preferences. The thermophilic and exposed species, *H. viridiflavus*, grew faster and this difference in growth was most pronounced in more open habitats, suggesting that metabolic benefits associated with high thermal preferences depend on environmental factors. Survival varied across years in both species, but was not lower in *H. viridiflavus* despite a higher degree of exposure. In *Z. longissimus*, survival was negatively affected by cold climatic conditions during the activity season, probably revealing a proximal link between exposure strategy and demography.

Key-words

Climate, ectothermy, thermoregulation, exposure, demography, snakes

Introduction

Climatic conditions affect population dynamics by influencing a variety of ecological processes (Stenseth *et al.*, 2002). The effects of seasonality, ENSO, and global warming on demography are well documented in a broad range of species (Jaksic *et al.*, 1997; Saether *et al.*, 2000; McKinney *et al.*, 2001; Jaksic & Lima, 2003; Lima *et al.*, 2003; McDonald *et al.*, 2004; Previtali *et al.*, 2010). Most studies have focused on endothermic mammals and birds. This is surprising, however, because ectotherms are particularly sensitive to variations in climate (Madsen & Shine, 2000; Lourdais *et al.*, 2004; Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006; Madsen *et al.*, 2006). Indeed, major physiological traits of ectotherms depend on body temperature (Huey & Stevenson, 1979; Huey, 1982), including energetics (Anderson & Karasov, 1981; Secor & Nagy, 1994; Carfagno & Weatherhead, 2008), locomotion (e.g., (Stevenson *et al.*, 1985; Bennett, 1990; Ojanguren & Braña, 2000), immune function (e.g., Mondal & Rai, 2001), foraging ability (e.g., Greenwald, 1974; Ayers & Shine, 1997; Carrière & Boivin, 1997), and growth (e.g., Warren & Davis, 1967; Dutton *et al.*, 1975; Kingsolver & Woods, 1997). Therefore, we expect a particularly strong effect of climate change on demography in ectotherms (Kearney & Porter, 2004; Helmuth *et al.*, 2005; Deutsch *et al.*, 2008).

In terrestrial reptiles, species subject to similar environmental constraints may nonetheless diverge in thermoregulatory strategy (Martin-Vallejo *et al.*, 1995; Belliure *et al.*, 1996; Grover, 1996; Sartorius *et al.*, 2002; Scheers & Van Damme, 2002; Singh *et al.*, 2002; Du *et al.*, 2006). Under cool climates, thermoregulation primarily involves direct exposure to solar radiation (Huey & Slatkin, 1976; Blouin-Demers & Nadeau, 2005). Because basking behaviours are associated with increased exposure in open habitats, they may entail significant survival costs. On the other hand, a thermophilic species should benefit from faster growth and earlier sexual maturity. Because of coadaptation between traits (Angilletta *et al.*, 2006), species with distinct thermoregulatory strategies tend to also exhibit divergent energy budgets (Secor & Nagy, 1994), foraging modes (Belliure *et al.*, 1996), habitat use (Du *et al.*, 2006), and degrees of exposure (Daly *et al.*, 2008). Therefore, contrasted thermal

strategies should translate in divergences in processes linking physiology (thermal preference), and demography (growth, survival).

Here we studied two sympatric colubrid snakes, the European whip snake *Hierophis viridiflavus* (HV) and the Aesculapian snake *Zamenis longissimus* (ZL). Both species share morphological and ecological similarities (body size, diet, habitat use, reproductive mode, and activity periods (Naulleau, 1984) and are largely sympatric (Luiselli & Capizzi, 1997; Naulleau, 1997a; Naulleau, 1997b). They exhibit similar metabolic reaction norms, but have contrasted exposure strategies, thermal preferences, and sensitivity of performance (Lelièvre *et al.*, 2010). *H. viridiflavus* is a fast, active hunter that selects high temperatures whereas *Z. longissimus* is elusive and has lower thermal needs. These two colubrids inhabiting the same area and sharing major ecological traits, but differing in their thermal requirements, provide an opportunity to examine the consequences of thermal strategy on demography while minimizing the limitations inherent to two-species comparisons Garland (Garland & Adolph, 1994). We used mark-recapture data gathered over 12 years on two syntopic populations of *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* in western France to test the following set of predictions:

i) The thermophilic *H. viridiflavus* should grow faster than the elusive *Z. longissimus*, particularly as juveniles because adults invest energy in reproduction;

ii) Growth should be more dependent from environmental conditions (food and basking sites availability) in *H. viridiflavus* because of higher energy requirements;

iii) Because high thermal requirements entail basking, and thus a higher risk of predation, *H. viridiflavus* should exhibit lower survival;

iiii) Finally, we expected climatic variations to affect demography more strongly in *Z. longissimus* because of its reliance on closed habitats.

Methods

Study species and study site

Hierophis viridiflavus and *Zamenis longissimus* are medio-European sympatric colubrid snakes that frequently occur in syntopy (Naulleau, 1997a; Naulleau, 1997b; Rugiero *et al.*, 2002). Both species have approximately equal body size (~130-150cm) and exhibit important overlap in diet (Naulleau, 1984; Capizzi *et al.*, 1995). On the other hand, they profoundly diverge in thermal and exposure strategies. *H. viridiflavus* is a typical racer (Shine, 1980; Luiselli, 2006a) according to its morphological (slender body, long tail, large eyes), behavioural (fast, diurnal, terrestrial), and ecological (high levels of activity and exposure) characteristics, as well as thermal requirements (T_{set} 27.5-31°C; Lelièvre *et al.*, 2010). *Z. longissimus* shows strong morphological and behavioural similarities (constrictor, semi-arboreal, elusive) with other ratsnakes of genera like *Elaphe, Pantherophis,* or *Ptyas* (Lenk *et al.*, 2001; Burbrink & Lawson, 2007), and selects cooler temperatures (T_{set} 21.5-25.5°C; Lelièvre *et al.*, 2010).

Population monitoring was conducted at the Centre d'Études Biologiques de Chizé in western France (46°07' N; 00°25' O; Fig. 1). The study site is a 2600-ha biological reserve managed by the Office National des Forêts. The forest is dominated by deciduous trees (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Acer*), regeneration areas characterized by scrub species (*Rubus*, *Clematis*), and grasslands. Climatic conditions are temperate oceanic with annual precipitations between 800 and 1000 mm, annual mean temperature of 12°C, and annual sunlight of 2000 h.

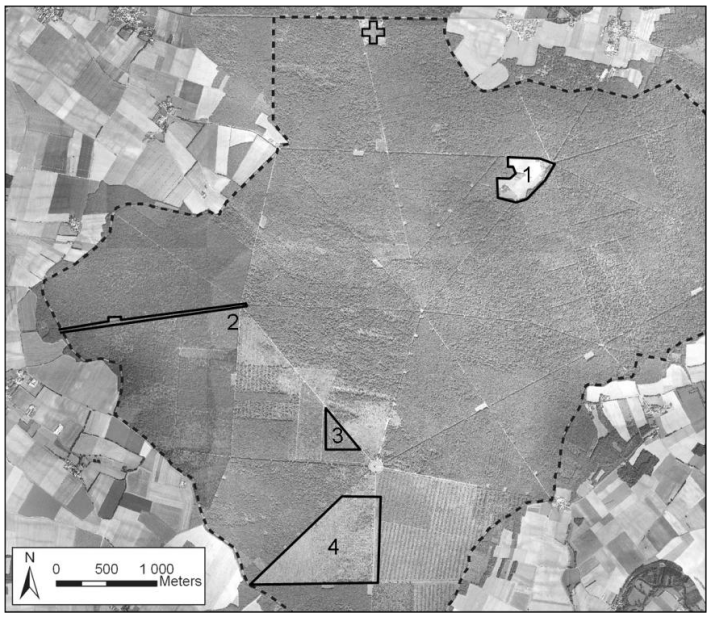


Figure 1. Location of the four study sites at the Centre d'Études Biologiques de Chizé (Western France). Area 1 is grassland. Areas 2, 3, and 4 are forest. Dashed line indicates the border of the biological reserve.

Capture protocol

Snakes were captured between 1997 and 2009 during the snake activity season (April to September) under undulated concrete boards (120 x 80 cm) disposed in four areas of the study site for this purpose (Shine & Bonnet, 2009; Fig.1). Importantly, these four areas are distant enough that individuals almost never move from one to the other. Data were gathered on 1212 snakes (279 female and 369 male *Z. longissimus*; 254 female and 310 male *H. viridiflavus*). We recorded snout–vent length (SVL: from the tip of the snout to the cloacal scale) to the nearest 0.5 cm, body mass to the nearest 1 g in adults and to the nearest 0.1 g in small snakes (less than 100 g), and sex by eversion of the hemipenes and from tail shape. Each snake was individually and permanently identified by burning ventral scales. Snakes were then released at their capture site as soon as possible.

Climatic data

Data were gathered from Météo-France station of Niort situated 20 km from the study site. Available variables were daily minimum and maximum temperatures, and daily precipitation between 1997 and 2009.

Growth rate

Growth in snakes is the increase in SVL over time. To limit the influence of measurement error, which can be substantial in snakes (Luiselli, 2005), we restricted our analyses to long time intervals (> 60 days) between captures. Negative values of growth were not removed because we assumed that positive measurement errors should be equally prevalent, but not identifiable (Bonnet *et al.*, 2002). Growth rate was expressed as the difference in body size (SVL in cm) between captures divided by the time elapsed in days. Overwintering (150 days per year) was deducted from growth intervals for captures not in the same active season because snakes are inactive and do not grow during this period. We

used time between captures as a covariate in the model because it may influence error in growth rate if significant measurement error occurred. We also used SVL at first capture as a covariate because snake growth decreases with increasing body size. In our study site, both species become sexually mature at a similar size (~70 cm SVL, X. Bonnet, unpubl.). We used the same criterion for males and females to separate juveniles from adults in analyses. We compared juvenile growth rates in two habitats: grassland (Area 1; Fig. 1) versus forest (Areas 2, 3, and 4).

Survival estimation

We estimated annual survival and recapture probabilities from 1997 to 2009 using the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model in the program MARK 4.1 (White & Burnham, 1999). Assumptions of capture-recapture modeling were tested by a χ^2 goodness-of-fit test (Pollock *et al.*, 1990) using program U_CARE 2.2 (Choquet *et al.*, 2009). The model adequately fitted the data (χ^2 = 68.73; *df* = 125; *P* = 0.99) as we found evidence for neither trap dependence (Test2.CT: *P* = 0.97) nor transience (Test3.SR: χ^2= 1.62, *P* = 0.10) in our dataset.

A set of candidate models with various parameterizations for survival rate (ϕ) and capture probabilities (*p*) (i.e. time-dependent, constant over time, sex or species dependent) were then developed and we used Akaike's Information Criteria (AICc) to rank and select models (QAIC; Burnham & Anderson, 2002). If models could not be classified from AICc (Δ AICc < 2), we performed model averaging (Buckland *et al.*, 1997) using the AIC weight to recalculate an intermediate estimate (Burnham & Anderson, 2002).

We focused on survival, but did not analyze capture probability which was time-dependant and differed between the sexes in *H. viridiflavus* (average *p* = 47.1 %, range 17.8-70.6, in males *vs.* 33.1 %, range 10.1-55.6, in females) and *Z. longissimus* (average *p* = 48.3 %, range 12.1-84.4, in males *vs.* 25.8 %, range 4.2-63.4, in females) because snakes are captured under shelter. Therefore, capture probability cannot be used to estimate level of exposure.

We tested the influence of climatic covariates (temperature, rainfall) on survival rates. For temperature, we used the mean of the daily maximum temperatures during the snake activity season (April-September) and for rainfall we used the total precipitation

during the same period (Data Météo-France; Fig. 2). We used the procedure ANODEV in MARK 4.1 to test whether the variance explained by these covariates was statistically significant (Harris *et al.*, 2005). We assessed the fraction of temporal variation in survival explained by covariates using the following formula:

$$R^2_{Dev} = (Dev_{\text{model } \phi(.)} - Dev_{\text{model } \phi(cov)}) / (Dev_{\text{model } \phi(t)} - Dev_{\text{model } \phi(cov)})$$

All values are reported as means ± SE.

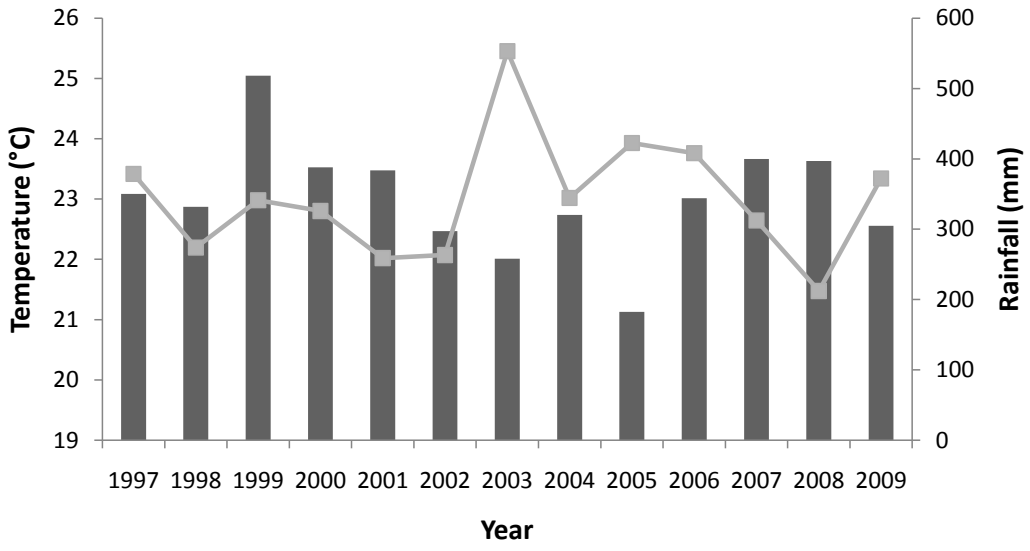


Figure 2. Climatic data for the study area used as covariates in survival models. Lines show mean daily maximum temperatures during snake activity season (April-September) and the histogram shows cumulated rainfall during the same period. Data were obtained from Niort meteorological station (Météo France) situated approximately 20 km from the study area.

Results

Growth rate

In both species, growth rates decreased with body size (regressions initial SVL - growth rate in *H. viridiflavus*: $df = 1, 402$; $R^2 = –0.33$; $P < 0.0001$; in *Z. longissimus*: $df = 1, 284$; $R^2 = –0.19$; $P < 0.0001$; Fig. 3). Growth rates of juvenile *H. viridiflavus* ($N = 95$) were significantly higher than those of *Z. longissimus* ($N = 51$; GLM with change in body size as the dependent variable, species and sex as factors, and initial SVL and time between recaptures

as covariates; $F_{1, 140} = 5.79$; $P = 0.02$; with no significant interaction between species and sex $F_{1, 140} = 0.47$; $P = 0.49$; Fig. 4). No interspecific difference in growth was detected in adults ($N = 308$ and 234; GLM; $F_{1, 536} = 0.05$; $P = 0.83$; interaction between species and sex $F_{1, 536} = 0.78$; $P = 0.38$; Fig. 4).

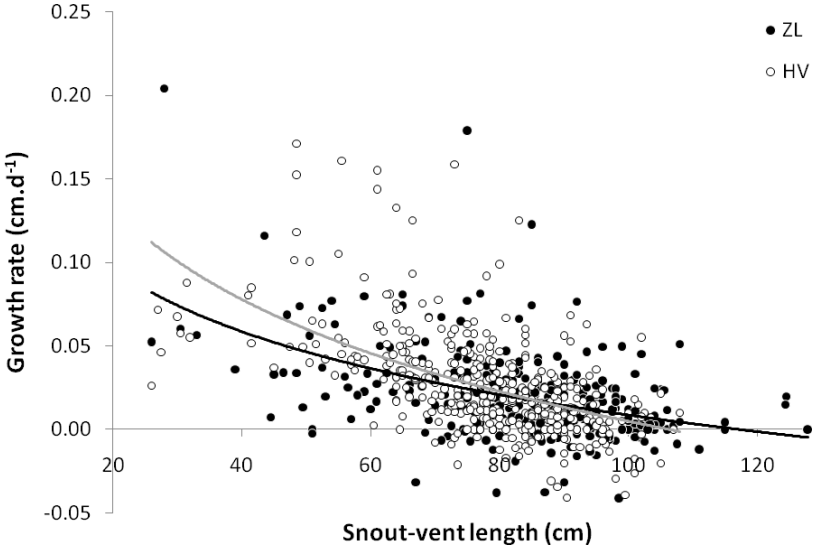


Figure 3. Individual growth rates obtained through long-term mark recapture of *H. viridiflavus* (HV) and *Z. longissimus* (ZL) in the Centre d'Études Biologiques de Chizé. Curves (grey for HV and black for ZL) represent logistic regression fits.

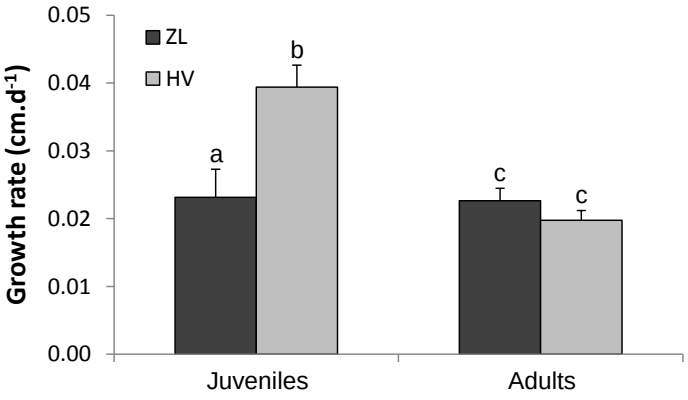


Figure 4. Comparison between growth rates of juvenile and adult snakes in *H. viridiflavus* and *Z. longissimus*. Bars represent SE and same letters indicate no significant difference.

Importantly, juveniles grew faster in grassland than in forest ($N = 41$ and 70; GLM; $F_{1, 105} = 7.81$; $P = 0.002$; Fig. 5) with an interaction between species and area (GLM; $F_{1, 105} = 9.59$; $P = 0.003$). The effect of habitat on growth was pronounced in juvenile *H. viridiflavus* (LSD Fisher post-hoc test; $P < 0.0001$), but absent in *Z. longissimus* (LSD Fisher post-hoc test; $P = 0.56$).

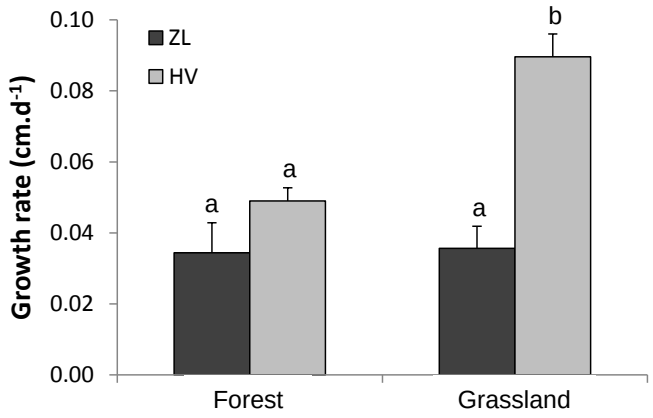


Figure 5. Comparison between growth rates in *H. viridiflavus* and *Z. longissimus* captured in different habitats. Bars represent SE and same letters indicate no significant difference.

Survival

For *H. viridiflavus*, the most parsimonious survival model identified by AIC was φ(t) p(g+t) (Table 1). Survival was time-dependant and did not differ between the sexes (average φ = 54.7 %, range 22.6-78.7; Fig. 6). The model failed to estimate survival in 2000, 2004, and 2008 because of low captures.

For *Z. longissimus*, three models were equally parsimonious, and we thus performed model averaging on survival parameters (Table 1). Averaged survival was time-dependant and differed between the sexes (average φ = 51.9 %, range 25.1-69.1, in males *vs.* 49.2 %, range 23.4-66.4, in females).

Survival rates did not differ between species. The best-supported two-species model (with species as group factor and pooled sexes) was φ(t) p(g+t), where survival was time-dependant and capture probability varied with time and species.

Table 1. Summary of the Cormack–Jolly–Seber mark-recapture models used to compare the survival rates of *Z. longissimus* and *H. viridiflavus*. Only the best models (AIC weight > 0.01) with constant model as a reference are presented. Candidate models describe survival (φ) and capture probabilities (p) of snakes with k as the number of model parameters at yearly intervals during 1997–2009.

Model	AICc	Δ AICc	AICc Weights	Model Likelihood	k	Deviance
			Z. longissimus			
φ(t) p(g+t)	939.54	0.00	0.36	1.00	23	202.09
φ(g+t) p(g+t)	939.70	0.16	0.33	0.92	24	200.08
φ(.) p(g+t)	941.39	1.85	0.14	0.40	14	223.14
φ(g) p(g+t)	941.87	2.33	0.11	0.31	15	221.53
φ(g+t) p(t)	944.19	4.65	0.03	0.10	23	206.73
φ(g) p(t)	944.90	5.35	0.02	0.07	14	226.65
φ(.) p(.)	979.90	40.36	0.00	0.00	2	286.36
			H. viridiflavus			
φ(t) p(g+t)	1013.14	0.00	0.45	1.00	22	203.99
φ(g+t) p(g+t)	1015.26	2.12	0.16	0.35	23	203.93
φ(t) p(g)	1015.51	2.38	0.14	0.30	14	223.50
φ(.) p(g+t)	1017.06	3.92	0.06	0.14	14	225.04
φ(g+t) p(g)	1017.63	4.49	0.05	0.11	15	223.50
φ(g+t) p(t)	1017.88	4.74	0.04	0.09	22	208.74
φ(t) p(t)	1018.50	5.36	0.03	0.07	21	211.52
φ(g) p(g+t)	1019.05	5.91	0.02	0.05	15	224.92
φ(g) p(t)	1020.51	7.37	0.01	0.03	14	228.49
φ(.) p(t)	1020.66	7.52	0.01	0.02	13	230.75
φ(.) p(.)	1031.97	18.83	0.00	0.00	2	264.71

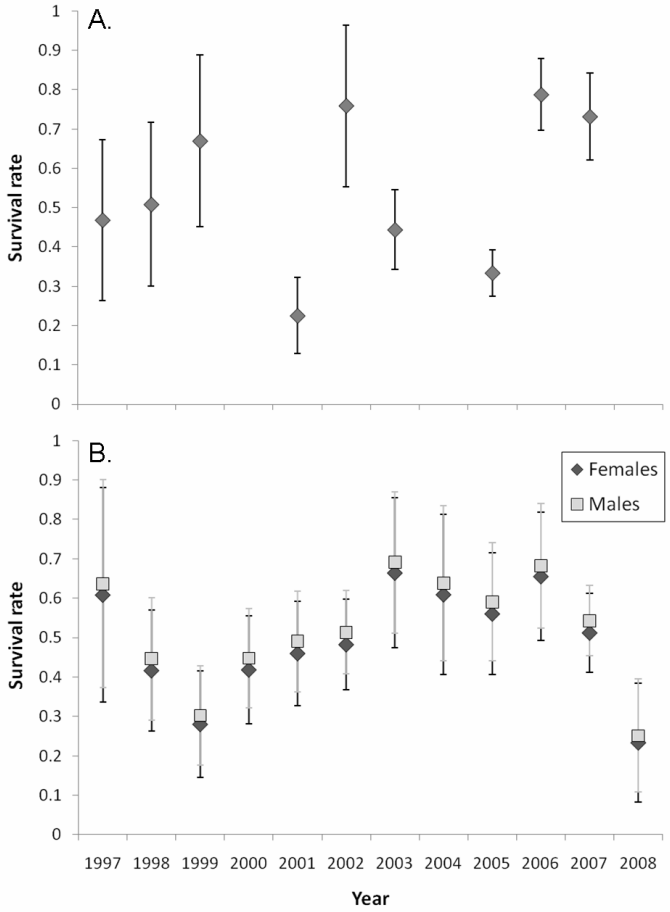


Figure 6. Annual variations in adult survival of *H. viridiflavus* (A.) and *Z. longissimus* (B.) in the Centre d'Études Biologiques de Chizé. Both sexes are pooled for *H. viridiflavus* (see text for model selection). Bars represent SE.

Influence of climate on demography

Maximum temperature and precipitation during snake activity season were strongly negatively correlated (Pearson correlation; R^2 = 0.99, P < 0.0001). Both parameters significantly affected adult survival in *Z. longissimus* when taken independently. Maximum temperatures explained 43.3 % of interannual variation in survival (ANODEV; $F_{1, 8}$ = 6.10; P = 0.04) and precipitation explained 62.2 % (ANODEV; $F_{1, 8}$ = 13.19; P = 0.007). Nevertheless, precipitation had no effect when added to temperature (ANODEV; $F_{1, 7}$ = 1.35; P = 0.28), which was unsurprising given the very high coefficient of correlation between the two variables. Survival was higher in *Z. longissimus* when climatic conditions during activity season were hot and dry (Fig. 2 and Fig. 6). Conversely, none of the tested climatic variables explained variation in adult survival for *H. viridiflavus* (maximal temperatures: ANODEV; $F_{1, 7}$ = 0.39; P = 0.55; precipitation: ANODEV; $F_{1, 7}$ = 2.06; P = 0.19).

Discussion

This long term study allowed us to examine the demographic implications of contrasted exposure and thermoregulation strategies in snakes. As predicted, the more thermophilic species (*H. viridiflavus*) exhibited faster juvenile growth. In addition, growth rates were affected by habitat type, and we detected large variations in growth for *H. viridiflavus*, even at a very fine spatial scale. In our study site, grassland appeared highly beneficial to *H. viridiflavus* who exhibited faster growth there than in forest. This habitat difference in growth is likely due to food availability: the main prey of these snakes, small mammals (Naulleau, 1984), are more abundant in open fields compared to forest (H.L. pers. obs.). *H. viridiflavus* is highly thermophilic and active with important associated energy requirements and higher feeding rates. Food availability is probably a key parameter affecting growth rate and reproductive output in this active predator. We must be cautious with our interpretation, however, because snakes were monitored in a single grassland site. Hence, we cannot tease apart site effects from habitat effects. Nevertheless, benefits associated with a specific thermoregulatory strategy depend on environmental conditions (Huey & Slatkin, 1976).

The absence of interspecific difference in adult survival appears paradoxical: higher thermal requirements in *H. viridiflavus* should enhance exposure and increase predation risk. Conversely, this “risk prone” strategy is probably associated with specific behavioural responses to minimize predation risk. Selection of high body temperatures enhances locomotor performance and flight abilities from potential predators (Arnold & Bennett, 1984; Bauwens *et al.*, 1995; Brodie & Russel, 1999), notably in this species (Lelièvre *et al.*, 2010). Disruptive colouration may also constitute an important component in predator evasion inducing significant flicker fusion effect at high speed (Stevens *et al.*, 2008). A comparative study conducted on Australian nocturnal elapid snakes showed the same pattern: both species exhibited similar adult survival rates despite contrasted foraging modes (active *vs.* sit-and-wait) and exposure strategies (Webb *et al.*, 2003).

Climatic conditions during the activity season do not seem to affect survival in *H viridiflavus*, while *Z. longissimus* is sensitive to environmental fluctuations. Relatively low thermal requirements of *Z. longissimus* are related to a more secretive lifestyle (Lelièvre *et al.*, 2010). When thermal conditions are hot, closed habitats such as scrub and even forest provide favourable temperatures for *Z. longissimus*, thus precluding the need to bask (Lelièvre, unpubl.). Conversely, closed habitats are usually too cool for *H. viridiflavus* that spend a lot of time basking, even in hot conditions. Therefore, colder conditions should be more detrimental to *Z. longissimus* because it then requires basking for thermoregulation in spite of its limited fleeing abilities from predators. Importantly, predation pressure could be particularly high in our study site because of the presence of raptors foraging on snakes: *Circaetus gallicus* (Gil & Pleguezuelos, 2001; Moreno-Rueda & Pizarro, 2007) and *Buteo buteo* (Selas, 2001). Moreover, both *Z. longissimus* and *H. viridiflavus* exhibit extensive movements during the reproductive period (Bonnet *et al.,* 1999). Given the poor crawling performance of *Z. longissimus* (Lelièvre *et al.*, 2010), a higher sensitivity to avian predation is expected.

Overall, our comparative study brings empirical data allowing a better understanding of mechanisms linking thermal adaptation, growth, and demographic traits in ectotherms. Our results also underlie the importance of considering thermal requirements as well as exposure strategies to elaborate realistic predictions on the potential effects of climate change on reptiles (Huey *et al.*, 2009). In our situation, survival should be positively influenced by a mild warming in the elusive species while growth should be more affected in the exposed species because increased thermoregulation opportunities. However, this pattern may depend on the extent of warming because *Z. longissimus* usually selects the coolest habitats. Thus, negative impacts could occur if temperatures in closed habitats increase above its preferred thermal range. Exposure strategies should influence spatial response to climate change at the individual level. Mobile species characterized by high activity and “risk prone” behavioural tactics could be less sensitive and better adapt by migrating towards more favourable habitat and microclimatic conditions. In turn the elusive *Z. longissimus* should be more dependent upon local microclimatic conditions. The distribution of *H. viridiflavus* has shown a clear progression at the northern margin of its range over the past 60 years (Naulleau, 2003). Such observations support for a dynamic

response to global change (climate and habitat) in this species. Further studies conducted on sympatric snakes using phylogenetically independent comparisons would help to evaluate the generality of these contrasts of response abilities to perturbations based on physiological and ecological traits.

Acknowledgements

This research was made possible by the financial support of the Conseil Général des Deux-Sèvres, the Région Poitou-Charentes, and the ANR (ECTOCLIM project). We warmly thank the ONF for authorizing X. Bonnet to set up the CMR study in the forest of Chizé and for continuous logistical support. We are also very grateful to all the students who actively participated to the mark-recapture survey since 1997. G. Naulleau has initiated field surveys in the CEBC.

Synthèse et perspectives

1. Stratégies thermiques et patrons de covariation

1.1. Les résultats obtenus au cours de la thèse, intérêts d'une approche intégrée

Les espèces étudiées illustrent deux orientations contrastées d'adaptation thermique, d'exposition et de prise de risques. L'étude combinée des traits physiologiques, comportementaux et d'histoire de vie impliqués dans ces stratégies est donc particulièrement instructive pour comprendre et quantifier les contraintes et bénéfices associés. Nous avons adopté l'approche du modèle d'optimalité de la thermorégulation (Huey & Slatkin, 1976) pour décrire précisément les relations entre les différents traits considérés. Pour des raisons logistiques, nous n'avons considéré qu'une fraction de traits parmi la multitude de réactions enzymatiques, de performances physiologiques ou de comportements qui s'expriment et se combinent chez les individus. Cependant, nous avons mesuré plusieurs composantes importantes et complémentaires qui nous ont permis de mieux comprendre le succès de deux stratégies contrastées, en coexistence au sein du même environnement chez *Zamenis longissimus* et *Hierophis viridiflavus*.

Dans la Figure 1, nous avons reconstitué de manière simplifiée les mécanismes qui lient les adaptations thermiques et la démographie des populations. Cette représentation permet de mieux comprendre les stratégies exprimées par *Z. longissimus* et *H. viridiflavus*. D'après le modèle d'optimalité, la qualité thermique du milieu (conditions climatiques et microclimatiques) va influencer les préférences thermiques des individus. Ainsi, des conditions contraignantes devraient favoriser un abaissement des préférences afin de réduire le niveau de contrainte alors que des conditions favorables devraient favoriser des préférences élevées qui sont associées à de meilleures performances (hypothèse du « hotter is better »). Pourtant, plusieurs études ont montré que même en climat froid, de nombreux reptiles avaient des préférences thermiques élevées avec une thermorégulation particulièrement active en dépit des contraintes associées (revue dans Blouin-Demers & Nadeau, 2005), révélant les limites du modèle initial. Quand les conditions sont contraignantes, une thermorégulation moins précise serait en effet plus coûteuse pour les

ectothermes car elle provoque une forte baisse du niveau de performance et le risque d'atteindre des températures critiques. Notre travail, comme d'autres études d'espèces sympatriques (voir par exemple Martin-Vallejo *et al.*, 1995 ; Belliure *et al.*, 1996 ; Grover, 1996 ; Sartorius *et al.*, 2002 ; Scheers & Van Damme, 2002 ; Singh *et al.*, 2002 ; Du *et al.*, 2006), montre également que des stratégies thermiques particulièrement contrastées peuvent coexister dans le même milieu.

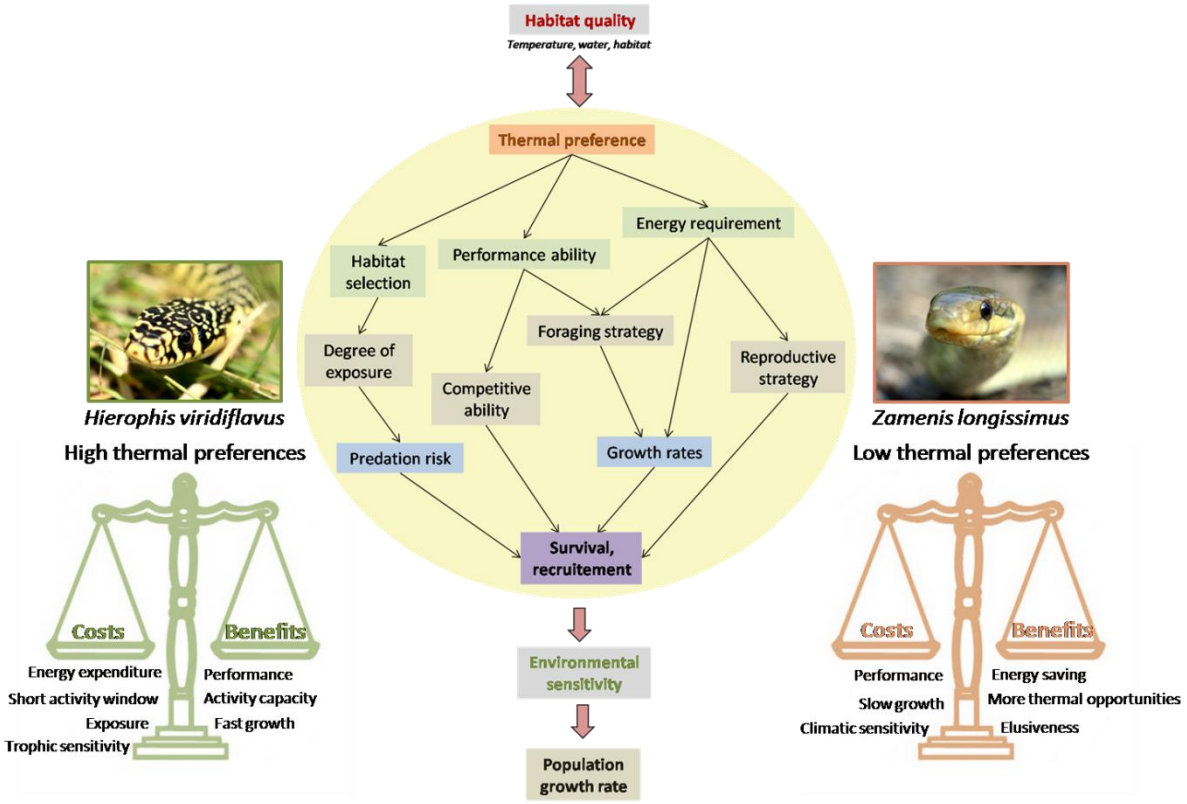


Figure 1. Représentation schématique des mécanismes liant adaptations thermiques et démographie chez la couleuvre verte et jaune (*H. viridiflavus*) et la couleuvre d'Esculape (*Z. longissimus*).

Schematic representation of covariation mechanisms linking thermal adaptations and demographic patterns in European whip snake (*H. viridiflavus*) and Aesculapian snake (*Z. longissimus*).

Dans notre contexte, *Z. longissimus* est adapté à des températures basses en comparaison avec *H. viridiflavus*. Nous avons montré que cette adaptation avait des conséquences physiologiques sur la sensibilité thermique et la qualité des performances ainsi que sur les budgets énergétiques, mais également comportementales sur la sélection de l'habitat. Ainsi, la sélection de températures moins élevées permet à *Z. longissimus* de réduire sa dépense énergétique et d'exploiter une large gamme d'habitats. En revanche, ses

performances, notamment sa vitesse de locomotion, sont réduites. Les besoins énergétiques influencent les stratégies d'alimentation (fréquence d'alimentation, degré de spécialisation, mode de chasse). Nous avons observé que le spectre alimentaire était plus large chez *H. viridiflavus* et que les déplacements hors période de reproduction (donc probablement liés à la chasse) étaient plus importants. *H. viridiflavus* est certainement un chasseur particulièrement actif par rapport à *Z. longissimus*. La sélection de températures élevées associée à une fréquence d'alimentation importante permet aux jeunes *H. viridiflavus* de grandir plus vite. Une croissance rapide comporte deux avantages majeurs : elle permet d'atteindre la maturité sexuelle plus rapidement et de diminuer les risques de prédation qui sont plus importants chez les petits individus. De plus, il se produit un effet « en cascade » car la croissance des serpents est limitée par la taille des proies qu'ils peuvent ingérer (« gape limited predators » ; Mushinsky, 1987 ; Cundall & Greene, 2000). Un gain en taille corporelle donne accès à des proies de plus grande taille et plus diversifiées, ce qui facilite l'acquisition d'énergie et accélère la croissance. Ce gain dépend fortement des conditions environnementales, en particulier de la disponibilité trophique et de la qualité thermique de l'habitat. En effet, si la nourriture ou les sites de thermorégulation sont peu disponibles, *H. viridiflavus* devra investir plus dans les déplacements pour s'alimenter ou thermoréguler, ce qui sera beaucoup moins avantageux compte tenu de ses dépenses énergétiques et de la prise de risque engendrée.

Nous avons également montré que le degré d'exposition, associé à une prise de risque supérieure, était plus fort chez *H. viridiflavus* qui sélectionne activement les microhabitats ouverts avec des conditions favorables à sa thermorégulation. A l'inverse, *Z. longissimus* s'est montré plus généraliste car ses préférences thermiques basses lui permettent d'exploiter tous les microhabitats disponibles selon les fluctuations environnementales. L'une de nos prédictions était une survie inférieure chez *H. viridiflavus* en raison d'une prédation plus importante. Or, nous n'avons pas mis en évidence de différence entre les deux espèces. Les adaptations liées à une exposition importante développées par *H. viridiflavus* (vitesse de fuite, capacités de défense, vision, coloration disruptive) compensent probablement le risque de prédation. En revanche, *Z. longissimus* est certainement plus vulnérable lorsqu'il est exposé, ce qui expliquerait les faibles taux de survie observés lors des années plus fraiches.

1.2. D'autres composantes à considérer

1.2.1. La reproduction

Au cours de ce travail, nous n'avons pas étudié la reproduction mais cette composante essentielle mériterait des études supplémentaires car le degré d'investissement et les coûts de la reproduction dépendent certainement des adaptations thermiques. En effet, les différences de budget énergétique mesurées impliquent probablement des coûts de reproduction contrastés. Chez *H. viridiflavus*, la condition corporelle diminue fortement chez les mâles durant la période de reproduction car ils ne s'alimentent pratiquement pas (Bonnet & Naulleau, 1996). Malheureusement, ces mêmes données ne sont pas disponibles chez *Z. longissimus*. Il serait donc intéressant de comparer les coûts énergétiques de la reproduction car on peut prédire que l'anorexie des mâles durant la période d'accouplements implique une baisse de condition corporelle plus marquée chez *H. viridiflavus* vu son mode de vie plus actif et sa sélection de températures plus élevées. Il a également été montré chez cette espèce que le potentiel reproducteur des femelles (taille de ponte, fécondité) dépendait largement de la disponibilité trophique (Zuffi *et al.*, 2007). Les mesures réalisées à Chizé n'indiquent pas de différence dans les tailles de ponte (8.0 ± 0.7 œufs chez *Z. longissimus vs.* 9.0 ± 0.6 œufs chez *H. viridiflavus* ; ANCOVA avec la SVL en cofacteur, $F_{1, 286} = 1.19$, $P = 0.28$) ni dans la taille des œufs 35-43 mm chez *Z. longissimus vs.* 28-40 mm chez *H. viridiflavus* (Naulleau, 1984). Cependant, il est probable que le succès reproducteur global des femelles dépende plus des conditions énergétiques chez *H. viridiflavus*. Il est possible que les femelles *H. viridiflavus* augmentent leurs prises alimentaires pendant la formation des œufs, en dépit des contraintes locomotrices associées (Brown & Shine, 2004 ; Winne & Hopkins, 2006), pour subvenir à la demande énergétique de la vitellogénèse, qui s'ajoute aux contraintes de maintenance élevées (Shine, 1980 ; Blazquez, 1995 ; Brown & Weatherhead, 2000 ; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001c). Nos résultats ont montré que les femelles se déplaçaient moins que les mâles pendant la saison de reproduction chez *Z. longissimus* alors que la différence n'était pas significative chez *H. viridiflavus*. Des mesures réalisées à Chizé sur des serpents écrasés sur les routes (voir Bonnet *et al.*, 1999) ont montré que la quantité de corps gras était généralement supérieure

chez *H. viridiflavus*. Ce résultat *a priori* paradoxal, pourrait s'expliquer par le fait que, chez cette espèce, le stockage de réserves est nécessaire pour affronter des périodes (même brèves) de jeûne ou de faibles fréquences d'alimentation (reproduction ou diminution des ressources trophiques ; Bonnet & Naulleau, 1996), mais qui peuvent s'avérer très coûteuses étant donné les dépenses de maintenance (*cf.* A1). Les contraintes énergétiques dépendent des dépenses occasionnées, et pourraient être associées à des contrastes de stratégies de stockage de réserves corporelles, facilitées chez *H. viridiflavus* par une digestion rapide et une chasse particulièrement active. Nous avons également observé que la croissance était plus rapide chez *H. viridiflavus*, particulièrement quand les conditions trophiques étaient favorables. Dans la mesure où la taille de ponte dépend fortement de la taille de la femelle (Figure 2), une croissance rapide pourrait permettre une maturité sexuelle plus précoce et améliorer la fécondité. L'étude des stratégies individuelles d'allocation d'énergie dans la reproduction pourrait également apporter des informations puisque l'investissement peut fortement varier entre des femelles de conditions corporelles similaires.

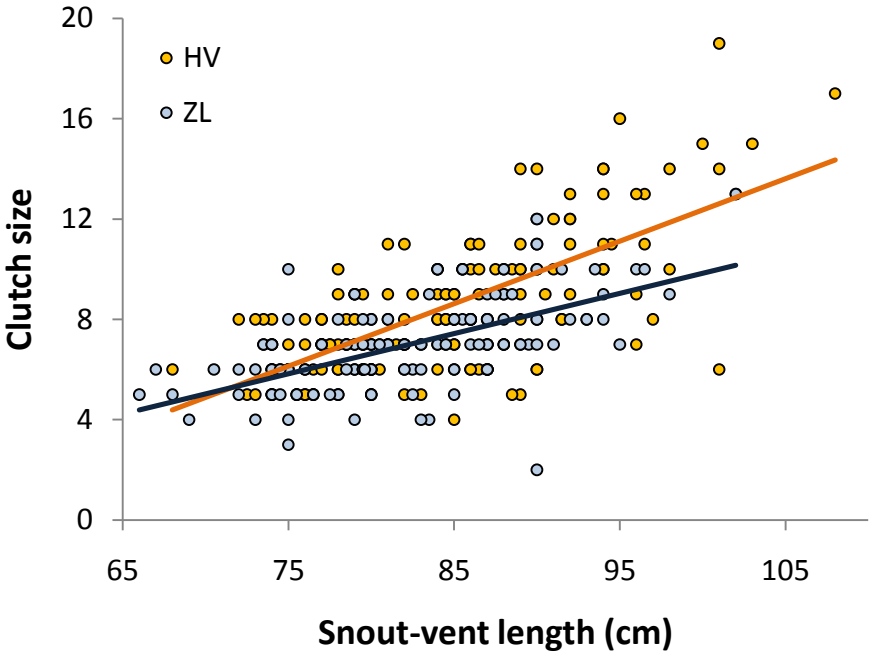


Figure 2. Relation entre la taille corporelle (SVL) et la taille de ponte chez la couleuvre verte et jaune (HV) et la couleuvre d'Esculape (ZL) à Chizé. Les droites représentent les régressions linéaires.

Relationship between body length and clutch size in European whip snake (HV) and Aesculapian snake (ZL) in Chizé. *Linear regressions: $y = 0.160\ x - 6.187$, adjusted $R^2 = 0.38$, df = 1, 128, $P < 0.0001$ for ZL; $y = 0.249\ x - 12.560$, adjusted $R^2 = 0.46$, df = 1, 152, $P < 0.0001$ for HV.*

D'autres questions restent à résoudre par rapport aux stratégies de reproduction. Il faudrait notamment s'intéresser à la fréquence de reproduction chez ces espèces qui pourrait également dépendre des contraintes thermiques et énergétiques. On peut émettre l'hypothèse que cette fréquence est plus variable chez *H. viridiflavus* et dépend fortement des conditions trophiques (par exemple, une reproduction annuelle quand les proies sont abondantes). Cependant, sa stratégie alimentaire généraliste lui permet probablement de trouver des proies secondaires en cas de faible abondance d'un certain type de proie. Chez *Z. longissimus*, elle pourrait être plus régulière car ses faibles besoins énergétiques le rendent plus efficace en conversion et moins dépendant des conditions trophiques. Son fort degré de spécialisation vers les micromammifères peut cependant accroître sa dépendance aux fluctuations. Enfin, le succès reproducteur global (LRS) va également dépendre de la survie des femelles qui détermine le nombre total d'épisodes reproducteurs. Nos résultats n'ont pas mis en évidence de différence de survie entre espèces, mais seulement une forte sensibilité climatique chez *Z. longissimus*. Cependant, la capturabilité particulièrement faible

chez les femelles a pu masquer des phénomènes et des études approfondies seraient requises pour confirmer ces résultats. Une autre composante essentielle n'a pas pu être étudiée : la survie juvénile. Associée au succès reproducteur des femelles, elle détermine le recrutement, paramètre indispensable à considérer pour évaluer les dynamiques de population. Malheureusement, les juvéniles ne sont pratiquement pas capturables et il est pour l'instant impossible d'estimer leur taux de survie. Seules quelques études en Australie ont porté sur la survie juvénile de serpents (Webb *et al.*, 2003 ; Webb & Whiting, 2005). La modélisation a également permis de montrer que, contrairement à l'idée admise, cette survie était relativement forte chez les jeunes serpents (~15% de moins que les adultes ; Pike *et al.*, 2008). Cependant, il parait difficile d'extrapoler ces résultats en raison de la forte dépendance de ce paramètre aux conditions locales (disponibilité trophique, pression de prédation, climat, etc.).

1.2.2. Les capacités d'activité

L'étude comparative des relations entre les stratégies thermiques et les capacités d'activité serait particulièrement intéressante chez *H. viridiflavus* et *Z. longissimus*. En effet, l'augmentation des capacités d'activité constitue l'un des bénéfices majeurs chez les espèces spécialistes de hautes températures (Hertz *et al.*, 1988 ; Huey & Kingsolver, 1989). Cette relation entre température et activité aurait joué un rôle important dans l'émergence de l'endothermie (« activity capacity model » ; Bennett *et al.*, 2000). En effet, pour les organismes endothermes, la capacité à soutenir une activité continue confère un avantage sélectif très important dans l'exploitation des ressources. Notre travail a montré que les facultés locomotrices et digestives étaient meilleures chez *H. viridiflavus*. Chez cette espèce, comme chez les autres « racers », il existe certainement des adaptations physiologiques associées à des hauts niveaux d'activité. Par exemple, le niveau d'hématocrite, paramètre sanguin correspondant au pourcentage relatif du volume des érythrocytes par rapport au volume total du sang et qui révèle les capacités à fixer l'oxygène dans le sang, peut varier en fonction des capacités d'activité. Des mesures réalisées chez 40 *H. viridiflavus* et 30 *Z. longissimus* (Brischoux & Bonnet, non publié) ont montré que l'hématocrite était supérieur chez *H. viridiflavus* (ANOVA ; $F_{1, 68} = 8.03$; $P = 0.006$; Figure 3).

Au niveau métabolique, nous pouvons prédire des adaptations à l'activité intense chez *H. viridiflavus*, par exemple, de meilleures capacités de récupération après l'effort. Ainsi, nous pourrions mesurer l'augmentation de la dépense métabolique lors de l'effort (VO_2max) et le temps nécessaire pour revenir au niveau basal. Il serait intéressant de vérifier si un compromis entre la vitesse et l'endurance s'observe chez ces espèces (Bennett *et al.*, 1984 ; Vanhooydonck *et al.*, 2001 ; Wilson *et al.*, 2002). En effet, les fibres musculaires qui interviennent dans les déplacements lents et rapides ont des configurations très différentes (Bennett *et al.*, 1984 ; Garland, 1988) et leur proportion relative varie probablement entre *H. viridiflavus* et *Z. longissimus*. Enfin, d'autres paramètres de composition corporelle comme la quantité de corps gras peuvent constituer de bons indicateurs des capacités de mobilisation énergétique. Comme nous l'avons vu précédemment, *H. viridiflavus* semble stocker plus de réserves lipidiques que *Z. longissimus*, ce qui lui permettraient d'assurer un niveau d'activité élevé durant des périodes de jeûne.

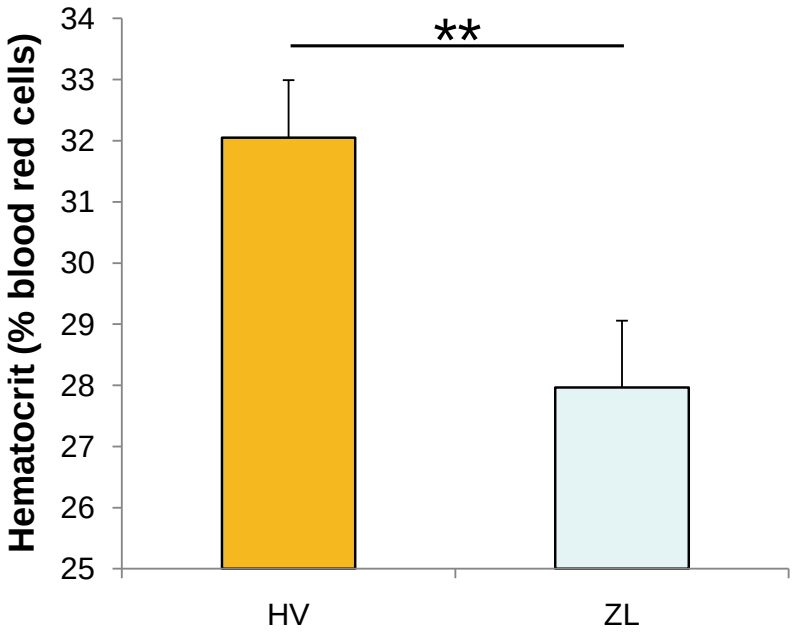


Figure 3. Niveau d'hématocrite sanguin chez la couleuvre verte et jaune (*H. viridiflavus* ; HV) et la couleuvre d'Esculape (*Z. longissimus* ; ZL).

Hematocrit level in European whip snake (*H. viridiflavus*; HV) and Aesculapian snake (*Z. longissimus*; ZL).

Source : Brischoux & Bonnet (non publié)

1.2.3. Limites de l'approche comparative à deux espèces

Si elle apporte des éléments de compréhension sur les mécanismes qui lient les adaptations physiologiques aux processus démographiques, notre approche comparative comporte une limite majeure : elle ne permet pas d'identifier les causes qui ont favorisé la mise en place de stratégies contrastées. Les pressions de sélection peuvent être de différentes natures. Les stratégies thermiques peuvent être développées en réponse aux facteurs climatiques, aux prédateurs ou à des compétiteurs. Dans notre situation, nous pouvons envisager que la baisse de préférences thermiques soit apparue chez *Z. longissimus* comme une adaptation aux températures contraignantes durant une période climatique froide et que cette caractéristique soit un héritage phylogénétique. Il est également possible que cette stratégie soit une réponse à la prédation. En effet, l'abaissement des préférences thermiques en milieu chaud permet de limiter l'exposition en exploitant des habitats fermés et ainsi diminuer le risque de prédation. Enfin, cette stratégie pourrait être une adaptation en réponse à des compétiteurs, notamment *H. viridiflavus*. La diminution des besoins thermiques, et par conséquent énergétiques, lui permettrait de minimiser l'impact d'une déplétion importante des proies par des compétiteurs, qu'il s'agisse d'autres serpents, de rapaces ou de mammifères carnivores (Capizzi & Luiselli, 1996).

Il est donc impossible de savoir si les stratégies décrites chez ces deux espèces ont émergé de manière indépendante ou bien en réponse l'une par rapport à l'autre. Indépendamment des aspects sélectifs et des inférences évolutives, leur coexistence s'en trouve facilitée. Si les deux espèces avaient des besoins aussi importants que *H. viridiflavus*, il est probable, vu leur degré de recouvrement alimentaire, que la compétition serait plus marquée. D'autres études comparatives au sein de populations sympatriques et allopatriques seraient requises pour évaluer l'importance des adaptations locales et mettre en évidence d'éventuels déplacements de caractères (préférences thermiques, sélection de l'habitat) des espèces en réponse de l'une par rapport à l'autre.

2. Stratégies thermiques et interactions biotiques

Le cadre théorique développé pour expliquer les adaptations thermiques (Huey & Slatkin, 1976 ; Huey & Hertz, 1984 ; Hertz *et al.*, 1993) s'est surtout focalisé sur la relation entre l'individu et la température environnementale. Le modèle d'optimalité de Huey & Slatkin (1976) conçu pour expliquer la thermorégulation des lézards comporte plusieurs limites. Tout d'abord, il s'est surtout concentré sur les aspects énergétiques. Ainsi, les coûts et bénéfices associés à la thermorégulation ont surtout été formulés en termes de dépense et d'acquisition d'énergie. Son application aux serpents peut alors être problématique car leurs budgets énergétiques sont très différents de ceux des lézards. Les serpents ont généralement des fréquences d'alimentation beaucoup plus faibles car ils consomment des proies de grande taille et à plus faible fréquence. L'implication des processus énergétiques peut donc être moins forte. En revanche, les serpents se caractérisent par une grande discrétion. Alors que la majorité des lézards se chauffent par héliothermie, de nombreux serpents ont un mode de vie discret et préfèrent la thigmothermie. Le degré d'exposition consenti pourrait donc être le point central à l'origine des stratégies thermiques chez les serpents.

Une autre limite du modèle est qu'il ne prend en compte les interactions biotiques que de manière secondaire. Pourtant, prédateurs et compétiteurs peuvent jouer un rôle capital dans l'évolution des stratégies thermiques.

2. 1. Effet de la compétition

La température est un paramètre physique de l'environnement qui peut être considéré comme une ressource (Magnuson *et al.*, 1979). Bien sûr, la température en soi n'est pas limitée ou limitante pour les ectothermes. Cependant, l'accès aux températures préférées pour chaque individu peut être limité dans l'espace et dans le temps par la présence de compétiteurs, par exemple pour accéder aux placettes d'insolation chez des espèces territoriales. Ainsi, des études ont montré que la qualité de la thermorégulation pouvait être liée à la présence de compétiteurs au niveau intraspécifique (Beitinger & Magnuson, 1975 ; Medvick *et al.*, 1981) et interspécifique (Melville, 2002 ; Downes &

Bauwens, 2002). De plus, la stratégie de thermorégulation peut déterminer le potentiel compétitif des individus en influençant la qualité des performances. En effet, les espèces thermophiles spécialistes des hautes températures se caractérisent par des niveaux élevés de performances et d'activité. Il est donc probable que ces espèces, en interaction avec des espèces aux préférences thermiques et aux performances plus réduites, soient avantagées. Dans notre situation, *H. viridiflavus* a certainement un potentiel compétitif plus élevé que *Z. longissimus* puisqu'il se déplace plus rapidement, a un spectre alimentaire plus large avec un fort degré de recouvrement sur *Z. longissimus* et une fréquence d'alimentation supérieure. Enfin, ajoutée à cette potentielle compétition par exploitation, il a un impact direct sur la survie de *Z. longissimus* par prédation.

2. 2. Effet de la prédation

Les prédateurs peuvent influencer la thermorégulation des ectothermes. Par exemple, les ectothermes aquatiques évitent les eaux thermiquement favorables s'ils détectent des indices de prédateurs (Lampert, 1989 ; Loose & Dawidowicz, 1994 ; Gerald & Spezzano, 2005). De même, les ectothermes terrestres passent moins de temps en exposition quand leur perception des risques de prédation augmente (Downes, 2001 ; Martín & López, 2001 ; Polo *et al.*, 2005 ; Herczeg *et al.*, 2008). Le risque de prédation a été pris en compte dans le modèle initial de Huey & Slatkin. Cependant, les capacités de réponse des prédateurs à l'évolution de l'espèce proie n'étaient pas prises en compte et ils étaient plutôt assimilés à un paramètre fixé et inerte. Des avancées théoriques récentes ont été réalisées en appliquant la théorie des jeux à l'évolution des adaptations thermiques (Mitchell & Angilletta, 2009). Ce nouveau modèle conceptuel tente de prédire les stratégies optimales en intégrant la réponse des proies et des prédateurs en interaction. Il postule que les proies choisissent leurs habitats en fonction des conditions thermiques et du risque de prédation alors que les prédateurs les choisissent en fonction de la densité de proies. Le résultat du modèle montre que les températures optimales pour les proies dépendent de l'efficacité des prédateurs. Dans une situation où les prédateurs sont peu efficaces, la sélection d'une gamme étroite de températures (spécialisation thermique) serait optimale car elle confère des bénéfices sur les performances sans un fort risque de prédation. En

revanche, si les prédateurs sont très efficaces, les bénéfices énergétiques deviennent moins importants que l'évitement des prédateurs. Les proies devraient donc sélectionner leurs habitats par rapport aux prédateurs, au détriment de leur qualité thermique. Une stratégie de type généraliste sera alors avantageuse. Ce modèle constitue une avancée sur le plan théorique. Malheureusement, il porte sur l'effet des prédateurs sur la sensibilité thermique des proies, mais pas sur leurs températures optimales ni sur le fait que des prédateurs pourraient favoriser la coexistence d'espèces aux stratégies contrastées. Cependant, d'autres modèles suggèrent que les interactions écologiques telles que la prédation pourraient engendrer de la spéciation sympatrique et générer l'apparition d'espèces aux adaptations thermiques contrastées en coexistence (Doebeli & Dieckmann, 2000 ; Mitchell, 2000 ; Doebeli & Dieckmann, 2003).

Dans notre situation, *H. viridiflavus* et *Z. longissimus* illustrent deux réponses différentes aux prédateurs. Chez le premier, le degré d'exposition est important mais il est compensé par des performances élevées (capacités de détection, vitesse de fuite, morphologie) alors que chez le second, le degré d'exposition est minimisé au détriment des performances. Nous ne pouvons pas affirmer que ces stratégies ont évolué sous la pression de la prédation (voir paragraphe 1.2.3.) mais il semble probable que la vie cachée soit un caractère ancestral et un élément structurant de l'écologie des serpents puisque la grande majorité des espèces sont caractérisées par une grande discrétion (espèces fouisseuses, stratégies de camouflage, etc.).

3. Stratégies thermiques et sensibilité aux perturbations environnementales

3. 1. Dégradation de l'habitat

Les dégradations de l'habitat peuvent affecter la quantité et la qualité des ressources disponibles, notamment les refuges et la nourriture. Chez les reptiles, les refuges sont utilisés à la fois pour leurs propriétés thermiques afin d'éviter des températures défavorables (Melville & Schulte, 2001 ; Kerr *et al.*, 2003), mais également pour éviter les prédateurs (Cooper, 1998 ; Martín & López, 1999 ; Downes, 2001). La réduction du nombre d'abris disponibles peut avoir des conséquences importantes sur les populations (Shine *et al.*, 1998 ; Webb & Shine, 2000). Notre travail a révélé que *Z. longissimus* avait besoin de couvert végétal, notamment en été, pour effectuer des déplacements sans s'exposer de manière trop importante aux prédateurs. Chez cette espèce adaptée à une vie cachée, les dégradations de la structure de l'habitat comme la disparition de bois et bosquets devraient donc s'avérer particulièrement néfastes car elle possède de faibles capacités de dispersion en milieu ouvert et ses déplacements en milieu fragmenté pourraient être beaucoup plus risqués. En revanche, *H. viridiflavus* devrait être sensible à la fermeture des milieux car ses préférences thermiques ne lui permettent pas d'exploiter les habitats forestiers, excepté de façon ponctuelle. Dans le cas de notre site d'étude, le milieu va fortement évoluer puisque le statut de Réserve Biologique Intégrale implique un arrêt de la gestion forestière donc une fermeture progressive des milieux ouverts où sont suivies les populations. Il sera donc judicieux de suivre l'évolution des populations ainsi que des paramètres individuels (thermorégulation, écologie spatiale) dans le futur. Nos résultats suggèrent déjà que cette fermeture sera nettement plus défavorable à *H. viridiflavus* qu'à *Z. longissimus*.

La disponibilité en nourriture peut aussi être influencée par les dégradations de l'habitat. Chez les serpents, la diminution des ressources trophiques affecte généralement moins les populations car leurs besoins énergétiques sont bas et ils peuvent se maintenir dans des milieux relativement pauvres (Greene, 2001 ; Luiselli, 2006b). Néanmoins, nous avons montré que la croissance et les déplacements pouvaient fortement varier chez *H. viridiflavus* entre un site de prairie caractérisé par une forte disponibilité en proies et des

sites forestiers moins riches. Il est probable que cette espèce qui a des besoins énergétiques importants soit favorisée dans des milieux aux ressources trophiques élevées. Cependant, elle peut se maintenir dans des milieux pauvres en micromammifères en développant des adaptations locales. Par exemple, dans certaines populations vivant sur des îles italiennes, les couleuvres se nourrissant exclusivement de lézards, atteignent des tailles beaucoup plus faibles que sur le continent car des besoins énergétiques de maintenance plus bas associés à une petite taille sont favorisés si les ressources sont limitées (Zuffi, 2001 ; Zuffi *et al.*, 2007).

En conclusion, le contraste d'exigences écologiques mis en évidence entre *H. viridiflavus* et *Z. longissimus* confirme la nécessité d'entretenir une forte hétérogénéité spatiale dans les habitats en maintenant un gradient structurel de prairies, de haies, de différents stades de régénération forestière et de forêt mâture. Cette hétérogénéité, en favorisant une large diversité de proies aux besoins écologiques variés (micromammifères, lézards ou passereaux) et en facilitant leur thermorégulation, devrait favoriser leur coexistence.

3. 2. Changement climatique

Les effets du réchauffement climatique sur les aires de distribution et les risques d'extinction ont été décrits chez de nombreuses espèces animales (Pounds *et al.*, 1999 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Thomas *et al.*, 2004). Pour pouvoir prédire comment les espèces vont réagir aux perturbations, il est nécessaire de prendre en compte leurs spécificités écophysiologiques, notamment chez les ectothermes qui dépendent directement de la température environnementale et sont donc particulièrement sensibles aux changements climatiques (Helmuth *et al.*, 2005). A l'échelle globale, les modèles prédisent que le réchauffement aura un impact négatif sur les espèces tropicales qui ont généralement des gammes de tolérance réduites alors qu'il pourrait être favorable aux espèces de milieux tempérés (Deutsch *et al.*, 2008 ; Kearney *et al.*, 2009 ; Figure 4). En effet, sous les hautes latitudes, les ectothermes terrestres sont contraints par les conditions climatiques. Un réchauffement pourrait donc leur être bénéfique en augmentant la période d'activité et en diminuant les contraintes liées à la thermorégulation. Pourtant, les réponses peuvent varier fortement en fonction de leur stratégie thermique. De plus, les perturbations

climatiques affectent également les interactions interspécifiques (Porter *et al.*, 2000 ; Pounds *et al.*, 2006), ce qui peut complexifier les processus.

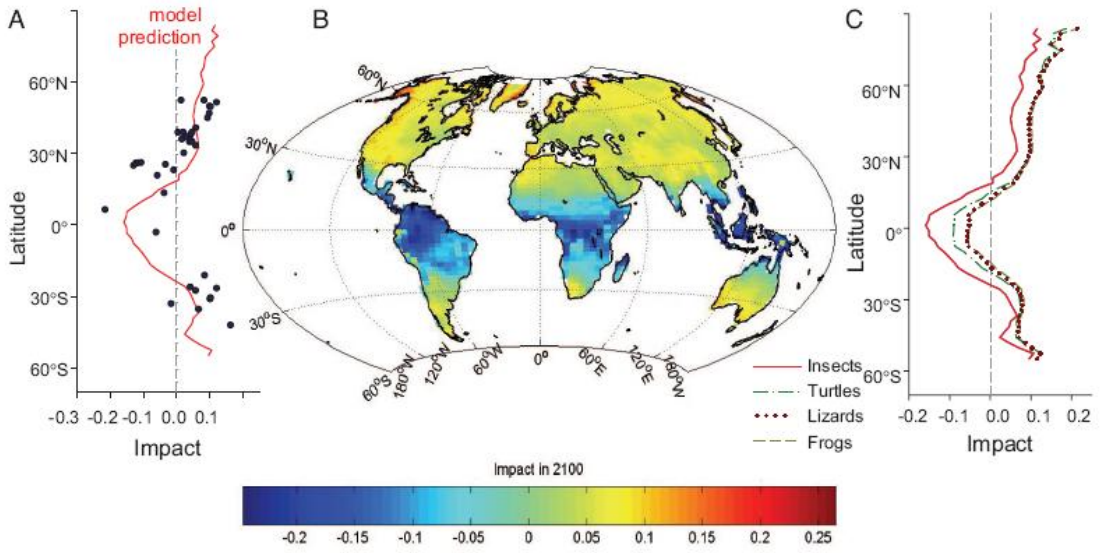


Figure 4. Prédiction de l'impact du réchauffement climatique sur les performances des ectothermes en 2100. (A) Impact en fonction de la latitude chez les insectes en appliquant les courbes de performance aux taux d'accroissement des populations mesurés pour chaque espèce (cercles noirs) et pour le modèle global (courbe rouge) pour lequel les courbes de performances à chaque localité sont interpolées à partir des relations empiriques entre saisonnalité, tolérance au réchauffement et gamme de préférences thermiques. (B) Résultats du modèle global pour les insectes pour lesquels les données de performance sont les plus complètes et (C) en fonction de la latitude pour plusieurs groupes d'ectothermes terrestres (insectes, tortues, lézards et grenouilles) pour lesquels les tolérances au réchauffement sont disponibles. Le modèle prédit que les effets du réchauffement climatique seront particulièrement néfastes pour les ectothermes tropicaux mais bénéfiques pour les ectothermes des hautes latitudes.

Predicted impact of warming on the thermal performance of ectotherms in 2100. *(A) Impact versus latitude for insects using thermal performance curves fit to intrinsic population growth rates measured for each species (black circles) and for a global model (red line) in which performance curves at each location are interpolated from empirical linear relationships between seasonality and both warming tolerance and thermal safety margin. (B and C) Results from the simplified conceptual model are shown globally for insects (B) for which performance data are most complete, and versus latitude for three additional taxa of terrestrial ectotherms: frogs and toads, lizards, and turtles (C), for which only warming tolerance was available. On the basis of patterns in warming tolerance, climate change is predicted to be most deleterious for tropical representatives of all four taxonomic groups. Performance is predicted to increase in mid- and high-latitudes because of the thermal safety margins observed there for insects, and provisionally attributed to other taxa.*

Source : Deutsch *et al.,* 2008

Notre travail a montré que la survie était meilleure chez *Z. longissimus* durant les années chaudes. Ce résultat suggère que le réchauffement serait favorable à cette espèce puisqu'il va permettre de réduire l'exposition pour la thermorégulation. Pourtant, des effets négatifs peuvent intervenir en cas d'augmentation importante des températures. En effet, ses préférences thermiques relativement basses pourraient la contraindre à rester inactive

dans un refuge pour éviter des températures excessives. La structure de l'habitat est donc essentielle à considérer car cet effet sera particulièrement fort si le milieu n'offre pas d'habitats plus frais, comme la forêt, pouvant servir de refuge thermique où l'activité peut être maintenue. Le réchauffement pourrait également favoriser *H. viridiflavus* en diminuant le temps nécessaire à la thermorégulation et en lui donnant accès à une plus grande gamme d'habitats. D'ailleurs cette espèce semble déjà répondre aux changements climatiques puisque son aire de répartition progresse vers le Nord (Naulleau, 2003). La composante énergétique reste bien sûr essentielle à étudier, en considérant notamment la disponibilité trophique. Le réchauffement global des températures peut modifier profondément les budgets énergétiques des espèces (Kearney & Porter, 2004). Pendant la phase diurne, les serpents peuvent éviter les températures trop élevées en sélectionnant des microhabitats plus frais, mais en phase nocturne ils sont contraints à la thermoconformité par les températures de leur abri. Les conditions thermiques de leur refuge nocturne vont alors déterminer la dépense énergétique. Une augmentation de quelques degrés peut augmenter significativement le métabolisme, ce qui peut être favorable si l'animal est en digestion, comme nous l'avons observé (article A3). Mais si l'animal n'a pas mangé, la meilleure stratégie consiste à économiser son énergie en sélectionnant un refuge frais. Chez *Z. longissimus* qui a évolué vers des préférences thermiques basses lui permettant d'économiser l'énergie, l'augmentation des températures de refuges pourrait donc être plus défavorable que chez *H. viridiflavus* qui se nourrit fréquemment et va pouvoir augmenter son efficacité de digestion. Enfin, il est intéressant de considérer les effets potentiels du climat sur la coexistence de ces deux espèces. Le réchauffement pourrait augmenter le recouvrement de leurs niches respectives. En effet, si la température globale augmente, *H. viridiflavus* pourrait exploiter les milieux fermés (sous-bois frais) qui lui sont normalement défavorables. Comme les interactions entre les deux espèces sont négatives pour *Z. longissimus*, cette espèce pourrait donc être désavantagée. Une étude menée sur deux espèces de lézards a prédit les mêmes effets (Huey *et al.*, 2009 ; Figure 5).

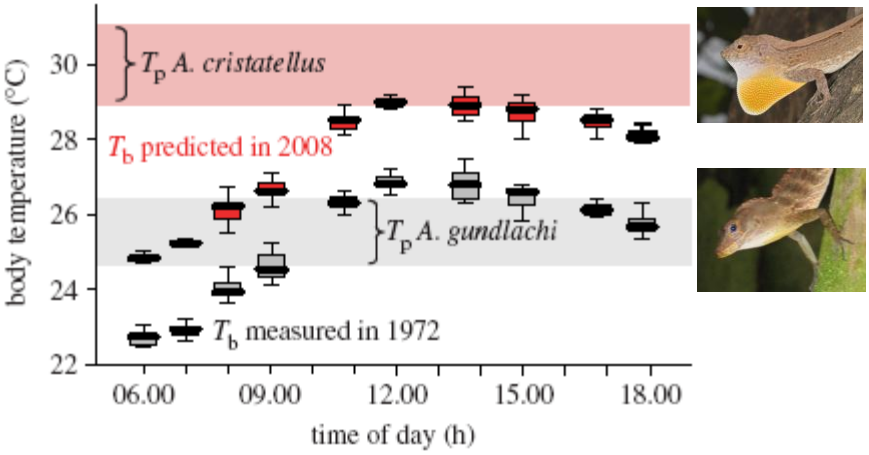


Figure 5. Prédiction de l'impact du réchauffement climatique récent sur des lézards en forêt tropicale. Le réchauffement du climat entre 1972 et 2008 à El Verde (Porto-Rico) risque de rendre les habitats forestiers moins favorables aux espèces forestières mais plus favorables aux espèces d'habitats ouverts. Les températures corporelles T_b de l'espèce forestière (*Anolis gundlachi*) en juillet 1972 représentées par les boites à moustaches grises correspondent à ses températures préférées T_p (rectangle gris). En 2008, une augmentation de 2,1°C à El Verde a dû élever la T_b prédite des lézards en forêt (boites à moustaches rouges). Ces T_b sont beaucoup plus élevées que les préférences de *A. gundlachi* mais plus proches de celles de *A. cristatellus* (rectangle rouge) qui ne fréquentait que les habitats ouverts en 1972. Si le réchauffement se prolonge, *A. cristatellus* pourrait remplacer *A. gundlachi* en forêt.

Predicted impact of recent climate warming on a tropical forest lizard. *Observed climate warming between 1972 and 2008 is likely to make forest habitats (El Verde, Puerto Rico) less suitable in summer for resident forest species but more suitable for an open-habitat species. T_bs of the forest species (*Anolis gundlachi*) in July 1972 are shown in grey boxes, and most T_bs were close to the preferred temperatures range T_p of this species (lower shaded grey rectangle). By 2008, observed warming of 2.1°C at El Verde should have elevated predicted T_b of lizards in the forest (red boxes). These predicted T_b are much higher than those preferred by* A. gundlachi*, but should now be close to the preferred temperatures (upper shaded red rectangle) of* A. cristatellus*, which was restricted to open habitats in 1972. If warming continues,* A. cristatellus *could displace* A. gundlachi*.*

Source : Huey *et al.*, 2009

La prédiction des effets des changements climatiques sur les ectothermes demeure complexe car les réponses observées dépendent à la fois des stratégies thermiques, des relations interspécifiques et de l'environnement. Toutefois, elles présentent un intérêt majeur pour leur conservation et les études à long-terme des populations restent indispensables pour améliorer le degré de compréhension et la fiabilité des prédictions face à ce phénomène (Lepetz *et al.*, 2009).

4. Stratégies thermiques et biogéographie

4.1. Cadre général

La distribution des ectothermes est le résultat de la combinaison entre les facteurs environnementaux, leurs exigences physiologiques (Pörtner, 2002) et les interactions interspécifiques (Costa *et al.*, 2008). Le développement récent des systèmes d'information géographique (SIG) a permis de créer des modèles pour tenter d'expliquer la distribution de certaines espèces en fonction des variables climatiques en prenant en compte des paramètres physiologiques et écologiques tels que leurs préférences thermiques, leurs besoins énergétiques et hydriques ou leurs degré d'activité (Kearney & Porter, 2004 ; Buckley, 2008 ; Costa *et al.*, 2008 ; Figure 6). Ces modèles peuvent permettre de prédire les effets potentiels des changements climatiques sur les aires de distribution (Kearney & Porter, 2004 ; Buckley, 2008) ou de quantifier l'influence de facteurs alternatifs au climat comme la compétition entre espèces sur la biogéographie (Costa *et al.*, 2008).

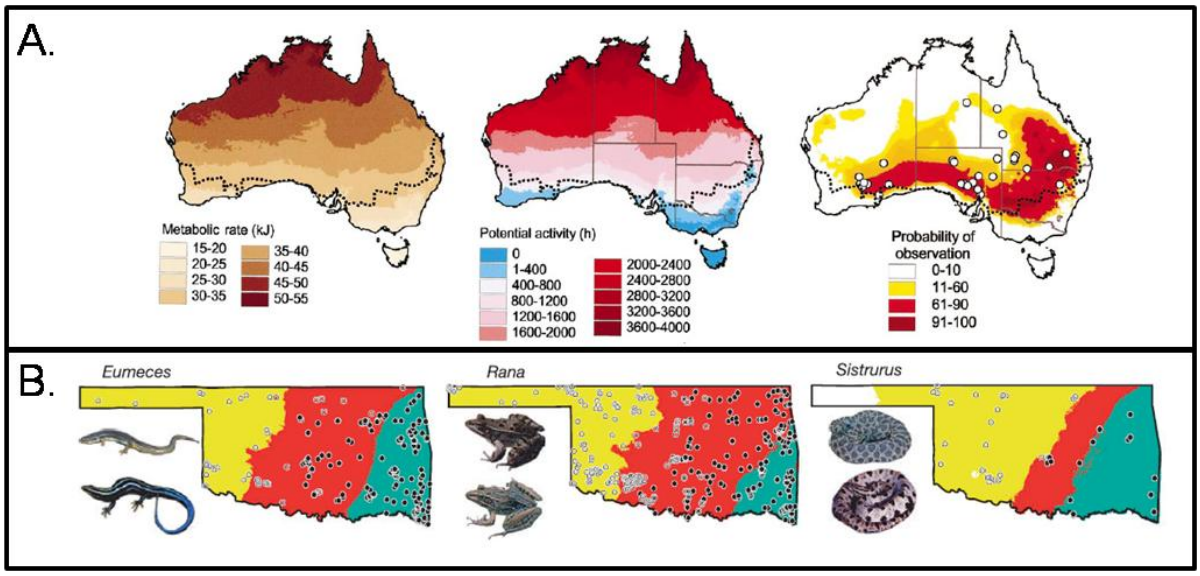


Figure 6. Deux exemples de modélisation d'aires de répartition d'ectothermes terrestres intégrant les exigences écophysiologiques des espèces. (A) Probabilité d'observation d'un lézard Australien (*Heteronotia binoei*). Seuls le taux métabolique et les durées d'activité potentielles sont illustrés. (B) Modélisation de niche pour trois couples d'espèces en Oklahoma (USA). Pour chaque couple, l'espèce représentée au dessus se distribue à l'Ouest de l'état (en rouge sur la carte) et celle au dessous à l'Est (en vert). Les points représentent les localisations connues pour chaque espèce. La zone en rouge représente la zone de sympatrie prédite par les modèles.

Examples of distribution modelling in terrestrial ectotherms based on ecophysiological requirements of species. *(A) Probabilities of observation of an Australian lizard (*Heteronotia binoei*). Only metabolic rate and potential activity duration are represented here. (B) Niche-modelling maps for three species pairs in Oklahoma (USA). For each species pair, open circles on each map represent known localities for the species generally restricted to the western part of the state, whereas closed circles represent localities for the eastern species. Yellow represents the predicted distribution of the western species, green represents the predicted distribution of the eastern species, and red is the predicted overlap zone based on the models. Photographs next to each map correspond to the western species (above) and the eastern species (below).*

Sources : Kearney & Porter 2004 ; Costa *et al.,* 2008

4.2. Le contexte des colubridés européens

Nos résultats soulèvent des questions sur la distribution des serpents et révèlent notamment la nécessité de prendre en compte les stratégies d'exposition et l'énergétique dans les modèles de niches. En effet, le fait que *H. viridiflavus* et *Z. longissimus* possèdent des aires de distribution très similaires peut sembler paradoxal si l'on ne considère que leurs exigences thermiques. Chez *Z. longissimus*, on pourrait prédire une distribution beaucoup plus nordique puisque l'espèce est active à environ 5°C de moins que *H. viridiflavus*. Nos résultats sur la stratégie d'exposition nous indiquent cependant que l'on ne doit pas raisonner en termes de températures maximales disponibles, mais bien de conditions

thermiques sous couvert végétal. La survie diminue fortement les années froides chez *Z. longissimus*, ce qui expliquerait qu'elle ne remonte pas plus vers le Nord, contrairement à des espèces clairement héliophiles (*Vipera berus*, *Natrix natrix*).

Les besoins énergétiques pourraient également expliquer la répartition de certaines espèces par des mécanismes de compétition. Il est probable que des espèces très actives et thermophiles comme *H. viridiflavus* aient un faible potentiel de coexistence par rapport à des espèces aux besoins plus réduits comme *Z. longissimus*. Il serait donc très intéressant de mesurer ces paramètres chez les espèces européennes pour vérifier leur pouvoir explicatif sur les distributions observées. En effet, certaines observations sont cohérentes avec ces prédictions. Par exemple, en Europe de l'Ouest, on observe que l'aire de répartition de *H. viridiflavus* est presque parfaitement exclusive de celle de la couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*) qui est également un colubridé de grande taille (> 150 cm), thermophile et très actif (Blazquez, 1995) avec un régime alimentaire similaire (Figure 7). Pourtant, les conditions climatiques ne diffèrent vraisemblablement pas assez fortement entre la péninsule ibérique, la Corse et l'Italie pour expliquer entièrement cette exclusion. Des processus de compétition seraient donc à envisager. A l'Est de l'Europe, *H. viridiflavus* est remplacée par une espèce sœur, *H. gemonensis*. Chez cette espèce très proche de *H. viridiflavus* qui coexiste avec *M. monspessulanus* (Figure 7), il est intéressant de constater que sa taille est très inférieure (< 1 m), ce qui pourrait être lié à une réduction des ressources disponibles par déplétion de *M. monspessulanus*. Bien sûr, des études dans des populations en allopatrie et en sympatrie seraient nécessaires pour évaluer l'influence de la compétition sur les différences observées et tester l'existence de déplacements de niches (Melville, 2002).

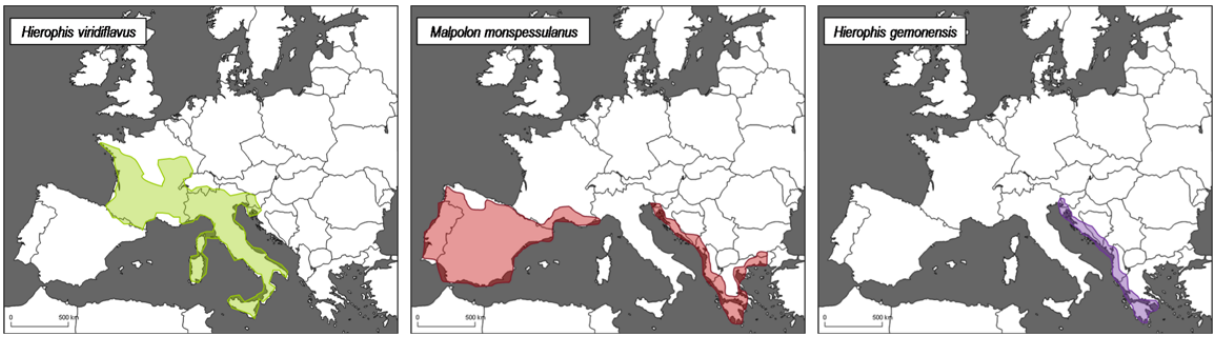


Figure 7. Aires de répartition de trois colubridés Européens en situation potentielle de compétition. Il est à noter l'exclusion dans les distributions de la couleuvre verte et jaune (*H. viridiflavus*) et de la couleuvre de Montpellier (*M. monspessulanus*).

Distribution maps of three European colubrids with potential competition pressure. *Note that European whip snake (*H. viridiflavus*) and Montpellier snake (*M. monspessulanus*) show nearly exclusive distributions.*

Source : Atlas of amphibians and reptiles in Europe; MNHN, SPN & SEH.

5. Conclusion générale

Ce travail comparatif apporte des éléments de compréhension sur les adaptations thermiques chez les serpents en soulignant l'importance de la prise en compte des stratégies d'exposition pour améliorer l'approche traditionnelle du modèle d'optimalité (Huey & Slatkin, 1976). Notre approche multi-niveaux a permis de révéler le contraste fondamental de stratégies thermiques et énergétiques entre *H. viridiflavus* et *Z. longissimus* en liant adaptations physiologiques et démographie. Cette étude sur deux espèces comporte clairement des limites dans l'explication évolutive du contexte observé. Il parait essentiel d'élargir cette étude à d'autres espèces. De manière générale, une amélioration de la connaissance des exigences physiologiques et écologiques des ectothermes apparait aujourd'hui indispensable pour comprendre et prédire leur sensibilité aux perturbations environnementales.

Références bibliographiques

Adolph SC (1990). Influence of Behavioral Thermoregulation on Microhabitat Use by Two *Sceloporus* Lizards. *Ecology* **71**, 315-327.

Aldridge RD & Brown WS (1995). Male reproductive cycle, age at maturity, and cost of reproduction in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). *Journal of Herpetology* **29**, 399-407.

Anderson RA & Karasov WH (1981). Contrasts in Energy-Intake and Expenditure in Sit-and-Wait and Widely Foraging Lizards. *Oecologia* **49**, 67-72.

Angilletta MJ, Bennett AF, Guderley H, Navas CA, Seebacher F, & Wilson RS (2006). Coadaptation: A unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology* **79**, 282-294.

Angilletta MJ, Niewiarowski PH, & Navas CA (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* **27**, 249-268.

Arida EA & Bull CM (2008). Optimising the design of artificial refuges for the Australian skink, *Egernia stokesii*. *Applied Herpetology* **5**, 161-172.

Armsworth PR & Roughgarden JE (2005). The impact of directed versus random movement on population dynamics and biodiversity patterns. *American Naturalist* **165**, 449-465.

Arnold SJ & Bennett AF (1984). Behavioral variation in natural populations. III. antipredator displays in the garter snake *Thamanophis radix*. *Animal Behaviour* **32**, 1108-1138.

Ayers DY & Shine R (1997). Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Functional Ecology* **11**, 342-347.

Baird OE & Krueger CC (2003). Behavioral thermoregulation of brook and rainbow trout: Comparison of summer habitat use in an Adirondack River, New York. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 1194-1206.

Bakaloudis DE, Vlachos CG, & Holloway GJ (1998). Habitat use by short-toed eagles *Circaetus gallicus* and their reptilian prey during the breeding season in Dadia Forest (north-eastern Greece). *Journal of Applied Ecology* **35**, 821-828.

Bakken GS (1992). Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* **32**, 194-216.

Bakken GS & Gates DM (1975). Heat-transfer analysis of animals: some implications for field ecology, physiology, and evolution. In *Perspectives in Biophysical Ecology*, eds. Gates DM & Schmerl RB, pp. 255-290. Springer-Verlag, Berlin.

Bartholomew GA (1982). Physiological control of body temperature. In *Biology of the Reptilia*, eds. Gans C & Pough FH, pp. 167-212. Academic Press.

Bauwens D, Castilla AM, & Mouton PLN (1999). Field body temperatures, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). *Journal of Zoology* **249**, 11-18.

Bauwens D, Garland TJr, Castilla AM, & Van Damme R (1995). Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution* **49**, 848-863.

Bauwens D, Hertz PE, & Castilla AM (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: The relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* **77**, 1818-1830.

Bedford GS & Christian KA (1998). Standard metabolic rate and preferred body temperatures in some Australian pythons. *Australian Journal of Zoology* **46**, 317-328.

Beitinger TL & Fitzpatrick LC (1979). Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *American Zoologist* **19**, 319-329.

Beitinger TL & Magnuson JJ (1975). Influence of social rank and size on thermoselection behavior of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 2133-2136.

Belliure J, Carrascal LM, & Diaz JA (1996). Covariation of Thermal Biology and Foraging Mode in Two Mediterranean Lacertid Lizards. *Ecology* **77**, 1163-1173.

Ben Ezra E, Bulté G, & Blouin-Demers G (2008). Are locomotor performances coadapted to preferred basking temperature in the Northern Map Turtle (*Graptemys geographica*)? *Journal of Herpetology* **42**, 322-331.

Bennett AF (1980). The thermal dependence of lizard behavior. *Animal Behaviour* **28**, 752-762.

Bennett AF (1990). Thermal dependence of locomotor capacity. *American Journal of Physiology* **250**, 253-258.

Bennett AF, Hicks JW, & Cullum AJ (2000). An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy. *Evolution* **54**, 1768-1773.

Bennett AF, Huey RB, & John-Adler H (1984). Physiological correlates of natural activity and locomotor capacity in two species of lacertid lizards. *Journal of Comparative Physiology* **154**, 113-118.

Bicego KC, Barros RCH, & Branco LGS (2007). Physiology of temperature regulation: Comparative aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology* **147**, 616-639.

Bishop JA & Armbruster WS (1999). Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology* **13**, 711-724.

Blazquez MC (1995). Body temperature, activity patterns and movements by gravid and nongravid females of *Malpolon monspessulanus*. *Journal of Herpetology* **29**, 264-266.

Blouin-Demers G, Bjorgan LPG, & Weatherhead PJ (2007). Changes in habitat use and movement patterns with body size in black ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Herpetologica* **63**, 421-429.

Blouin-Demers G & Nadeau P (2005). The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behaviour. *Ecology* **86**, 560-566.

Blouin-Demers G & Weatherhead PJ (2001a). An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology* **70**, 1006-1013.

Blouin-Demers G & Weatherhead PJ (2001b). Habitat use by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) in fragmented forests. *Ecology* **82**, 2882-2896.

Blouin-Demers G & Weatherhead PJ (2001c). Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* **82**, 3025-3043.

Blouin-Demers G & Weatherhead PJ (2002a). Habitat-specific behavioral thermoregulation by black rat snake (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos* **97**, 59-68.

Blouin-Demers G & Weatherhead PJ (2002b). Implications of movement patterns for gene flow in black rat snakes (*Elaphe obsoleta*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **80**, 1162-1172.

Blouin-Demers G & Weatherhead PJ (2008). Habitat Use is linked to Components of Fitness through the Temperature-Dependence of Performance in Ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Israel Journal of Ecology & Evolution* **54**, 361-372.

Blouin-Demers G, Weatherhead PJ, & McCracken HA (2003). A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *Journal of Thermal Biology* **28**, 331-340.

Bonnet X, Brischoux F, Pearson D, & Rivalan P (2009). Beach rock as a keystone habitat for amphibious sea snakes. *Environmental Conservation* **36**, 62-70.

Bonnet X & Naulleau G (1996). Are body reserves important for reproduction in male dark green snakes (Colubridae: *Coluber viridiflavus*) ? *Herpetologica* **52**, 137-146.

Bonnet X, Naulleau G, & Shine R (1999). The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation* **89**, 39-50.

Bonnet X, Pearson DJ, Ladyman M, Lourdais O, & Bradshaw SD (2002). 'Heaven' for serpents? A mark-recapture study of tiger snakes (*Notechis scutatus*) on Carnac Island, Western Australia. *Austral Ecology* **27**, 442-450.

Bonnet X, Shine R, Naulleau G, & Vacher-Vallas M (1998). Sexual dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 179-183.

Bowler DE & Benton TG (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80**, 205-225.

Bradshaw AD (1987). Functional ecology = Comparative ecology? *Functional Ecology* **1**, 71.

Brattstrom BH (1979). Amphibian temperature regulation studies in the field and laboratory. *American Zoologist* **19**, 345-356.

Brodie ED & Russel NH (1999). The consistency of individual differences in behaviour: temperature effects on antipredators behaviour in garter snakes. *Animal Behaviour* **57**, 445-451.

Brown GP & Shine R (2004). Effects of reproduction on the antipredator tactics of snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**, 257-262.

Brown GP, Shine R, & Madsen T (2005). Spatial ecology of slatey-grey snakes (*Stegonotus cucullatus*, Colubridae) on a tropical Australian floodplain. *Journal of Tropical Ecology* **21**, 605-612.

Brown GP & Weatherhead PJ (2000). Thermal ecology and sexual size dimorphism in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Ecological Monographs* **70**, 311-330.

Bryant SR, Thomas CD, & Bale JS (2000). Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia* **122**, 1-10.

Buckland ST, Burnham KP, & Augustin NH (1997). Model selection: An integral part of inference. *Biometrics* **53**, 603-618.

Buckley LB (2008). Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *American Naturalist* **171**, 1-19.

Bulté G & Blouin-Demers G (2006). Cautionary notes on the descriptive analysis of performance curves in reptiles. *Journal of Thermal Biology* **31**, 287-291.

Burbrink FT & Lawson R (2007). How and when did Old World ratsnakes disperse into the New World? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **43**, 173-189.

Burnham KP & Anderson DR (2002). *Model selection and multimodel inference*, Springer. New York.

Butler H, Malone B, & Clemann N (2005). The effects of translocation on the spatial ecology of tiger snakes (*Notechis scutatus*) in a suburban landscape. *Wildlife Research* **32**, 165-171.

Capizzi D, Capula M, Rugiero L, & Luiselli L (2008). Dietary patterns of two sympatric Mediterranean snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) along a gradient of habitat alteration. *Herpetological Journal* **18**, 141-146.

Capizzi D & Luiselli L (1996). Feeding relationships and competitive interactions between phylogenetically unrelated predators (owls and snakes). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **17**, 265-284.

Capizzi D, Luiselli L, Capula M, & Rugiero L (1995). Feeding habits of a mediterranean community of snakes in relation to prey availability. *Revue d'Ecologie-la Terre et la Vie* **50**, 353-363.

Capula M & Luiselli L (2002). Feeding strategies of *Elaphe longissima* from contrasting Mediterranean habitats in central Italy. *Italian Journal of Zoology* **69**, 153-156.

Carfagno GLF & Weatherhead PJ (2006). Intraspecific and interspecific variation in use of forest-edge habitat by snakes. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **84**, 1440-1452.

Carfagno GLF & Weatherhead PJ (2008). Energetics and space use: intraspecific and interspecific comparisons of movements and home ranges of two Colubrid snakes. *Journal of Animal Ecology* **77**, 416-424.

Carrière Y & Boivin G (1997). Evolution of thermal sensitivity of parasitization capacity in egg parasitoids. *Evolution* **51**, 2028-2032.

Chamaillé-Jammes S, Massot M, Aragon P, & Clobert J (2006). Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology* **12**, 392-402.

Chapman MG & Underwood AJ (1999). Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology-Progress Series* **180**, 257-265.

Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM, & Pradel R (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-Recapture data. *Ecography* **32**, 1071-1074.

Christ A, Ver Hoef J, & Zimmerman DL (2008). An animal movement model incorporating home range and habitat selection. *Environmental and Ecological Statistics* **15**, 27-38.

Christian KA & Waldschmidt S (1984). The Relationship Between Lizard Home Range and Body Size - A Reanalysis of the Data. *Herpetologica* **40**, 68-75.

Christian KA & Weavers BW (1996). Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs* **66**, 139-167.

Ciofi C & Chelazzi G (1994). Analysis of homing pattern in the colubrid snake *Coluber viridiflavus*. *Journal of Herpetology* **28**, 477-484.

Clarke KR (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117-143.

Clusella-Trullas S, Terblanche JS, Blackburn TM, & Chown SL (2008). Testing the thermal melanism hypothesis: a macrophysiological approach. *Functional Ecology* **22**, 232-238.

Coelho JR (2001). Behavioral and physiological thermoregulation in male cicada killers (*Sphecius speciosus*) during territorial behavior. *Journal of Thermal Biology* **26**, 109-116.

Cooper WE (1998). Risk factors and emergence from refuge in the lizard *Eumeces laticeps*. *Behaviour* **135**, 1065-1076.

Cooper WE, van Wyk JH, & Mouton PLN (1999). Incompletely protective refuges: Selection and associated defences by a lizard, *Cordylus cordylus* (Squamata: Cordylidae). *Ethology* **105**, 687-700.

Cooper WE & Wilson DS (2008). Thermal Cost of Refuge Use Affects Refuge Entry and Hiding Time by Striped Plateau Lizards *Sceloporus Virgatus*. *Herpetologica* **64**, 406-412.

Costa GC, Wolfe C, Shepard DB, Caldwell JP, & Vitt LJ (2008). Detecting the influence of climatic variables on species distributions: a test using GIS niche-based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography* **35**, 637-646.

Cowles RB & Bogert CM (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **83**, 265-296.

Cundall D & Greene HW (2000). Feeding in snakes. In *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*, ed. Schwenk K, pp. 293-333. Academic Press, San Diego.

Daly BG, Dickman CR, & Crowther MS (2008). Causes of habitat divergence in two species of agamid lizards in arid central Australia. *Ecology* **89**, 65-76.

Danks HV (2004). Seasonal adaptations in arctic insects. *Integrative and Comparative Biology* **44**, 85-94.

Davis JR, Taylor EN, & DeNardo DF (2008). An automated temperature-based option for estimating surface activity and refuge use patterns in free-ranging animals. *Journal of Arid Environments* **72**, 1414-1422.

Dawson WR (1975). On the physiological significance of the preferred body temperatures in reptiles. In *Perspectives in Biophysical Ecology*, eds. Gates DM & Schmerl RB, pp. 443-473. Springer-Verlag, Berlin.

Debrot S, Fivaz G, Mermod C, & Weber JM (1982). *Atlas des poils de mammifères d'Europe* Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, Neuchâtel.

DeNardo DF, Zubal TE, & Hoffman TCM (2004). Cloacal evaporative cooling: a previously undescribed means of increasing evaporative water loss at higher temperatures in a desert ectotherm, the Gila monster *Heloderma suspectum*. *Journal of Experimental Biology* **207**, 945-953.

Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, & Martin PR (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 6668-6672.

Diaz F, Sierra E, Re AD, & Rodriguez L (2002). Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *Journal of Thermal Biology* **27**, 423-428.

Dobzhansky T (1955). A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **20**, 1-15.

Dodd CKJ (1987). Status, conservation and management. In *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, eds. Seigel RA, Collins JT, & Novak SS, pp. 418-513. McGraw-Hill, New York.

Doebeli M & Dieckmann U (2000). Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions. *American Naturalist* **156**, 77-101.

Doebeli M & Dieckmann U (2003). Speciation along environmental gradients. *Nature* **421**, 259-264.

Downes S (2001). Trading heat and food for safety: Costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* **82**, 2870-2881.

Downes S & Bauwens D (2002). An experimental demonstration of direct behavioural interference in two Mediterranean lacertid lizard species. *Animal Behaviour* **63**, 1037-1046.

Driscoll DA (2004). Extinction and outbreaks accompany fragmentation of a reptile community. *Ecological Applications* **14**, 220-240.

Du WG, Shou L, & Shen JY (2006). Habitat selection in two sympatric Chinese skinks, *Eumeces elegans* and *Sphenomorphus indicus*: do thermal preferences matter? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **84**, 1300-1306.

Dubois Y, Blouin-Demers G, Shipley B, & Thomas D (2009). Thermoregulation and habitat selection in wood turtles *Glyptemys insculpta*: chasing the sun slowly. *Journal of Animal Ecology* **78**, 1023-1032.

Dubois Y, Blouin-Demers G, & Thomas D (2008). Temperature selection in wood turtles (*Glyptemys insculpta*) and its implications for energetics. *Ecoscience* **15**, 398-406.

Duellman WE & Trueb L (1986). *Biology of Amphibians* McGraw Hill, New York.

Dunham AE, Grant BW, & Overall KL (1989). Interfaces Between Biophysical and Physiological Ecology and the Population Ecology of Terrestrial Vertebrate Ectotherms. *Physiological Zoology* **62**, 335-355.

Dutton RH, Fitzpatrick LC, & Hughes JL (1975). Energetics of the rusty lizard *Sceloporus olivaceus*. *Ecology* **56**, 1378-1387.

Dzialowski EM & O'Connor MP (2001). Thermal time constant estimation in warming and cooling ectotherms. *Journal of Thermal Biology* **26**, 231-245.

Erome G & Aulagnier S (1982). Contribution à l'identification des proies des rapaces. *Bièvre* **4**, 129-135.

Felsenstein J (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* **125**, 1-15.

Filippi E & Luiselli L (2002). Negative effect of the wild boar (*Sus scrofa*) on the populations of snakes at a protected mountainous forest in central Italy. *Ecologia Mediterranea* **28**, 93-98.

Filippi E & Luiselli L (2006). Changes in community composition, habitats and abundance of snakes over 10+years in a protected area in Italy: Conservation implications. *Herpetological Journal* **16**, 29-36.

Fitzgerald M, Shine R, & Lemckert F (2002). Spatial ecology of arboreal snakes (*Hoplocephalus stephensii*, Elapidae) in an eastern australian forest. *Austral Ecology* **27**, 537-545.

Fitzgerald M, Shine R, & Lemckert F (2003). A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal Biology* **28**, 515-524.

Frazier MR, Huey RB, & Berrigan D (2006). Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "Warmer is better". *American Naturalist* **168**, 512-520.

Garland TJr (1988). Genetic basis of activity metabolism. 1. inheritance of speed, stamina, and antipredator displays in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Evolution* **42**, 335-350.

Garland TJr & Adolph SC (1994). Why not to do 2-Species Comparative Studies - Limitations on Inferring Adaptation. *Physiological Zoology* **67**, 797-828.

Garland TJr & Arnold SJ (1983). Effects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snakes (*Thamnophis elegans*). *Copeia* **1983** 1092-1096.

Gerald GW & Spezzano LC (2005). The influence of chemical cues and conspecific density on the temperature selection of a freshwater snail (*Melanoides tuberculata*). *Journal of Thermal Biology* **30**, 237-245.

Gibbons JW & Semlitsch RD (1987). Activity patterns. In *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, eds. Seigel RA, Collins JT, & Novak SS, pp. 396-421. Macmillan, New York.

Gibson AR, Smucny DA, & Kollar J (1989). The Effects of Feeding and Ecdysis on Temperature Selection by Young Garter Snakes in a Simple Thermal Mosaic. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **67**, 19-23.

Gil JM & Pleguezuelos JM (2001). Prey and prey-size selection by the short-toed eagle (*Circaetus gallicus*) during the breeding season in Granada (south-eastern Spain). *Journal of Zoology* **255**, 131-137.

Glanville EJ & Seebacher F (2006). Compensation for environmental change by complementary shifts of thermal sensitivity and thermoregulatory behaviour in an ectotherm. *Journal of Experimental Biology* **209**, 4869-4877.

Goldsbrough CL, Hochuli DF, & Shine R (2004). Fitness benefits of retreat site selection: spiders, rocks and thermal cues. *Ecology* **85**, 1635-1641.

Goldsbrough CL, Shine R, & Hochuli DF (2006). Factors affecting retreat-site selection by coppertail skinks (*Ctenotus taeniolatus*) from sandstone outcrops in eastern Australia. *Austral Ecology* **31**, 326-336.

Graitson E & Naulleau G (2005). Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* **115**, 5-22.

Greene HW (2001). *Snakes: the evolution of mystery in nature* California University Press.

Greenwald OE (1974). Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. *Copeia* **1974**, 141-148.

Gregory PT, Crampton LH, & Skebo KM (1999). Conflicts and interactions among reproduction, thermoregulation and feeding in viviparous reptiles: are gravid snakes anorexic? *Journal of Zoology* **248**, 231-241.

Gregory PT, Macartney JM, & Larsen KW (1987). Spatial patterns and movements. In *Snakes: Ecology and Evolutionary Biology*, eds. Seigel RA, Collins JT, & Novak SS, pp. 366-395. Macmillan, New York.

Grover MC (1996). Microhabitat Use and Thermal Ecology of Two Narrowly Sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) Lizards. *Journal of Herpetology* **30**, 152-160.

Guiller G (2009). Déclin et biologie d'une population de *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) (Serpentes, Colubridae) en Loire-Atlantique. *Bulletin de la Société Herpétologique de France* **132**, 85-114.

Hailey A & Davies PMC (1987). Digestion, specific dynamic action, and ecological energetics of *Natrix maura*. *Journal of Herpetology* **1**, 159-166.

Halstead BJ, Mushinsky HR, & Mccoy ED (2008). Sympatric *Masticophis flagellum* and *Coluber constrictor* Select Vertebrate Prey at Different Levels of Taxonomy. *Copeia* **2008** 897-908.

Harris MP, Anker-Nilssen T, McCleery RH, Erikstad KE, Shaw DN, & Grosbois V (2005). Effect of wintering area and climate on the survival of adult Atlantic puffins *Fratercula arctica* in the eastern Atlantic. *Marine Ecology-Progress Series* **297**, 283-296.

Harrison JF, Fewell JH, Roberts SP, & Hall HG (1996). Achievement of thermal stability by varying metabolic heat production in flying honeybees. *Science* **274**, 88-90.

Hayne DW (1949). Calculation of Size of Home Range. *Journal of Mammalogy* **30**, 1-18.

Hazel WN (2002). The environmental and genetic control of seasonal polyphenism in larval color and its adaptive significance in a swallowtail butterfly. *Evolution* **56**, 342-348.

Heard GW, Black D, & Robertson P (2004). Habitat use by the inland carpet python (*Morelia spilota metcalfei*, Pythonidae): Seasonal relationships with habitat structure and prey distribution in a rural landscape. *Austral Ecology* **29**, 446-460.

Heath JE (1964). Reptilian thermoregulation - Evaluation of field studies. *Science* **146**, 784-785.

Heinrich B (1974). Thermoregulation in endothermic insects. *Science* **185**, 747-756.

Heinrich B (1990). Is reflectance basking real? *Journal of Experimental Biology* **154**, 31-43.

Helmuth B, Kingsolver JG, & Carrington E (2005). Biophysics, physiologicalecology,and climate change: Does mechanism matter? *Annual Review of Physiology* **67**, 177-201.

Herczeg G, Herrero A, Saarikivi J, Gonda A, Jantti M, & Merila J (2008). Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation: the effects of predation risk and food supply. *Oecologia* **155**, 1-10.

Hertz PE, Huey RB, & Garland TJr (1988). Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance - are reptiles olympians or boy scouts. *American Zoologist* **28**, 927-938.

Hertz PE, Huey RB, & Nevo E (1982). Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour* **30**, 676-679.

Hertz PE, Huey RB, & Stevenson RD (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* **142**, 796-818.

Hinsley SA, Ferns PN, Thomas DA, & Pinshow B (1993). Black-tailed sandgrouse (*Pterocles orientalis*) and pin-tailed sandgrouse (*Pterocles alchata*): closely related species with differing bioenergetic adaptations to arid zones. *Physiological Zoology* **66**, 20-42.

Hirano M & Rome LC (1984). Jumping performance of frogs (*Rana pipiens*) as a function of muscle temperature. *Journal of Experimental Biology* **108**, 429-439.

Hochachka PW & Somero GN (2002). *Biochemical adaptation*: *Mechanism and Process in Physiological Evolution*, Oxford University press. Oxford.

Huey RB (1974). Behavioral Thermoregulation in Lizards - Importance of associated Costs. *Science* **184**, 1001-1003.

Huey RB (1982). Temperature, physiology and the ecology of reptiles. In *Biology of the reptilia*, eds. Pough FH & Gans C, pp. 25-91. Academic Press, New York.

Huey RB (1991). Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* **137**, 91-115.

Huey RB & Bennett AF (1987). Phylogenetic studies of coadaptation - preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* **41**, 1098-1115.

Huey RB & Berrigan D (2001). Temperature, demography and ectotherm fitness. *American Naturalist* **158**, 204-210.

Huey RB, Deutsch CA, Tewksbury JJ, Vitt LJ, Hertz PE, Perez HJA, & Garland TJr (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**, 1939-1948.

Huey RB & Hertz PE (1984). Is a-jack-of-all temperatures a master of none ? *Evolution* **38**, 441-444.

Huey RB & Kingsolver JG (1989). Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* **4**, 131-135.

Huey RB, Peterson CR, Arnold SJ, & Porter WP (1989). Hot Rocks and Not-So-Hot Rocks - Retreat-Site Selection by Garter Snakes and its Thermal Consequences. *Ecology* **70**, 931-944.

Huey RB & Slatkin M (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* **51**, 363-384.

Huey RB & Stevenson RD (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* **19**, 357-366.

Hulbert J & Dawson TJ (1974). Standard metabolism and body temperature of perameloid marsupials from different environments. *Comparative Biochemical Physiology* **47**, 583-590.

Jaksic FM & Lima M (2003). Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* **28**, 237-251.

Jaksic FM, Silva SI, Meserve PL, & Gutierrez JR (1997). A long-term study of vertebrate predator responses to an El Nino (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* **78**, 341-354.

James R & Seebacher F (2008). Do changes in muscle mechanics explain alterations in locomotor performance caused by thermal acclimation in the saltwater crocodile (*Crocodylus porosus*)? *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology* **150**, S76.

Kearney M (2002). Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology* **27**, 205-218.

Kearney M & Porter WP (2004). Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* **85**, 3119-3131.

Kearney M & Predavec M (2000). Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* **81**, 2984-2996.

Kearney M, Shine R, & Porter WP (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 3835-3840.

Kenward RE, South AB, & Walls SS (2003). *Ranges6 v1.2: for the analysis of tracking and location data. Online manual.* Anatrack Ltd., Wareham.

Kerr GD, Bull CM, & Burzacott D (2003). Refuge sites used by the scincid lizard *Tiliqua rugosa*. *Austral Ecology* **28**, 152-160.

Kery M (2002). Inferring the absence of a species - A case study of snakes. *Journal of Wildlife Management* **66**, 330-338.

Kingsolver JG & Huey RB (1998). Evolutionary analyses of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments. *American Zoologist* **38**, 545-560.

Kingsolver JG & Woods HA (1997). Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars. *Physiological and Biochemical Zoology* **70**, 631-638.

Kitagawa T, Nakata H, Kimura S, & Tsuji S (2001). Thermoconservation mechanisms inferred from peritoneal cavity temperature in free-swimming Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Marine Ecology-Progress Series* **220**, 253-263.

Knies JL, Kingsolver JG, & Burch CL (2009). Hotter Is Better and Broader: Thermal Sensitivity of Fitness in a Population of Bacteriophages. *American Naturalist* **173**, 419-430.

Krebs CJ (1999). *Ecological Methodology* Addison Wesley Longman, Inc.

Kreuger B & Potter DA (2001). Diel feeding activity and thermoregulation by Japanese beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) within host plant canopies. *Environmental Entomology* **30**, 172-180.

Lagerspetz KYH & Vainio LA (2006). Thermal behaviour of crustaceans. *Biological Reviews* **81**, 237-258.

Lampert W (1989). The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3**, 21-27.

Lande R (1984). The genetic correlation between characters maintained by selection, linkage and inbreeding. *Genetical Research* **44**, 309-320.

Lasiewski RC, Acosta AL, & Bernstein ML (1966). Evaporative water loss in birds. I. Characteristics of the open flow method of determination and their relation to estimates of thermoregulatory ability. *Comparative Biochemistry and Physiology* **19**, 445-457.

Lelièvre H (2005). Prise de décision chez un ectotherme : optimisation de la thermorégulation et des déplacements chez la couleuvre verte et jaune. Master Dissertation.

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. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* **480**, 415-425.

Lenk P, Joger U, & Wink M (2001). Phylogenetic relationships among European ratsnakes of the genus *Elaphe* Fitzinger based on mitochondrial DNA sequence comparisons. *Amphibia-Reptilia* **22**, 329-339.

Lepetz V, Massot M, Schmeller DS, & Clobert J (2009). Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation* **18**, 3185-3203.

Levins R (1968). *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations* Princeton University Press, Princeton.

Lima M, Stenseth NC, Leirs H, & Jaksic FM (2003). Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**, 1997-2007.

Lima SL & Dill LM (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **68**, 619-640.

Loose CJ & Dawidowicz P (1994). Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton - the costs of predator avoidance. *Ecology* **75**, 2255-2263.

Losos JB, Leal M, Glor RE, de Queiroz K, Hertz PE, Rodriguez L, Schettino A, Chamizo L, Jackman TR, & Larson A (2003). Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* **424**, 542-544.

Lourdais O, Shine R, Bonnet X, Guillon M, & Naulleau G (2004). Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* **104**, 551-560.

Luiselli L (2003). Do snakes exhibit shifts in feeding ecology associated with the presence or absence of potential competitors? A case study from tropical Africa. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **81**, 228-236.

Luiselli L (2005). Snakes don't shrink, but 'shrinkage' is an almost inevitable outcome of measurement error by the experimenters. *Oikos* **110**, 199-202.

Luiselli L (2006a). Ecological modelling of convergence patterns between European and African 'whip' snakes. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **30**, 62-68.

Luiselli L (2006b). Resource partitioning and interspecific competition in snakes: the search for general geographical and guild patterns. *Oikos* **114**, 193-211.

Luiselli L & Capizzi D (1997). Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodiversity and Conservation* **6**, 1339-1351.

Luiselli L, Filippi E, & Di Lena E (2007). Ecological relationships between sympatric *Vipera aspis* and *Vipera ursinii* in high-altitude habitats of central Italy. *Journal of Herpetology* **41**, 378-384.

MacArthur RH & Levins R (1967). The limiting similarity, convergence, and divergences of coexisting species. *American Naturalist* **101**, 367-385.

MacArthur RH & Pianka ER (1966). An optimal use of patchy environment. *American Naturalist* **100**, 603-609.

Mace GM & Harvey PH (1983). Energetic constraints on home-range size. *American Naturalist* **121**, 120-132.

Madsen T (1984). Movements, home range size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia* **1984**, 707-713.

Madsen T & Shine R (2000). Rain, fish and snakes: climatically driven population dynamics of Arafura filesnakes in tropical Australia. *Oecologia* **124**, 208-215.

Madsen T, Ujvari B, Shine R, & Olsson M (2006). Rain, rats and pythons: Climate-driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia. *Austral Ecology* **31**, 30-37.

Magnuson JJ, Crowder LB, & Medvick PA (1979). Temperature as an Ecological Resource. *American Zoologist* **19**, 331-343.

Martín J (2001). When hiding from predators is costly: optimization of refuge use in lizards. *Etologia* **9**, 9-13.

Martín J & López P (1999). When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in a alpine lizard. *Behavorial Ecology* **10**, 487-492.

Martín J & López P (2001). Repeated predatory attacks and multiple decisions to come out from a refuge in a alpine lizard. *Behavorial Ecology* **12**, 386-389.

Martin TL & Huey RB (2008). Why "Suboptimal" is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. *American Naturalist* **171**, 102-118.

Martin-Vallejo J, Garcia-Fernandez J, Perez-Mellado V, & Vicente-Villardon JL (1995). Habitat Selection and Thermal Ecology of the Sympatric Lizards *Podarcis muralis* and *Podarcis hispanica* in a Mountain Region of Central Spain. *Herpetological Journal* **5**, 181-188.

Mayr E (1963). *Animal Species and Evolution* Belknap, Cambridge.

McConnell E & Richards AG (1955). How fast can a cockroach run? *Bulletin of the Brooklin Entomological Society* **50**, 36-43.

McDonald PG, Olsen PD, & Cockburn A (2004). Weather dictates reproductive success and survival in the Australian brown falcon *Falco berigora*. *Journal of Animal Ecology* **73**, 683-692.

McKinney T, Smith TW, & Hanna JD (2001). Precipitation and desert bighorn sheep in the Mazatzal Mountains, Arizona. *Southwestern Naturalist* **46**, 345-353.

Medvick PA, Magnuson JJ, & Sharr S (1981). Behavioral thermoregulation and social interactions of bluegills, *Lepomis macrochirus*. *Copeia* **1981** 9-13.

Melville J (2002). Competition and character displacement in two species of scincid lizards. *Ecology Letters* **5**, 386-393.

Melville J & Schulte JA (2001). Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Austral Ecology* **26**, 660-669.

Milne T & Bull CM (2000). Burrow choice by individuals of different sizes in the endangered pygmy blue tongue lizard *Tiliqua adelaidensis*. *Biological Conservation* **95**, 295-301.

Mitchell WA (2000). Limits to species richness in a continuum of habitat heterogeneity: An ESS approach. *Evolutionary Ecology Research* **2**, 293-316.

Mitchell WA & Angilletta MJ (2009). Thermal games: frequency-dependent models of thermal adaptation. *Functional Ecology* **23**, 510-520.

Mondal S & Rai U (2001). In vitro effect of temperature on phagocytic and cytotoxic activities of splenic phagocytes of the wall lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. *Comparative Biochemical Physiology* **129**, 391-398.

Morales JM & Ellner SP (2002). Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior. *Ecology* **83**, 2240-2247.

Moreno-Rueda G & Pizarro M (2007). Snake species richness and shrubland correlate with the short-toed eagle (*Circaetus gallicus*) distribution in southeastern Spain. *Annales Zoologici Fennici* **44**, 314-320.

Mori A & Vincent SE (2008). An integrative approach to specialization: relationships among feeding morphology, mechanics, behaviour, performance and diet in two syntopic snakes. *Journal of Zoology* **275**, 1-10.

Munoz JLP, Finke GR, Camus PA, & Bozinovic F (2005). Thermoregulatory behavior, heat gain and thermal tolerance in the periwinkle Echinolittorina peruviana in central Chile. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology* **142**, 92-98.

Mushinsky HR (1987). Foraging ecology. In *Snakes. Ecology and evolutionary biology*, eds. Seigel RA, Collins JT, & Novak SS, pp. 302-334. MacMillan Publishers, New York.

Nagy KA (1983). Ecological energetics. In *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, eds. Huey RB, Pianka ER, & Schoener TW, pp. 24-54. Harvard University Press, Cambridge.

Nagy KA (2005). Field metabolic rate and body size. *Journal of Experimental Biology* **208**, 1621-1625.

Nagy ZT, Lawson R, Joger U, & Wink M (2004). Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **42**, 223-233.

Naulleau G (1983). The Effects of Temperature on Digestion in *Vipera aspis*. *Journal of Herpetology* **17**, 166-170.

Naulleau G (1984). *Les serpents de France* Revue Française d'Aquariologie, 11è année, 3 et 4, Paris.

Naulleau G (1987). Use of biotelemetry in the study of free ranging snakes: example of *Elaphe longissima*. *Proceedings of the Fourth Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Societas Europaea Herpetologica.*

Naulleau G (1997a). *Coluber viridiflavus* (Lacepède, 1789). In *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*, eds. Gasc JP, Cabela A, Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D, Grossenbacher K, Haffner P, Lescure J, Martens H, Martinez Rica JP, Maurin H, Oliveira ME, Sofianidou TS, Veith M, & Zuiderwijk A, pp. 342-343. Societas Herpetologica et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Naulleau G (1997b). *Elaphe longissima* (Laurenti, 1768). In *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*, eds. Gasc JP, Cabela A, Crnobrnja-Isailovic J, Dolmen D, Grossenbacher K, Haffner P, Lescure J, Martens H, Martinez Rica JP, Maurin H, Oliveira ME, Sofianidou TS, Veith M, & Zuiderwijk A, pp. 356-357. Societas Herpetologica et Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Naulleau G (2003). Evolution de l'aire de répartition en France, en particulier au Centre Ouest, chez trois serpents: extension vers le nord (la Couleuvre Verte et Jaune, *Coluber viridiflavus* Lacépède et la Vipére Aspic *Vipera aspis* Linné) et régression vers le Nord (la Vipère Péliade, *Vipera berus* Linné). *Biogeographica* **79**, 59-69.

Naulleau G & Bonnet X (1995). Reproductive ecology, body fat reserves and foraging mode in females of two constrated snake species: *Vipera aspis* (terrestrial, viviparous) and *Elaphe longissima* (semi-arboreal, oviparous). *Amphibia-Reptilia* **16**, 37-46.

Nevo E, Rashkovetsky E, Pavlicek T, & Korol A (1998). A complex adaptive syndrome in *Drosophila* caused by microclimatic contrasts. *Heredity* **80**, 9-16.

O'Connor MP, Sieg AE, & Dunham AE (2006). Linking physiological effects on activity and resource use to population level phenomena. *Integrative and Comparative Biology* **46**, 1093-1109.

Ojanguren AF & Braña F (2000). Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout. *Journal of Fish Biology* **56**, 1342-1347.

Parmesan C & Yohe G (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.

Pearson DJ, Shine R, & Williams A (2003). Thermal biology of large snakes in cool climates: a radio-telemetric study of carpet pythons (*Morelia spilota imbricata*) in southwestern Australia. *Journal of Thermal Biology* **28**, 117-131.

Perez E, Diaz F, & Espina S (2003). Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein) (Pisces : Cichlidae). *Journal of Thermal Biology* **28**, 531-537.

Perry G & Garland TJr (2002). Lizard home ranges revisited: Effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* **83**, 1870-1885.

Pianka ER & Pianka HD (1970). Ecology of *Moloch horridus* (Lacertilia Agamidae) in western Australia. *Copeia* **1970** 90-103.

Pierce JB, Fleet RR, McBrayer L, & Rudolph DC (2008). Use of trees by the Texas Ratsnake (*Elaphe obsoleta*) in eastern Texas. *Southeastern Naturalist* **7**, 359-366.

Pike DA, Pizzatto L, Pike BA, & Shine R (2008). Estimating survival rates of uncatchable animals: The myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology* **89**, 607-611.

Pittoors J (2009). Etude par radio télémétrie des mouvements, du domaine vital et de l'utilisation de l'habitat par des couleuvres à collier (*Natrix natrix helvetica*) en zone périurbaine. Implications en termes de conservation. Master Dissertation.

Pollock KH, Nichols JD, Brownie C, & Hines JE (1990). Statistical Inference for Capture-Recapture Experiments. *Wildlife Monographs* **107**, 1-97.

Polo V, López P, & Martín J (2005). Balancing the thermal costs and benefits of refuge use to cope with persistent attacks from predators: a model and an experiment with an alpine lizard. *Evolutionary Ecology Research* **7**, 23-35.

Porter WP, Budaraju S, Stewart WE, & Ramankutty N (2000). Calculating climate effects on birds and mammals: Impacts on biodiversity, conservation, population parameters, and global community structure. *American Zoologist* **40**, 597-630.

Pörtner HO (2002). Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology* **132**, 739-761.

Pough FH (1980). The advantages of ectothermy for tetrapods. *American Naturalist* **115**, 92-112.

Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MPL, Foster PN, La Marca E, Masters KL, Merino-Viteri A, Puschendorf R, Ron SR, Sanchez-Azofeifa GA, Still CJ, & Young BE (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* **439**, 161-167.

Pounds JA, Fogden MPL, & Campbell JH (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* **398**, 611-615.

Powell RA (2000). Animal home ranges and territories and home range estimators. In *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*, eds. Boitani L & Fuller T, pp. 65-110. Columbia University Press, New York.

Previtali MA, Meserve PL, Kelt DA, Milstead WB, & Gutierrez JR (2010). Effects of More Frequent and Prolonged El Nino Events on Life-History Parameters of the Degu, a Long-Lived and Slow-Reproducing Rodent. *Conservation Biology* **24**, 18-28.

Quinlan MC & Hadley NF (1993). Gas exchange, ventilatory patterns, and water loss in two lubber grasshoppers: quantifying cuticular and respiratory transpiration. *Physiological Zoology* **66**, 628-642.

R Development Core Team (2007). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Ratkowsky DA, Lowry RK, McMeekin TA, Stokes AN, & Chandler RE (1983). Model for bacterial growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *Journal of Bacteriology* **154**, 1222-1226.

Reinert HK (1984a). Habitat Separation between Sympatric Snake Populations. *Ecology* **65**, 478-486.

Reinert HK (1984b). Habitat variation within sympatric snake populations. *Ecology* **65**, 1673-1682.

Reinert HR & Cundall D (1982). An improved surgical implantation method for radio-tracking snakes. *Copeia* **1982**, 702-705.

Robert KA & Thompson MB (2003). Reconstructing Thermochron iButtons to Reduce Size and Weight as a New Technique in the Study of Small Animal Thermal Biology. *Herpetological Review* **34**, 130-132.

Roberts SP & Harrison JF (1999). Mechanisms of thermal stability during flight in the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology* **202**, 1523-1533.

Rodriguez-Robles JA (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* **77**, 165-183.

Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, & Pounds JA (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**, 57-60.

Rosen PC & Lowe CH (1994). Highway Mortality of Snakes in the Sonoran Desert of Southern Arizona. *Biological Conservation* **68**, 143-148.

Roth ED (2005). Spatial ecology of a cottonmouth (*Agkistrodon piscivorus*) population in East Texas. *Journal of Herpetology* **39**, 312-315.

Row J & Blouin-Demers G (2006a). Kernels are not Accurate Estimators of Home-Range Size For Herpetofauna. *Copeia* **2006**, 797-802.

Row J & Blouin-Demers G (2006b). Thermal quality influences habitat selection at multiple spatial scales in milksnakes. *Ecoscience* **13**, 443-450.

Row JR, Blouin-Demers G, & Weatherhead PJ (2007). Demographic effects of road mortality in black ratsnakes (*Elaphe obsoleta*). *Biological Conservation* **137**, 117-124.

Rugiero L, Capizzi D, & Luiselli L (2002). Interactions between sympatric snakes, *Coluber viridiflavus* and *Elaphe longissima*: are there significant inter-annual differences in coexistence patterns? *Ecologia Mediterranea* **28**, 75-91.

Rugiero L & Luiselli L (1995). Food habits of the snake *Coluber viridiflavus* in relation prey availability. *Amphibia-Reptilia* **16**, 407-411.

Sabo JL (2003). Hot rocks or no hot rocks: overnight retreat availability and selection by a diurnal lizard. *Oecologia* **136**, 329-335.

Saether BE, Tufto J, Engen S, Jerstad K, Rostad OW, & Skatan JE (2000). Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* **287**, 854-856.

Santos M (2007). Evolution of total net fitness in thermal lines: *Drosophila subobscura* likes it 'warm'. *Journal of Evolutionary Biology* **20**, 2361-2370.

Sartorius SS, do Amaral JPS, Durtsche RD, Deen CM, & Lutterschmidt WI (2002). Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **80**, 1966-1976.

Scali S, Mangiacotti M, & Bonardi A (2008). Living on the edge: habitat selection of *Hierophis viridiflavus*. *Acta Herpetologica* **3**, 85-97.

Scheers H & Van Damme R (2002). Micro-scale differences in thermal habitat quality and a possible case of evolutionary flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards. *Oecologia* **132**, 323-331.

Schick RS, Loarie SR, Colchero F, Best BD, Boustany A, Conde DA, Halpin PN, Joppa LN, McClellan CM, & Clark JS (2008). Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology Letters* **11**, 1338-1350.

Schmidlin L, Bonnet X, & Tège C (1996). Cannibalism in *Coluber viridiflavus* (European Whip Snake). *Herpetological Review* **27**, 143.

Secor SM (1994). Ecological significance of movements and activity range for the sidewinder, *Crotalus cerastes*. *Copeia* **1994** 631-645.

Secor SM & Nagy KA (1994). Bioenergetic correlates of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. *Ecology* **75**, 1600-1614.

Seebacher F & Grigg GC (2001). Changes in heart rate are important for thermoregulation in the varanid lizard *Varanus varius*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* **171**, 395-400.

Seebacher F, Guderley H, Elsey RM, & Trosclair PL (2003). Seasonal acclimatisation of muscle metabolic enzymes in a reptile (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology* **206**, 1193-1200.

Seebacher F & Shine R (2004). Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* **77**, 688-695.

Selas V (2001). Predation on reptiles and birds by the common buzzard, *Buteo buteo*, in relation to changes in its main prey, voles. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **79**, 2086-2093.

Shine R (1980). Ecology of Eastern Australian Whipsnakes of the Genus *Demansia*. *Journal of Herpetology* **14**, 381-389.

Shine R (1987). Intraspecific Variation in Thermoregulation, Movements and Habitat Use by Australian Blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Elapidae). *Journal of Herpetology* **21**, 165-177.

Shine R & Bonnet X (2009). Reproductive Biology, Population Viability, and Options for Field Management. In *Snakes: Ecology and Conservation*, eds. Mullin SJ & Seigel RA, pp. 172-200. Cornell University Press.

Shine R, Elphick MJ, & Harlow PS (1997). The influence of natural incubation environments on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Ecology* **78**, 2559-2568.

Shine R, Harlow PS, Elphick MJ, Olsson MM, & Mason RT (2000). Conflicts between courtship and thermoregulation: the thermal ecology of amorous male garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*, Colubridae). *Physiological and Biochemical Zoology* **73**, 508-516.

Shine R, Sun L, Fitzgerald M, & Kearney M (2003). A radiotelemetric study of movements and thermal biology of insular chinese pit-viper (*Gloydius shedaoensis*, Viperidae). *Oikos* **100**, 342-352.

Shine R, Webb JK, Fitzgerald M, & Sumner J (1998). The impact of bush-rock removal on an endangered snake species, *Hoplocephalus bungaroides* (Serpentes : Elapidae). *Wildlife Research* **25**, 285-295.

Sievert LM, Jones DM, & Puckett MW (2005). Postprandial thermophily, transit rate, and digestive efficiency of juvenile cornsnakes, *Pantherophis guttatus*. *Journal of Thermal Biology* **30**, 354-359.

Singh S, Smyth AK, & Blomberg SP (2002). Thermal ecology and structural habitat use of two sympatric lizards (*Carlia vivax* and *Lygisaurus foliorum*) in subtropical Australia. *Austral Ecology* **27**, 616-623.

Smith JG & Griffiths AD (2009). Determinants of home range and activity in two semi-aquatic lizards. *Journal of Zoology* **279**, 349-357.

Snucins EJ & Gunn JM (1995). Coping with a warm environment - Behavioral thermoregulation by lake trout. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**, 118-123.

Somero GN (2004). Adaptation of enzymes to temperature: searching for basic "strategies". *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology* **139**, 321-333.

Sperry JH & Weatherhead PJ (2009). Sex differences in behavior associated with sex-biased mortality in an oviparous snake species. *Oikos* **118**, 627-633.

Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, & Lima M (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**, 1292-1296.

Stephens DW & Krebs JR (1986). *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.

Stevens M, Yule DH, & Ruxton GD (2008). Dazzle coloration and prey movement. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275**, 2639-2643.

Stevenson RD, Peterson CR, & Tsuji J (1985). The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiological Zoology* **58**, 46-57.

Tanaka K & Ota H (2002). Natural history of two colubrid snakes, *Elaphe quadrivirgata* and *Rhabdophis tigrinus*, on Yakushima Island, southwestern Japan. *Amphibia-Reptilia* **23**, 323-331.

Tattersall GJ, Milsom WK, Abe AS, Brito SP, & Andrade DV (2004). The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *Journal of Experimental Biology* **207**, 579-585.

Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, & Williams SE (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* **427**, 145-148.

Toft CA (1985). Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia* **1985** 1-21.

Tsai TS, Lee HJ, & Tu MC (2008). Specific dynamic action, apparent assimilation efficiency, and digestive rate in an arboreal pitviper, *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **86**, 1139-1151.

Tsai TS & Tu MC (2005). Postprandial thermophily of Chinese green tree vipers, *Trimeresurus s. stejnegeri*: Interfering factors on snake temperature selection in a thigmothermal gradient. *Journal of Thermal Biology* **30**, 423-430.

Turner FB, Jennrich RI, & Weintrau JD (1969). Home Ranges and Body Size of Lizards. *Ecology* **50**, 1076-1081.

Van Damme R, Bauwens D, Castilla AM, & Verheyen RF (1990). Comparative thermal ecology of the symatric lizards *Podarcis tiliguerta* and *Podarcis sicula*. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **11**, 503-512.

Vanhooydonck B, Van Damme R, & Aerts P (2001). Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution* **55**, 1040-1048.

Vanni S & Lanza B (1977). Predation by the European whip Snake *Coluber viridiflavus* Lacépède, on the asp viper, *Vipera aspis* (Linnaeus). *Natura* **68**, 285-289.

Verdu JR, Diaz A, & Galante E (2004). Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric Scarabaeus species (Coleoptera, Scarabaeinae). *Physiological Entomology* **29**, 32-38.

Vincent SE, Moon BR, Shine R, & Herrel A (2006). The functional meaning of ''prey size'' in water snakes (*Nerodia fasciata*, Colubridae). *Oecologia* **147**, 204-211.

Walton BM & Bennett AF (1993). Temperature-dependent color-change in kenyan chameleons. *Physiological Zoology* **66**, 270-287.

Warren CE & Davis GE (1967). Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. In *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, ed. Gerking SD, pp. 175-214. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Webb JK, Brook BW, & Shine R (2003). Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from south-eastern Australia. *Austral Ecology* **28**, 601-610.

Webb JK, Pringle RM, & Shine R (2004). How do nocturnal snakes select diurnal retreat sites? *Copeia* **2004** 919-925.

Webb JK & Shine R (1997). A field study of spatial ecology and movements of a threatened snake species, *Hoplocephalus bungaroides*. *Biological Conservation* **82**, 203-217.

Webb JK & Shine R (1998). Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species. *Biological Conservation* **86**, 233-242.

Webb JK & Shine R (2000). Paving the way for habitat restoration: can artificial rocks restore degraded habitats of endangered reptiles? *Biological Conservation* **92**, 93-99.

Webb JK & Whiting MJ (2005). Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos* **110**, 515-522.

Weinstein RB (1998). Effects of temperature and water loss on terrestrial locomotor performance in land crabs: integrating laboratory and field studies. *American Zoologist* **38**, 518-527.

Whitaker PB & Shine R (2000). Sources of mortality of large elapid snakes in an agricultural landscape. *Journal of Herpetology* **34**, 121-128.

Whitaker PB & Shine R (2002). Thermal biology and activity patterns of the eastern brownsnake (*Pseudonaja textilis*): a radiotelemetric study. *Herpetologica* **58**, 436-452.

Whitaker PB & Shine R (2003). A radiotelemetric study of movements and shelter-site selection by free-ranging brownsnakes (*Pseudonaja textilis*, Elapidae). *Herpetological Monographs* **17**, 130-144.

White GC & Burnham KP (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**, 120-139.

Wilson RS, James RS, & Van Damme R (2002). Trade-offs between speed and endurance in the frog *Xenopus laevis*: a multi-level approach. *Journal of Experimental Biology* **205**, 1145-1152.

Winne CT & Hopkins WA (2006). Influence of sex and reproductive condition on terrestrial and aquatic locomotor performance in the semi-aquatic snake *Seminatrix pygaea*. *Functional Ecology* **20**, 1054-1061.

Wolf JB & Brodie ED (1998). The coadaptation of parental and offspring characters. *Evolution* **52**, 299-308.

Yang J, Sun YY, An H, & Ji X (2008). Northern grass lizards (*Takydromus septentrionalis*) from different populations do not differ in thermal preference and thermal tolerance when acclimated under identical thermal conditions. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* **178**, 343-349.

Zuffi MAL (2001). Diet and morphometrics of *Coluber* (=*Hierophis*) *viridiflavus* on the island of Montecristo (Tyrrhenian sea, Italy). *Herpetological Journal* **11**, 123-125.

Zuffi MAL, Fornasiero S, & Bonnet X (2007). Geographic variation in reproductive output of female European whip snakes (*Hierophis viridiflavus*). *Herpetological Journal* **17**, 219-224.

Annexe 1 : Les index de thermorégulation

Tableau 1. Définition des index utilisés pour décrire la thermorégulation des ectothermes.

Definitions of the indices and symbols used in the quantification of thermoregulation.

Source : Blouin-Demers & Nadeau 2005

Index or symbol	Definition
T_b	The body temperatures of a representative sample of free-ranging study animals. Typically measured with cloacal probes or with temperature-sensitive radio-telemetry.
T_{set}	The preferred body temperature range or set-point range. Typically measured by the bounds of the central 50% of the distribution of body temperatures selected in a laboratory thermal gradient.
T_e	Operative environmental temperatures: the equilibrium body temperatures that nonthermoregulating animals would experience. Typically measured by the temperature of copper representations of the study animals placed randomly in the habitat.
d_b	Accuracy of body temperature of Hertz et al. (1993). Measured as the mean of the deviations of field body temperatures from the preferred body temperature range.
d_e	Thermal quality of the habitat of Hertz et al. (1993). Measured as the mean of the deviations of operative environmental temperatures from the preferred body temperature range.
E	Effectiveness of thermoregulation of Hertz et al. (1993). $E = 1 - (d_b/d_e)$.
$d_e - d_b$	Effectiveness of thermoregulation of Blouin-Demers and Weatherhead (2001).
E_x	Thermal exploitation of Christian and Weavers (1996). Calculated as the time in which the body temperatures of the animals were within the preferred body temperature range divided by the time available for the animals to have their body temperatures within the preferred range (as indicated by the operative environmental temperatures).

Annexe 2 : Bilan des actions de vulgarisation et communications scientifiques

La thématique du changement global étudié au travers des serpents se prête aussi particulièrement bien à un travail éducatif. C'est pourquoi ce volet a constitué un axe majeur de la thèse en plus des axes de recherche.

A l'heure actuelle, les reptiles sont bien souvent mal perçus par le grand public et négligés par les gestionnaires. Pour les serpents, la méconnaissance et la crainte constituent une menace directe en motivant souvent leur destruction. Ce sont des animaux très impopulaires qui suscitent généralement des réactions exagérées, parfois de fascination mais plus souvent de répulsion. Ce groupe reste incroyablement délaissé et mal connu, autant en terme de biologie fondamentale que de biologie de la conservation. A l'heure où les perturbations anthropiques se multiplient (intensification des grandes cultures agricoles, réchauffement climatique) et que parallèlement, on observe un véritable essor de l'intérêt porté à la biodiversité et à son maintien, un tel manque de connaissance devient hautement préjudiciable pour ces populations animales.

Les travaux entrepris au cours de cette thèse ont donc servi de support à des actions de communication et de sensibilisation auprès de différents publics (grand public, enfants, étudiants et gestionnaires).

1. Animation, pédagogie

- Mise en place et animation des journées pédagogiques intitulées « *A la recherche des serpents* » en collaboration avec Zoodyssée (2 journées par an en 2007-2009)
- Animation d'un bistrot scientifique organisé par l'association La Béta-Pi au Lac du Cébron (8 mars 2007)
- Participation à la Fête de la Science à Zoodyssée. Atelier « *Les serpents perdent-ils leur sang froid face au réchauffement climatique ?* » (10 octobre 2007)

- Animation d'une sortie « *Milieu forestier et reptiles de la forêt de Chizé* » lors du Festival International du Film Ornithologique de Ménigoute (31 octobre 2007)

- Journée d'animation avec l'Association des Professeurs de Biologie et Géologie de Poitou-Charentes (05 juillet 2008)

- Création, en collaboration avec Maxime Le Hénanff (CEBC), de l'exposition « *Les reptiles, témoins des changements globaux. Recherche scientifique sur des animaux méconnus et menacés* » présentée à l'Espace Mendès-France de Poitiers et au CEBC durant la semaine de la fête de la Science 2008 (photo), puis au vivarium de Zoodyssée et au Festival International du Film Ornithologique de Ménigoute (27 octobre au 1er novembre 2009 ; photo)

2. Formation

- Interventions dans le cadre des stages de l'Atelier Technique des Espaces Naturels sur l'étude et la gestion des populations de reptiles et amphibiens (2007-2009)

- Intervention dans le cadre du Master 2 de l'Institut Francophone de Formation au Cinéma Animalier de Ménigoute (IFFCAM ; 2007 et 2009)
- Interventions en BTS GPN (~10 h)
- Intervention au lycée Victor Hugo de Poitiers. Exposé sur le travail de thèse dans un laboratoire d'écologie, dans le cadre du module ACTION PLUS de l'Université de Poitiers (11 décembre 2008)

3. Médias

- Participation à un reportage pour le journal télévisé de France 2 (mai 2007)
- Participation à l'émission « La Grande Oreille » sur la BIRDS, plate-forme radiophonique du CG79 (8 octobre 2007)
- Article : « *Chizé, à la découverte des serpents* », la Nouvelle République, 17 juillet 2009
- Article : « *Chizé, la chasse aux serpents* », Science et Vie Junior, Août 2009
- Participation à un film documentaire « *Sang froid ni effroi* » sur les recherches menées sur les serpents, tourné au laboratoire en 2009 par Florian Bernier, étudiant à l'IFFCAM

4. Congrès scientifiques

- Présentation orale : *A comparative study of thermal adaptations in two sympatric colubrid species: the Aesculapian snake (Zamenis longissimus) and the European whip snake (Hierophis viridiflavus).* 3èmes rencontres Ecologie et Comportement (SERL) à Montpellier (13-16 mars 2007). Hervé Lelièvre & Olivier Lourdais (CEBC-CNRS)
- Présentation orale : *Coexistence, thermorégulation et sélection de l'habitat : une étude comparative chez 2 colubridés*. Congrès annuel de la Société Herpétologique de France à Strasbourg (25-27 octobre 2007). Hervé Lelièvre, Olivier Lourdais (CEBC-CNRS) & Gabriel Blouin-Demers (Université d'Ottawa)

Stratégies de thermorégulation chez deux colubridés sympatriques : la couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus* et la couleuvre d'Esculape *Zamenis longissimus*. Une approche intégrée de la physiologie à la démographie.

La température est un paramètre clé qui façonne de nombreuses adaptations physiologiques, morphologiques et comportementales des animaux. Chez les ectothermes, la thermorégulation est majoritairement comportementale et résulte d'un compromis entre les bénéfices et les coûts associés. Généralement, l'augmentation de la température corporelle améliore les performances et permet d'optimiser des processus tels que la digestion, la croissance ou la reproduction. Cependant, la thermorégulation comporte aussi des coûts (dépense énergétique, risque de prédation, allocation du temps). De plus, les orientations thermiques peuvent avoir de profondes implications sur les budgets énergétiques, le comportement et à terme, les dynamiques de population d'ectothermes. Ces mécanismes ont pu être abordés chez des organismes à démographie rapide comme les insectes, mais ont été peu explorés chez les vertébrés ectothermes terrestres (reptiles et amphibiens).

Au cours de cette thèse, nous avons examiné un couple d'espèces de serpents en coexistence : la couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus* et la couleuvre d'Esculape *Zamenis longissimus*. Nous avons mis en évidence un fort contraste d'adaptation thermique entre ces espèces. L'étude intégrée de leur physiologie, leur comportement et leur démographie a permis de révéler les liens existant entre les différents niveaux, de l'individu à la population, et comment ces liens forment de véritables syndromes adaptatifs. Les résultats obtenus soulignent comment les adaptations thermiques affectent les réponses démographiques par l'intermédiaire de processus physiologiques, mais également l'influence des conditions environnementales (fluctuations thermiques, ressources trophiques, structure de l'habitat) sur l'efficacité relative de stratégies contrastées.

Mots-clés :
Ectothermie, serpent, coexistence, thermorégulation, performance, énergétique, sélection de l'habitat, écologie alimentaire, activité, démographie, climat

---

Thermal adaptation in two sympatric snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*, Colubridae): An integrative study from physiology to demography

Temperature affects most traits in animals, from physiological, morphological, and behavioural adaptations. In ectotherms, thermoregulation primarily involves behaviour. The optimal level of thermoregulation results from a trade-off between associated costs and benefits. Generally, an elevation of the body temperature improves physiological performance, but implies costs in terms of energy expended, increased predation risk, and time spent. Thermal adaptation may therefore influence energetics, behavioural strategies, and ultimately, population dynamics of ectotherms. These processes have been studied in invertebrates with short generation times, but rarely in terrestrial ectothermic vertebrates (reptiles and amphibians).

We explored these processes in two sympatric colubrids, the European whip snake *Hierophis viridiflavus* and the Aesculapian snake *Zamenis longissimus*. These two species diverged markedly in thermal strategy. Our integrative study from physiological and behavioural adaptation, to demographic responses revealed tight links between thermal adaptation and population dynamics, hence illustrating contrasted adaptive syndromes. Our results also underlie the importance of environmental conditions in modulating the relative efficiency of each strategy.

Key-words:
Ectotherm, snake, coexistence, thermoregulation, performance, energetics, habitat selection, foraging, activity, demography, climate

---

Université de Poitiers, UFR SFA

Secteur de Recherche : Physiologie, biologie des organismes, populations, interactions
Laboratoire : CEBC-CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France