

Effets de l'hypoxie d'altitude sur le développement embryonnaire et les performances juvéniles chez la Couleuvre vipérine, *Natrix maura*, dans le contexte actuel du changement climatique

Effects of high-elevation hypoxia on embryonic development and juvenile performances in the viperine snake, *Natrix maura*, in the current context of climate change

Jérémie SOUCHET

Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale (UAR CNRS 2029), 2 Route du CNRS, 09200 Moulis, France

jeremie.souchet@gmail.com

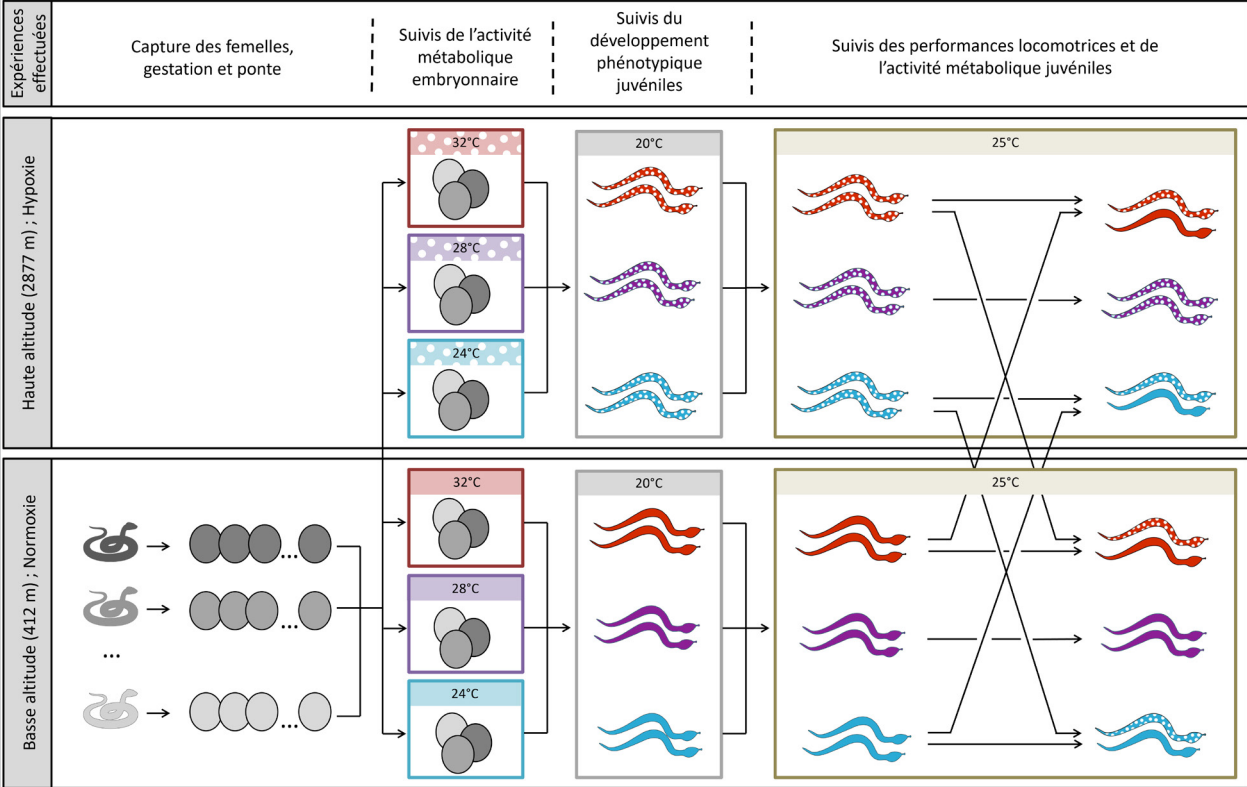
ORCID : 0000-0001-9296-1332

Soutenue publiquement, le 09/12/2020, à l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier devant Mesdames/Messieurs les membres du jury : BRISCHOUX François (rapporteur), GIBERT Patricia (rapporteuse), VOITURON Yann (rapporteur), MONDY Nathalie (examinatrice), HEEB Philippe (président), PHILIPPE Hervé (directeur), AUBRET Fabien (co-directeur), GANGLOFF Eric J. (encadrant).

Lien vers une version électronique : <https://urlz.fr/tF2t>

Mots-clés - Changement climatique, Développement embryonnaire, Hypoxie d'altitude, *Natrix maura*, Performances locomotrices, Plasticité phénotypique, Reptiles, Taux métaboliques

Résumé graphique



Le changement climatique pourrait entraîner, d'ici 2100, une hausse de la température moyenne à la surface de la Terre de 1°C à 6.5°C par rapport à la température moyenne estimée entre 1986 et 2005. Cela est susceptible d'augmenter le risque d'extinction des espèces, de modifier leur aire de répartition, en impactant la phénologie de reproduction et de migration des organismes, entraînant un changement des schémas de biodiversité à l'échelle mondiale. Les ectothermes, dont l'ensemble des traits physiologiques et comportementaux sont dépendants des températures environnementales, vont d'autant plus être affectés par ce changement. Ces organismes pourront répondre à cette contrainte et rester dans l'environnement à travers la plasticité phénotypique (*i.e.* sélection naturelle ou plasticité adaptative) ou bien fuir cette contrainte en migrant vers des zones thermiquement plus favorables, comme peuvent l'être les zones de haute altitude. Cependant, en altitude, la diminution de la pression partielle de l'air réduit la quantité d'oxygène disponible entraînant une nouvelle contrainte environnementale, l'hypoxie d'altitude. Un facteur qui pourrait limiter leurs chances de coloniser ces milieux.

Ces travaux de recherche tentent de mettre en évidence les réponses physiologiques à l'hypoxie d'altitude chez la Couleuvre vipérine, *Natrix maura* (Linnaeus, 1758) qui subit une expansion de gamme vers le haut. Ils tentent également de définir la capacité de cette espèce, colonisatrice historique des milieux montagnards, à utiliser ces espaces comme refuge face au changement climatique. Les objectifs sont, d'abord de mesurer les effets de l'hypoxie d'altitude et de l'interaction qu'elle peut avoir avec la température sur le développement embryonnaire par l'intermédiaire du suivi de l'activité métabolique (battement cardiaque, échanges gazeux) et du développement (temps d'incubation, phénotype à l'éclosion). Puis, d'observer la persistance potentielle de ces effets sur les performances locomotrices (nage) et le métabolisme des juvéniles (taux de croissance, échanges gazeux) maintenus ou non dans des conditions hypoxiques similaires à celles de leur incubation.

Pour cela, des œufs (N = 521) provenant de femelles de basse altitude (N = 50) ont été séparés en 6 lots avec trois températures d'incubation (24°C, 28°C et 32°C) et deux niveaux d'oxygène disponible (100% : normoxie et 70% : hypoxie). Une incubation à 32°C en normoxie maintient les succès d'éclosion et améliore les performances locomotrices

mais réduit la taille des individus. Alors qu'à cette même température, une incubation en hypoxie ne permet pas le maintien du succès d'éclosion ni les phénotypes à l'éclosion. En effet, dans ce contexte thermique le développement embryonnaire nécessite un apport en oxygène plus important, dû à l'augmentation de l'activité métabolique, mais est limité par la disponibilité de celui-ci (Oxygen and Capacity Limited Thermal Tolerance theory). Alors qu'en condition d'hypoxie avec une incubation à 24°C, les phénotypes à l'éclosion, tout comme les performances locomotrices, sont maintenus.

Pris tous ensemble, ces résultats suggèrent que, chez la Couleuvre vipérine, les réponses physiologiques plastiques des embryons à l'hypoxie de haute-altitude pourraient faciliter l'expansion de l'aire de répartition altitudinale à travers le maintien des phénotypes corporels et des performances juvéniles. Néanmoins, une augmentation importante des températures en haute altitude ne pourrait permettre le maintien de l'espèce dans ces conditions.



Eclosion d'une jeune Couleuvre vipérine le 24 août 2017 durant les expérimentations menées lors de cette thèse. Photo : Olivier BUISSON.

Remerciements - Cette thèse a été réalisée avec le soutien financier du Laboratoire d'Excellence TULIP et du Programme Opérationnel de Coopération Territoriale Espagne-France-Andorre sur les Ectothermes des Pyrénées. Je tiens à remercier l'ensemble de mes nombreux collaborateurs pour leurs soutiens techniques : l'Observatoire Midi-Pyrénées (France), la société Nouvelles Pyrénées (France), le Centre de Récupération des Amphibiens et des Reptiles de Catalogne (Espagne), l'association BOMOSA (Andorre), l'association Nature En Occitanie (France). Je remercie aussi mes encadrants de thèse ; Fabien Aubret et Hervé Philippe, ainsi que tous mes collègues et stagiaires de la SETE de Moulis sans qui ce travail n'aurait pas été possible.

RÉFÉRENCE DES PUBLICATIONS DE L'AUTEUR DANS LA THÉMATIQUE

Cordero G. A., Andersson B. A., Souchet J., Micheli G., Noble D. W. A., Gangloff E. J., Uller T. & Aubret F. (2017). Physiological plasticity in lizard embryos exposed to high-altitude hypoxia. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* **327**(7): 423-432. <https://doi.org/10.1002/jez.2115>

Gangloff E. J., Sorlin M., Cordero G. A., Souchet J. & Aubret F. (2019). Lizards at the Peak: Physiological Plasticity Does Not Maintain Performance in Lizards Transplanted to High Altitude. *Physiological and Biochemical Zoology* **92**(2): 189-200. <http://doi.org/10.1086/701793>

Kouyoumdjian L., Gangloff E. J., Souchet J., Cordero G. A., Dupoué A. & Aubret F. (2019). Transplanting gravid lizards to high elevation alters maternal and embryonic oxygen physiology, but not reproductive success or hatchling phenotype. *Journal of Experimental Biology* **222**(14) : 1-16. <https://doi.org/10.1242/jeb.206839>

Souchet J., Bossu C., Darnet E., Le Chevalier H., Poignet M., Trochet A., Bertrand R., Calvez O., Martinez-Silvestre A., Mossoll-Torres M., Guillaume O., Clobert J., Barthe L., Pottier G., Philippe H., Gangloff E. J. & Aubret F. (2021). High temperatures limit developmental resilience to high-elevation hypoxia in the snake *Natrix maura* (Squamata: Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society* **132**(1): 116-133. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa182>

Souchet J., Gangloff E. J., Micheli G., Bossu C., Trochet A., Bertrand R., Clobert J., Calvez O., Martinez-Silvestre A., Darnet E., Le Chevalier H., Guillaume O., Mossoll-Torres M., Barthe L., Pottier G., Philippe H. & Aubret F. (2020). High-elevation hypoxia impacts perinatal physiology and performance in a potential montane colonizer. *Integrative Zoology* **15**(6): 544-557. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12468>

Souchet J., Josserand A., Darnet E., Le Chevalier H., Trochet A., Bertrand R., Calvez O., Martinez-Silvestre A., Guillaume O., Mossoll-Torres M., Pottier G., Philippe H., Aubret F. & Gangloff E. J. (2023). Embryonic and juvenile snakes (*Natrix maura*, Linnaeus 1758) compensate for high elevation hypoxia via shifts in cardiovascular physiology and metabolism. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* **339**(10): 1102-1115. <https://doi.org/10.1002/jez.2756>

RÉFÉRENCE DES PUBLICATIONS CLÉS DANS LA THÉMATIQUE

Bodensteiner B. L., Gangloff E. J., Kouyoumdjian L., Muñoz M. M. & Aubret F. (2021). Thermal-metabolic phenotypes of the lizard *Podarcis muralis* differ across elevation, but converge in high-elevation hypoxia. *Journal of Experimental Biology* **224**(24): 1-10. <https://doi.org/10.1242/jeb.243660>

Gangloff E. J. & Telemeco R. S. (2018). High Temperature, Oxygen, and Performance: Insights from Reptiles and Amphibians. *Integrative and Comparative Biology* **58**(1): 9-24. <https://doi.org/10.1093/icb/icy005>

González-Morales J. C., Quintana E., Díaz-Albiter H., Guevara-Fiore P. & Fajardo V. (2015). Is erythrocyte size a strategy to avoid hypoxia in Wiegmann's Torquate Lizards (*Sceloporus torquatus*)? Field evidence. *Canadian Journal of Zoology* **93**: 377-382. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0265>

Li J. -T., Gao Y. -D., Xie L., Deng C., Shi P., Guan M. -L., Huang S., Ren J. -L., Wu D. -D., Ding L., Huang Z. -Y., Nie H., Humphreys D. P., Hillis D. M., Wang W. -Z. & Zhang Y. -P. (2018). Comparative genomic investigation of high-elevation adaptation in ectothermic snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**(33): 8406-8411. <https://doi.org/10.1073/pnas.1805348115>

Li W., Liang S., Wang H., Xin Y., Lu S., Tang X. & Chen Q. (2016). The Effects of Chronic Hypoxia on Thermoregulation and Metabolism in *Phrynocephalus vlangalii*. *Asian Herpetological Research* **7**(2) : 103-111. <https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.150010>

Li X., Wu P., Ma L., Huebner C., Sun B. & Li S. (2020). Embryonic and post-embryonic responses to high-elevation hypoxia in a low-elevation lizard. *Integrative Zoology* **15**(4): 338-348. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12441>

Lu S., Xin Y., Tang X., Yue F., Wang H., Bai Y., Niu Y. & Chen Q. (2015). Differences in Hematological Traits between High- and Low-Altitude Lizards (Genus *Phrynocephalus*). *PLOS ONE* **10**(5): 1-16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125751>

Parker S. L. & Dimkovikj V. H. (2019). Effects of regional hypoxia and incubation temperature on growth, differentiation, heart mass, and oxygen consumption in embryos of the leopard gecko (*Eublepharis macularius*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **227**: 51-59. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.09.006>

Plasman M., McCue A. B. M. D. & Vega-Pérez A. H. D. (2020). Resting metabolic rates increase with elevation in a mountain-dwelling lizard. *Integrative Zoology* **15**(5) : 363-374. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12434>

Date de soumission : mardi 7 janvier 2025

Date d'acceptation : jeudi 6 mars 2025

Date de publication : vendredi 14 mars 2025

Editeur-en-Chef : Jean-Marie BALLOUARD

Editeur associé : Aurélien MIRALLES

Relecteur : Philippe GENIEZ