

Projet Recherche Innovation 2024-2025

**Les relations entre changement climatique, paysage
thermique et distribution des ectothermes.**



Lézard vert occidental (*Lacerta bilineata*)

Francis ISSELIN (sous la direction de)

Juliette HELSON

Les relations entre changement climatique, paysage thermique et distribution des ectothermes.

Une revue de littérature sur les lézards

Francis ISSELIN

Juliette HELSON

Année 2024-2025

AVERTISSEMENT

Cette recherche a fait appel à des lectures, enquêtes et interviews. Tout emprunt à des contenus d'interviews, des écrits autres que strictement personnel, toute reproduction et citation, font systématiquement l'objet d'un référencement.

L'auteur (les auteurs) de cette recherche a (ont) signé une attestation sur l'honneur de non plagiat.

FORMATION PAR LA RECHERCHE, PROJET DE FIN D'ETUDES EN GENIE DE L'AMENAGEMENT ET DE L'ENVIRONNEMENT

La formation au génie de l'aménagement et de l'environnement, assurée par le département aménagement et environnement de l'Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, associe dans le champ de l'urbanisme, de l'aménagement des espaces fortement à faiblement anthropisés, l'acquisition de connaissances fondamentales, l'acquisition de techniques et de savoir faire, la formation à la pratique professionnelle et la formation par la recherche. Cette dernière ne vise pas à former les seuls futurs élèves désireux de prolonger leur formation par les études doctorales, mais tout en ouvrant à cette voie, elle vise tout d'abord à favoriser la capacité des futurs ingénieurs à :

- Accroître leurs compétences en matière de pratique professionnelle par la mobilisation de connaissances et de techniques, dont les fondements et contenus ont été explorés le plus finement possible afin d'en assurer une bonne maîtrise intellectuelle et pratique,
- Accroître la capacité des ingénieurs en génie de l'aménagement et de l'environnement à innover tant en matière de méthodes que d'outils, mobilisables pour affronter et résoudre les problèmes complexes posés par l'organisation et la gestion des espaces.

La formation par la recherche inclut un exercice individuel de recherche, le projet de fin d'études (P.F.E.), situé en dernière année de formation des élèves ingénieurs. Cet exercice correspond à un stage d'une durée minimum de trois mois, en laboratoire de recherche, principalement au sein de l'équipe Dynamiques et Actions Territoriales et Environnementales de l'UMR 7324 CITERES à laquelle appartiennent les enseignants-chercheurs du département aménagement.

Le travail de recherche, dont l'objectif de base est d'acquérir une compétence méthodologique en matière de recherche, doit répondre à l'un des deux grands objectifs :

- Développer toute ou partie d'une méthode ou d'un outil nouveau permettant le traitement innovant d'un problème d'aménagement
- Approfondir les connaissances de base pour mieux affronter une question complexe en matière d'aménagement.

Afin de valoriser ce travail de recherche nous avons décidé de mettre en ligne sur la base du Système Universitaire de Documentation (SUDOC), les mémoires à partir de la mention bien.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon tuteur Francis ISSELIN qui a proposé ce sujet et qui a suivi mon avancée tout au long de ce travail.

Ce sont également les professeurs ayant dispensé l'unité d'enseignement *Méthodologie de la recherche* que je souhaite remercier pour les bases théoriques et pratiques qui nous ont été partagées.

Enfin, je remercie Samuel CROUZET pour avoir co-rédigé l'introduction de ce rapport lors de notre semestre 8 en 4^{ème} année et Béatrice GOURAUD pour avoir pris le temps de relire mon rapport et d'y apporter quelques conseils.

SOMMAIRE

Introduction	8
I. Les ectothermes, des espèces sensibles au changement climatique	8
1. Les impacts du changement climatique sur les écosystèmes	8
2. Les paysages thermiques et leur dépendance au changement climatique	8
3. Les ectothermes : de multiples stratégies d'adaptations face au changement climatique ...	9
II. Différentes échelles influençant sur la distribution des ectothermes	10
1. Une distribution déterminée par l'histoire.....	10
2. Des sensibilités différentes chez les ectothermes selon les latitudes	10
3. La distribution des ectothermes dans des paysages thermiques modelés par la couverture végétale	11
III. La distribution des ectothermes, un enjeu plein d'intérêt à approfondir	11
Méthodologie.....	12
Résultats et discussion	14
I. L'importance de la localisation et de l'échelle spatiale considérée dans l'étude du comportement thermorégulateur des lézards.....	14
1. La localisation, un facteur déterminant de l'adaptation des lézards au réchauffement des températures	14
2. Le rôle des échelles utilisées.....	15
II. Analyse des genres de lézards étudiés : identification des biais de recherche et des besoins d'exploration future.....	16
1. L'exemple du genre <i>Sceloporus</i>	17
2. L'exemple du genre <i>Anolis</i>	19
III. Comparaison des approches méthodologiques dans l'étude des lézards : Apports et limites des différentes méthodes	20
1. Modélisations informatiques.....	20
2. La collecte des données sur le terrain et en laboratoire.....	22
IV. Les impacts du changement climatique sur la structure des paysages thermiques et la thermorégulation des lézards	23
Conclusion et limites	25
Annexes	27
Bibliographie	31

TABLE DES FIGURES

Tableaux

Tableau 1 : Espèces étudiées du genre <i>Sceloporus</i> , lieux d'études et auteurs, J. Helson, 2025.....	18
Tableau 2 : Espèces étudiées du genre <i>Anolis</i> , lieux d'études et auteurs, J. Helson, 2025	19
Tableau 3 : Les principales variables utilisées dans les modèles mécanistes en fonction des auteurs, J. Helson, 2025.....	21
Tableau 4 : Récapitulatif des lacunes sur le sujet du changement climatique, du paysage thermique et des lézards, J. Helon, 2025	26

Figures

Figure 1 : Les articles sélectionnés et lus selon les différents résultats (nombre d'articles = 23), J. Helson, 2025	12
Figure 2 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles sur les ectothermes et l'environnement/paysage thermique, J. Helson, 2025	13
Figure 3 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles sur les lézards et l'environnement/paysage thermique, J. Helson, 2025.....	13
Figure 4 : Carte pondérée de la répartition mondiale des études lues (n=18), J. Helson, 2025	14
Figure 5 : Nombre d'études par échelle utilisée (nombre d'articles =21), J. Helson, 2025	16
Figure 6 : Nombre d'occurrences des genres de lézards étudiés dans la littérature (nombre d'articles = 21), J. Helson, 2025	17
Figure 7 : Nombre d'études lues (n=23) par méthode, J. Helson, 2025	20
Figure 8 : Schéma d'un environnement homogène et hétérogène, J. Helson, 2025	23

Annexes

Annexe 1 : Mots clefs pour chaque article, J. Helson, 2025.....	27
Annexe 2 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles portant sur le paysage/environnement thermique et les ectothermes, J. Helson, 2025.....	28
Annexe 3 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles portant sur le paysage/environnement thermique et les lézards, J. Helson, 2025.....	28
Annexe 4 : Répartition par pays des articles, J. Helson, 2025	28
Annexe 5 : Répartition des auteurs selon les échelles utilisées, J. Helson, 2025.....	29
Annexe 6 : Détail des genres par article, J. Helson, 2025	29
Annexe 7 : Méthodes utilisées par chaque article, J. Helson, 2025	30

Introduction

I. Les ectothermes, des espèces sensibles au changement climatique

Les ectothermes sont aujourd'hui au cœur des enjeux de sauvegarde de la biodiversité et évoluent dans un climat en plein dérèglement.

1. Les impacts du changement climatique sur les écosystèmes

Le changement climatique est le principe de modification à long et court terme du climat. Il est dû à de nombreux facteurs qui résultent en un réchauffement global de l'air, des terres et des océans. Ce dérèglement est à l'origine un phénomène naturel s'expliquant par la variation de l'activité du soleil et des cycles de la Terre. Mais il est aujourd'hui incontestablement accentué par les activités humaines.

En effet, les gaz à effet de serre émis par les moyens de transports, les industries ou encore l'élevage augmentent les températures atmosphériques. Depuis 1870, c'est une augmentation de $0,8 \pm 0,2$ °C qui a été observée (Puget *et al.*, 2010). Ce phénomène de réchauffement des températures s'accroît avec la rétroaction glace-albédo (Lola, 2023). Le changement climatique, au-delà des hausses de températures, se traduit par un dérèglement des précipitations. En effet, les cycles biogéochimiques comme le cycle de l'eau sont perturbés. Ces modifications se répercutent ainsi négativement sur les écosystèmes.

La déforestation ou l'agriculture intensive sont d'autres exemples des activités humaines impactant notre climat. Ces changements d'utilisation des terres ont un effet direct sur la répartition des espèces dans l'espace.

Ces changements rapides du climat affectent directement les êtres vivants, notamment les ectothermes qui sont très sensibles à ces dérèglements. Par exemple, 41% des amphibiens et 18% des reptiles sont menacés d'extinction à l'échelle mondiale (UICN, 2023).

2. Les paysages thermiques et leur dépendance au changement climatique

Le terme de paysage thermique reste assez vague dans la littérature scientifique. Peu d'articles en définissent bien le sens. Il reste cependant possible d'en donner une approche compréhensible grâce aux éléments suivants.

Tout d'abord un paysage se définit de plusieurs manières. Il peut être vu comme une mosaïque organisée d'écosystèmes. Il est hétérogène, défini spatialement et intègre les activités humaines (Burel *et al.*, 2012). Le géographe français Georges Bertrand définit le paysage comme "le résultat de la combinaison dynamique, donc instable, d'éléments physiques, biologiques et anthropiques qui, en réagissant dialectiquement les uns sur les autres, [en font] un ensemble unique et indissociable en perpétuelle évolution". (Bertrand, 1978)

Ces définitions assez anthropocentrées révèlent cependant les notions d'hétérogénéité et d'évolution. Le paysage thermique fait référence à la distribution spatiale et temporelle des températures dans un environnement donné. Il est caractérisé par différentes propriétés thermiques qu'ont les divers types de surfaces composant ce paysage. Ces propriétés thermiques sont déterminées par l'albédo, les types de végétation, le recouvrement du sol mais aussi les reliefs qui créent des microclimats.

Un concept qui s'en rapproche et qui s'avère complémentaire est celui d'environnement thermique. Il permet d'étudier les différentes conditions thermiques d'un habitat (température de l'air, température de surface, rayonnement solaire, flux de chaleur) en mettant l'accent principalement sur les caractéristiques générales des températures du milieu sans spécifier leur distribution dans l'espace

(Song *et al.*, 2020). Il participe finalement à la caractérisation du paysage thermique. Il est principalement utilisé pour déterminer si les conditions thermiques d'un habitat correspondent aux besoins physiologiques des ectothermes. Il s'agit d'une approche permettant d'étudier avec précision l'impact du changement climatique sur les ectothermes. Son échelle d'étude est généralement régionale voire globale, contrairement à celle utilisée pour le paysage thermique qui se veut être régionale voire locale.

Il est important de spécifier le fait que l'activité humaine influe sur les paysages et environnements thermiques à toutes les échelles, que ce soit par l'urbanisation ou à travers notre participation au réchauffement climatique.

Les paysages et environnements thermiques sont en constante évolution et le changement rapide du climat y joue son rôle. Ces grands changements de températures dans nos paysages conditionnent la distribution de nombreuses espèces tels que les ectothermes.

3. Les ectothermes : de multiples stratégies d'adaptations face au changement climatique

Du grec ancien "ektos" qui signifie externe et "therme" chaud, les ectothermes sont des animaux dont la température corporelle dépend principalement des sources extérieures de chaleur (Française, 2024). Il peut s'agir de poissons, d'amphibiens, d'insectes ou encore de reptiles. Plusieurs moyens existent pour réguler leur température corporelle : ils peuvent être physiologiques, morphologiques ou comportementaux (Heinrich in Guillon, 2012). Ces moyens de régulation vont différer selon plusieurs paramètres tels que les températures extérieures, l'altimétrie, la latitude, le taux d'humidité, les précipitations, les taxons, les stratégies de survie...

Les différentes composantes de la température corporelle jouent également un rôle dans la réponse aux changements des températures extérieures. En effet, Gilbert & Miles (2017) indiquent que "la température de préférence (T_{pref}) définie par la température corporelle choisie en l'absence de contraintes écologiques [...] est souvent utilisée pour évaluer comment le changement climatique affecte à la fois la vulnérabilité à l'extinction et les changements d'activité".

La plage de tolérance thermique, c'est-à-dire "la température minimale (CT_{min}) et maximale (CT_{max}) à laquelle l'activité peut être soutenue" (Gilbert & Miles, 2017) va également conditionner le comportement des individus selon les différentes températures et donc ses chances de survie. + ajouter des explications sur la plage de températures préférées (PTR)

La température optimale (T_{opt}) est quant à elle la température à laquelle la performance de l'individu est maximale (Lelièvre, 2010). Martin & Huey (in Gilbert & Miles, 2017) ont mis en évidence que T_{opt} était généralement plus faible que T_{pref} . Cela signifie que plus T_{pref} est élevée, plus l'écart entre ces valeurs est important et donc que la tolérance de l'individu aux changements de température est plus grande. Les T_{pref} et T_{opt} sont différentes chez chaque espèce, elles ne vont donc pas réagir de la même manière aux changements des températures de leur environnement. Pour s'adapter à ces changements, les ectothermes peuvent également modifier leurs comportements en se déplaçant vers des zones de températures différentes. À développer

La plupart des ectothermes étant menacés, il apparaît comme nécessaire de s'intéresser de plus près à leurs réponses face à ces réchauffements. Mieux comprendre leurs stratégies de régulation permet ainsi d'appréhender leurs réactions face au changement climatique et d'envisager des mesures de conservation.

II. Différentes échelles influençant sur la distribution des ectothermes

La distribution peut se définir comme étant le résultat d'une réponse dynamique d'une espèce ayant sa sensibilité propre face à un environnement donné (Guillon, 2012).

La distribution des ectothermes dans les paysages thermiques dépend ainsi de nombreux facteurs tels que les paramètres abiotiques, les interactions biotiques ainsi que les facteurs historiques.

1. Une distribution déterminée par l'histoire

L'alternance de grandes périodes glaciaires et « chaudes » a poussé des espèces à se déplacer, et à évoluer à certaines latitudes et longitudes. Ces distributions sur le globe des biomes ayant subies des migrations historiques s'observent encore aujourd'hui (Guillon, 2012).

Durant les périodes glaciaires, les conditions climatiques froides ont provoqué un déplacement altitudinal et latitudinal considérable des biomes (Hewitt, 2004). Toutes les espèces n'ont pas réagi de la même façon. En effet, les espèces vivant dans des zones tempérées ont probablement subi une série de contractions de leurs aires de distribution en périodes glaciaires. Inversement, les espèces adaptées au climat froid subiraient actuellement (période « chaude ») une contraction plus ou moins importante de leur aire de distribution (Schmitt 2007 ; Svenning *et al.* 2008).

Nous comprenons ainsi que la distribution actuelle d'une espèce est en grande partie le résultat de son passé.

2. Des sensibilités différentes chez les ectothermes selon les latitudes

Les ectothermes sont dépendants des paysages thermiques qui ont tendance à évoluer rapidement vers un réchauffement global. Leur distribution est alors directement impactée par le réchauffement climatique. En effet, on observe aussi bien une progression des limites nord de distribution qu'une régression des limites sud (Parmesan & Yohe in Guillon, 2012). Le changement climatique a un impact différent sur les ectothermes en fonction des latitudes. Les changements de température en latitudes équatoriales sont moins importants qu'à des latitudes plus hautes ou plus basses. Les ectothermes vivants près de l'équateur sont cependant plus sensibles même à de faibles changements. Leur sensibilité physiologique aux changements de température est plus délétère car ils vivent plus proche de leur température optimale (Deutsch *et al.*, 2008). Les ectothermes de plus hautes latitudes subissent donc de plus gros changements de température mais cela les impacte finalement moins car ils ont une plus grande tolérance. Ils vivent même souvent à des températures plus basses que leur température optimale. Le réchauffement climatique pourrait potentiellement améliorer leurs aptitudes (Deutsch *et al.*, 2008).

Cependant ces résultats sont à prendre avec du recul car toutes les adaptations des espèces de climat froid (énergétiques et hydriques) n'ont pas été prises en compte (Dillon *et al.* in Guillon, 2012). Les espèces boréales semblent ainsi rester particulièrement vulnérables. En effet, une régression des marges de distribution altitudinale ou latitudinale des espèces spécialistes des climats froids est déjà observée (Franco *et al.* in Guillon, 2012).

Ainsi, la persistance future des ectothermes terrestres adaptés au climat froid reste une problématique à approfondir.

Ces conclusions d'un fort impact dû au changement climatique sur les ectothermes tropicaux sont peu rassurantes, les tropiques étant les zones géographiques où la biodiversité y est la plus importante (Deutsch *et al.*, 2008). Les distributions des ectothermes suivraient ainsi une tendance à remonter vers des latitudes plus hautes (Parmesan & Yohe in Guillon, 2012).

3. La distribution des ectothermes dans des paysages thermiques modelés par la couverture végétale

La présence et le type de végétation dans le paysage thermique va influencer la répartition des ectothermes, à une échelle plus fine que le climat. En effet, la végétation modifie le recouvrement du sol qui absorbe plus ou moins la chaleur et crée des zones d'ombres. Ces deux facteurs influencent donc la température ressentie par les ectothermes.

A titre d'exemple, l'invasion des plantes exotiques envahissantes, causée par l'activité des hommes, peut entraîner une augmentation de l'hétérogénéité thermique dans l'écosystème, créant des microclimats différents par rapport aux zones non envahies (García & Clusella-Trullas, 2019).

Le réchauffement climatique va également entraîner la disparition de plusieurs essences végétales, causant la modification du paysage thermique et donc de la distribution des ectothermes. En effet, les variations de température peuvent influencer les choix de microhabitats, les périodes d'activité, les temps d'exposition au soleil et les stratégies de thermorégulation des espèces ectothermes pour maintenir des températures corporelles optimales (García & Clusella-Trullas, 2019). Selon les besoins physiologiques des espèces, certains ectothermes ont besoin de s'exposer au soleil, entraînant un risque de prédation plus important (Webb & Whiting in Guillon, 2012).

Ces variations de températures peuvent provoquer des déplacements de populations, des changements dans la composition des communautés et des perturbations dans les interactions écologiques au sein de l'écosystème. Le risque de prédation peut pousser les animaux à rester dans leur refuge, ce qui aura un impact souvent défavorable sur leur thermorégulation (Polo *et al.* in Guillon, 2012). Finalement, la présence d'espèces concurrentes va influencer la distribution des ectothermes.

III. La distribution des ectothermes, un enjeu plein d'intérêt à approfondir

Les paysages thermiques formant les habitats des ectothermes sont grandement bouleversés par le changement climatique. Ces derniers de par leur dépendance à la température adoptent donc différentes stratégies d'adaptation qu'elles soient physiologiques ou comportementales.

Observer leur distribution dans l'espace permet ainsi de comprendre ces mécanismes d'adaptation. De plus, les ectothermes se régulant grâce à leur environnement extérieur, se révèlent être des indicateurs sensibles des changements climatiques.

Mieux connaître ces thématiques est un enjeu de premier intérêt à l'ère d'une évolution rapide de la biodiversité. L'extinction croissante d'espèces ectothermes impacte le fonctionnement des écosystèmes précipitant ainsi l'extinction d'autres espèces. Ces interdépendances entre biodiversité et climat aggrave ainsi le dérèglement climatique.

Le but de cette revue de littérature est donc d'établir un portrait synthétique des connaissances actuelles de l'impact du changement climatique sur le paysage thermique et la distribution des ectothermes. Ainsi, nous pourrions mettre en lumière les thématiques qui pourraient être abordées dans les futurs projets de recherche pour compléter la littérature scientifique.

Cette revue de littérature sur les reptiles afin d'approfondir davantage le sujet. En effet, les espèces de reptiles de par leur diversité spécifique et leur sensibilité au changement climatique peuvent révéler des informations importantes sur la santé globale des écosystèmes. Près de 19% des reptiles sont menacés d'extinction (Admin, 2023), notamment à cause du réchauffement des températures, c'est pourquoi il est nécessaire de se pencher sur ce sujet. Il s'agit également du taxon présentant le moins d'études sur le changement climatique et les paysages (Nowakowski *et al.*, 2018). Nous nous concentrerons plus spécifiquement sur les lézards, notamment parce que 39 % des populations de lézards disparaîtraient dans le monde d'ici 2080 (Sinervo, 2010).

Méthodologie

Notre méthodologie porte sur la recherche de mots clefs dans *Web of science* et *Google Scholar*. Nous avons utilisé principalement *Web of science* car cette base de données permet de filtrer les articles avec un nombre de critères exhaustifs. Le but est d'identifier le nombre d'articles portant sur les termes de notre sujet. Les mots entrés sont en anglais afin de ne pas nous limiter aux travaux français, moins nombreux que ceux anglophones.

Afin d'avoir une idée globale de l'intérêt porté à ce sujet par la communauté scientifique, nous avons établi deux histogrammes montrant l'évolution du nombre d'articles sur l'environnement thermique/le paysage thermique, les ectothermes/lézards du 1er janvier 2000 au 31 décembre 2024. La recherche avancée a été effectuée via la formule suivante dans *Web of Science* : TS=("thermal landscape*") AND TS=("ectotherm*" OR "reptile*" OR "insect*" OR "amphibian*" OR "fish*").

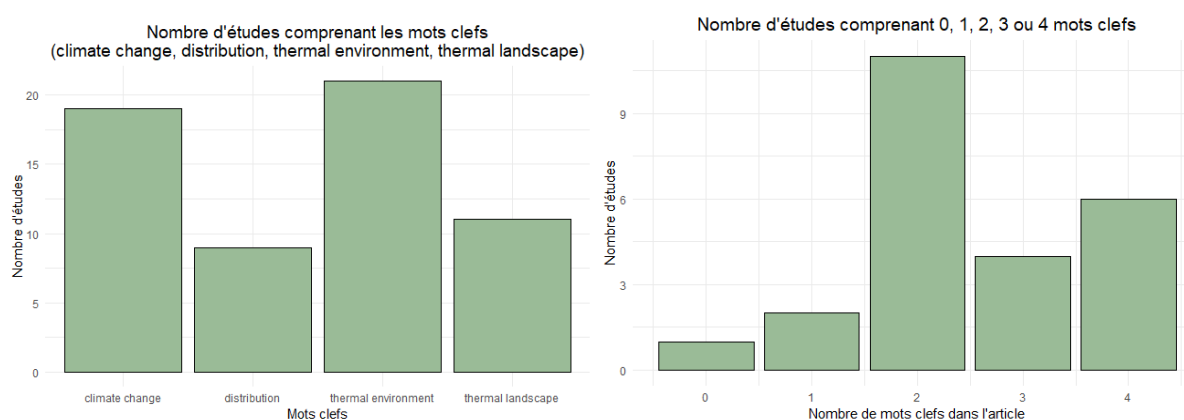
Pour choisir les articles spécifiques à notre sujet d'étude, nous avons réalisé d'autres recherches par mots clefs dans *Web of Science* : TS=("thermal landscape*" AND "lizard*"), TS=("thermal environment*" AND "lizard*"), TS=("climate change*" AND "lizard*") et TS=("distribution*" AND "lizard*").

Une recherche classique a été effectuée dans *Google Schola* pour compléter la littérature déjà sélectionnée.

C'est un total de 23 articles qui ont été retenus, dont une revue de littérature (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014) et deux méta-analyses [(Sinervo *et al.*, 2010), (A. Justin Nowakowski *et al.*, 2018b)].

Les mots clefs ressortant le plus dans ces articles sont "thermal environment" (n=21) et "climate change" (n=19). C'est le terme "distribution" qui est le moins présent dans les articles lus (n=9) (*voir figure 1, annexe 1*). Comme vu précédemment, le terme de paysage thermique est encore peu répandu mais les concepts sous-jacents restent étudiés dans d'autres articles, notamment ceux portant sur l'environnement thermique.

Seulement six articles contiennent les quatre termes clefs, à savoir "climate change", "distribution", "thermal environment" et "thermal environment" (*voir figure 1, annexe 1*). Près de la moitié (n=11) des articles contiennent deux mots clefs. Un article ne contient aucun mot clef (R. A. AVERY, 1978) mais a permis néanmoins d'ajouter des éléments de compréhension. De ce fait, cet article a été exclu des résultats suivants.



Après avoir lu les articles et rempli un tableau comportant les informations essentielles (titre, auteurs, année et journal de publication de l'article, objet(s) d'étude, lieu(x), hypothèses et/ou question de

recherche, méthodes, résultats et conclusion), nous avons dressé différents graphiques et tableaux synthétisant les informations pertinentes dont la méthode est spécifiée pour chacun d'entre eux dans la partie *Résultats et Discussion*. Les données brutes pour chaque graphique sont jointes en annexe.

Avant de confronter les études entre elles pour en dégager des points de convergence ou de divergence, mettre en lumière leurs avancées et leurs lacunes, il est intéressant d'avoir une idée de l'évolution de l'intérêt pour ce sujet.

Il est notable que le sujet sur l'environnement thermique et les ectothermes connaît un intérêt croissant depuis les années 2000 (voir figure 1, annexe 2). Le concept de paysage thermique apparaît lui plus tardivement (le premier article en 2006) et possède une moindre attention. Le nombre d'articles se compte en dizaines alors qu'il se compte en centaines pour l'environnement thermique. Cela peut s'expliquer notamment par la complexité à étudier le paysage thermique, concept dynamique demandant de prendre en compte davantage de paramètres.

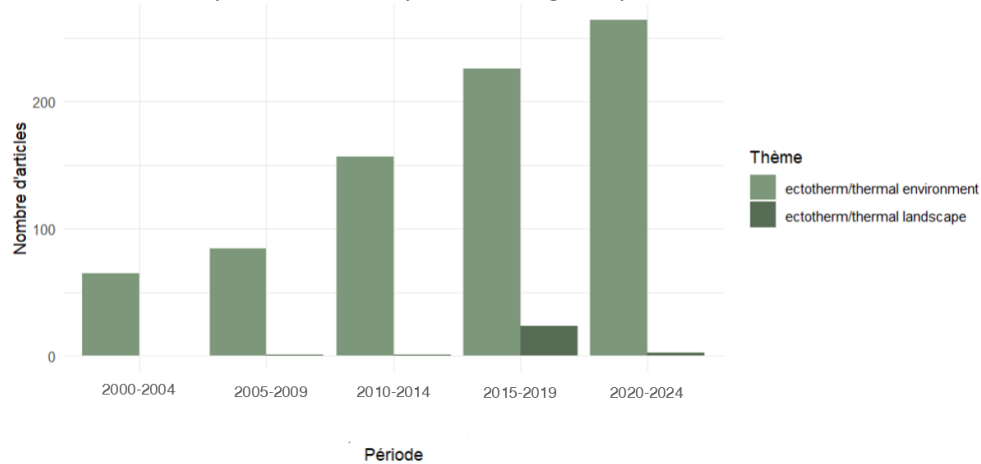


Figure 2 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles sur les ectothermes et l'environnement/paysage thermique, J. Helson, 2025

Parallèlement, le nombre d'articles portant sur les paysages thermiques ou l'environnement thermique et les lézards a connu une forte croissance depuis le début des années 2000 (10 fois plus pour le paysage thermique et 1,7 fois plus pour l'environnement thermique) (voir figure 2, annexe 3).

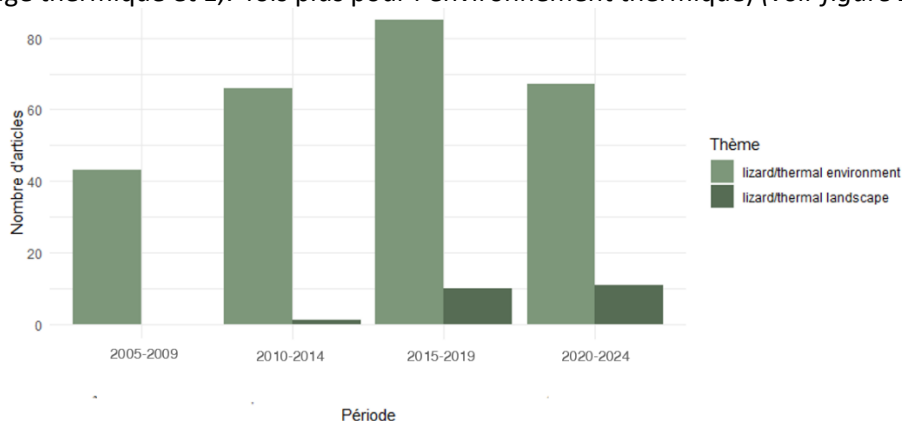


Figure 3: Évolution à travers le temps du nombre d'articles sur les lézards et l'environnement/paysage thermique, J. Helson, 2025

L'intérêt croissant des chercheurs pour ce sujet mis en évidence par les précédents graphes confirme d'autant plus l'importance de réaliser une revue de littérature pour dresser l'état actuel des connaissances.

Résultats et discussion

I. L'importance de la localisation et de l'échelle spatiale considérée dans l'étude du comportement thermorégulateur des lézards

Les températures et climats diffèrent selon la localisation géographique. Or, les conditions climatiques de l'habitat de l'espèce conditionnent les propriétés thermorégulatrices des lézards. Afin d'avoir une idée globale des différents modes de thermorégulation, il est nécessaire d'identifier les zones d'études utilisées dans les recherches des articles lus.

De plus, certaines zones sont plus touchées par le changement climatique, comme c'est le cas des pôles. C'est pourquoi connaître la localisation des études réalisées est important pour pouvoir dégager les zones d'études dans lesquelles il serait nécessaire de réaliser des études.

L'échelle d'étude utilisée a également toute son importance. Effectivement, les paramètres étudiés auront des niveaux de précision différente selon l'échelle, ne permettant pas de faire les mêmes conclusions.

1. La localisation, un facteur déterminant de l'adaptation des lézards au réchauffement des températures

La carte représentant la distribution spatiale des études réalisées a été effectuée à partir de 18 articles (voir figure 4, annexe 4). Cela s'explique par le fait que deux méta-analyses ne précisent pas la localisation des études (car elles comprennent plusieurs taxons) et deux articles utilisant des données issues de la littérature scientifique, sans préciser la localisation (du fait du grand nombre de données).

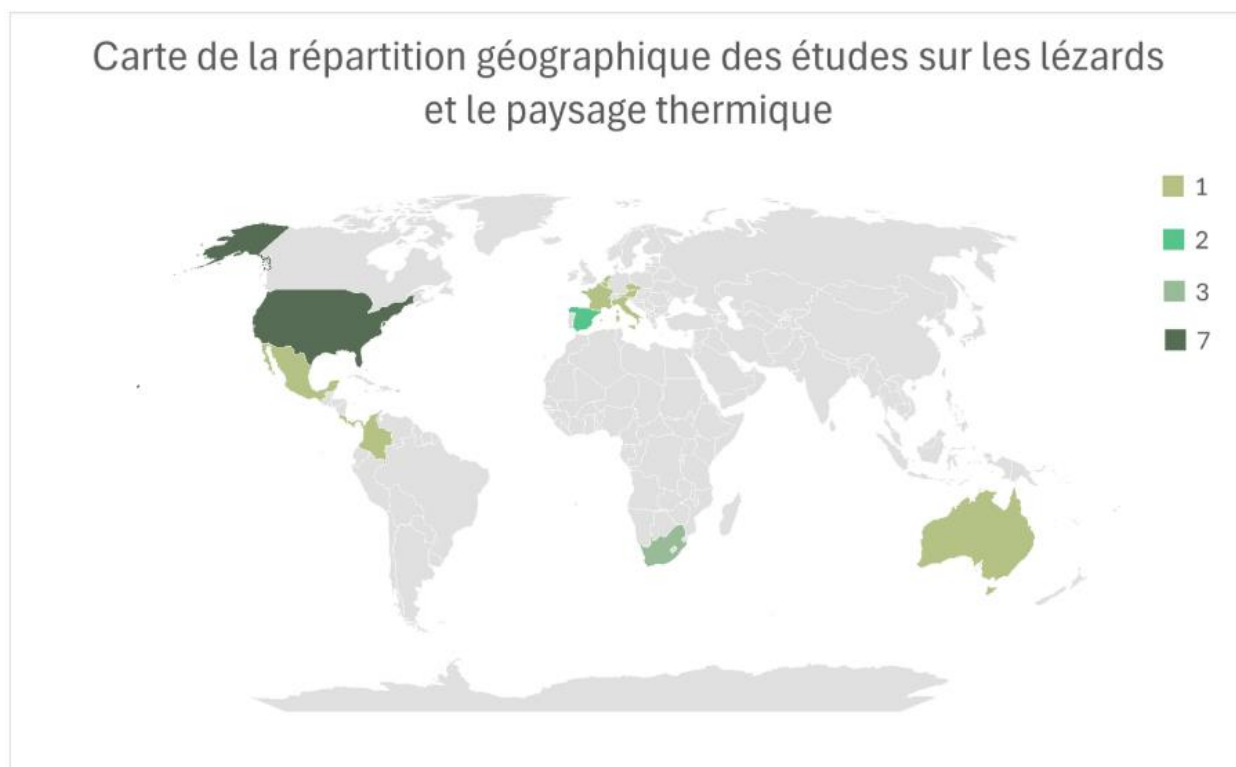


Figure 4 : Carte pondérée de la répartition mondiale des études lues (n=18), J. Helson, 2025

Il est observable que la majorité des travaux a été effectuée aux États-Unis (n=7). Ils sont également principalement situés dans l'hémisphère Nord. Or, les ectothermes les plus menacées se situent dans l'hémisphère Sud et tout particulièrement en Asie du Sud-Est et en Afrique de l'Ouest (Cox *et al.*, 2022), en Amérique du Sud et Australie (UICN) ainsi que dans les zones tropicales (Sears, M. W., & Angilletta, M. J., 2015), du fait de leur plage de tolérance thermique étroite.

Effectivement, les espèces vivant dans des milieux avec une faible variation des températures (généralement dans les déserts et les zones tropicales) vont avoir une plage thermique étroite, c'est-à-dire que l'intervalle de température avec lequel l'individu peut se mouvoir est relativement restreint. Ces espèces spécialistes sont plus vulnérables au réchauffement des températures. Elles atteignent plus rapidement leur CT_{max} , température à laquelle l'individu a des capacités de déplacement fortement réduites qui peuvent mettre sa survie en jeu. C'est pourquoi il est nécessaire de réaliser des recherches approfondies sur les lézards vivant dans les tropiques.

Pour éviter d'atteindre des températures trop élevées, les espèces migrent en altitude ou en latitude pour retrouver des températures correspondant davantage à leurs besoins. Cela va avoir pour conséquence de réduire les niches disponibles (Nowakowski, A. J. *et al.*, 2018b). Ces migrations viennent modifier les relations inter et intra-espèces dans le nouvel habitat et peuvent alors générer des conflits pour les ressources. Ce changement d'habitat vient aussi changer les relations trophiques et donc éventuellement émerger de nouveaux prédateurs pour les espèces migratoires.

Seulement, que peu d'études ont été réalisées en altitude (n=9) [(Stephen C. Adolph et Warren P. Porter, 1993), (Van Damme, R *et al.*, 1990), (Zaida Ortega *et al.*, 2016), (A. Justin Nowakowski *et al.*, 2018b), (Melissa Plasman *et al.*, 2024), (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014), (Lumír Gvoňdík, 2002), (Shu-Ping Huang *et al.*, 2014), (David Rozen-Rechels *et al.*, 2020)] alors que les spécialistes du froid de haute montagne sont particulièrement en danger au vu de leur physiologie thermique. Cela s'explique par le fait que leur performance de déplacement augmente lentement jusqu'à leur optimum thermique (T_{opt}) pour chuter drastiquement une fois dépassé. Les plages de température où sa performance de déplacement est optimale sont donc fortement restreintes. Un fort réchauffement des températures peut donc avoir de graves conséquences sur ces espèces (Zaida Ortega *et al.*, 2016).

C'est pourquoi il faudrait réaliser davantage d'études sur la compréhension de la biologie à haute altitude [(Zaida Ortega *et al.*, 2016), (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014), (David Rozen-Rechels *et al.*, 2020)] mais aussi sur le relief (Michael W. Sears *et al.*, 2015).

Effectivement, le relief offre aux lézards une diversité thermique locale leur permettant de thermoréguler plus aisément. Ces microclimats pourraient donc réduire les pressions sélectives sur la physiologie thermique des lézards, comme a montré l'étude de Michael W. Sears *et al.* (2011) sur les espèces du genre *Sceloporus*.

A l'inverse, les espèces de lézards confrontées à de grandes variations thermiques au cours de l'année (dans les milieux tempérés ou en haute altitude) ont une plage de tolérance thermique plus large. Par conséquent, elles vont être moins amenées à migrer et vont conserver des aires de répartition relativement importantes (Raymond B. Huey *et al.*, 2012), (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014)]. Elles seront donc généralement moins en danger face au réchauffement des températures.

2. Le rôle des échelles utilisées

Au-delà de la localisation de l'étude, il est important de garder à l'esprit que l'échelle considérée joue un grand rôle quant aux observations et conclusions qui peuvent être faites.

La figure 5 (voir annexe 5) a été réalisée à partir des données de 21 articles. En effet, l'article de Susana Clusella-Trullas *et al.* (2011), étant une méta-analyse n'a pas précisé l'échelle de chaque étude et deux études ont réalisé uniquement des expériences de laboratoire [(R. A. Avery, 1978) et (Van Damme, R *et al.*, 1990)], étudiant davantage la physiologie des lézards que le rôle du paysage/environnement peut jouer dans la thermorégulation des lézards. C'est pourquoi ces trois articles n'ont pas été comptabilisés.

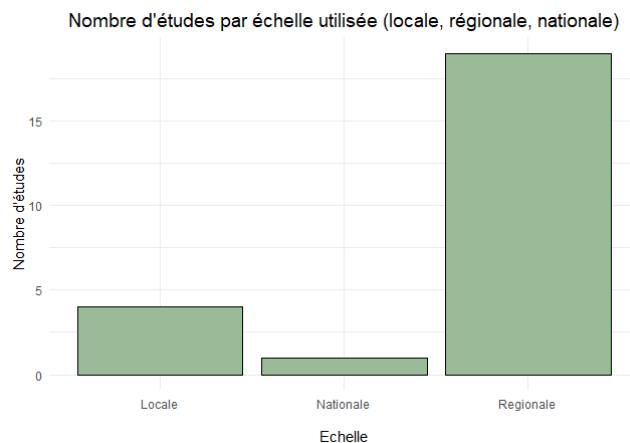


Figure 5 : Nombre d'études par échelle utilisée (nombre d'articles =21), J. Helson, 2025

Il est clairement observable que l'échelle régionale est la plus utilisée et de loin ($n_{\text{régionale}}=19$, $n_{\text{locale}}=4$, $n_{\text{nationale}}=1$). Beaucoup ont utilisé une échelle régionale, notamment parce que la majorité des méthodologies ont été développées à cette échelle.

A contrario, seulement quatre études ont employé une échelle locale. Pourtant, il est ressorti de nombreux articles la nécessité de faire des recherches à l'échelle locale afin d'avoir des résultats plus fins et précis [(Michael W. Sears *et al.*, 2011 & 2015), (A. Justin Nowakowski *et al.*, 2018b), (Teng Fei, 2013 & 2012), (Raquel A. Garcia *et al.*, 2019), (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014)]. Changer l'échelle reviendrait à changer donc de méthodologie, tâche chronophage et coûteuse qui ne peut pas nécessairement être accessible à tous les travaux de recherche.

De surcroît, Teng Fei (2013) propose d'adapter les modèles à la taille des lézards. En effet, en étudiant la réponse thermorégulatrice du lézard ocellé (*Timon lepidu*) face aux variations du paysage thermique, il s'est rendu compte que la taille du lézard comptait également dans le choix de l'échelle.

II. Analyse des genres de lézards étudiés : identification des biais de recherche et des besoins d'exploration future

Connaitre les genres étudiés permet de mettre en lumière ceux qui ont attiré le plus l'attention des chercheurs mais aussi les raisons de ce fort intérêt. A l'inverse, il est intéressant d'identifier les genres les moins étudiés pour déterminer s'il est nécessaire ou non qu'ils fassent l'objet de recherches plus approfondies.

C'est pourquoi un histogramme montrant le nombre d'occurrences des genres de lézards étudiés dans la littérature lue a été réalisé (voir figure 6, annexe 6).

Il a été effectué avec 21 articles, deux ne précisant pas le genre (car ce sont des méta-analyses)[(Susana Clusella-Trullas, Tim M. Blackburn et Steven L. Chown, 2011) & (Nowakowski, A. J. *et al.*, 2018)]. La classification du graphe ne va pas au-delà du genre car dans certains travaux, portant sur de

nombreuses espèces, n'ont pas précisé tous leurs noms, comme Sinervo *et al.* (2010), Michael W. Sears *et al.* (2011) ainsi que Melissa Plasman *et al.* (2024).

Nombre d'occurrences des genres de lézards étudiés dans la littérature

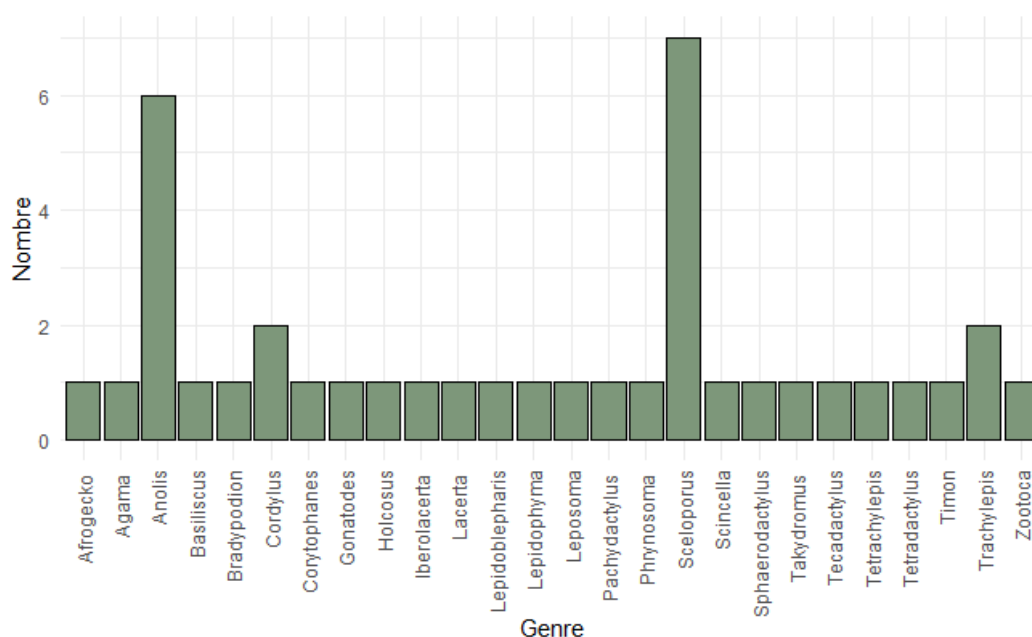


Figure 6 : Nombre d'occurrences des genres de lézards étudiés dans la littérature (nombre d'articles = 21), J. Helson, 2025

Il est notable que les genres *Anolis* (n=6) et *Sceloporus* (n=7) ont été les plus étudiés (voir figure 6). Juste derrière, avec un nombre d'articles égal à deux, se situent les genres *Cordylus* et *Trachylepis* (voir figure 6).

Cependant, les espèces les plus menacées sont le dragon des prairies sans oreilles vivant en Australie (*Tympanocryptis pinguicolla*), le lézard coureur (*Ameiva vittata*, zones tropicales) et le lézard des roches Peña de Francia (*Iberolacerta martinezricai*, zones rocheuses en Europe) (UICN, s. d.). Aucune de ces espèces n'a été étudiée dans les articles lus. Il serait donc intéressant de réaliser des études à propos de leurs réactions face au changement climatique.

Détailler quelques résultats de travaux menés sur des espèces d'un même genre (ici *Sceloporus* et *Anolis*) permet d'avoir un aperçu des thématiques qui peuvent être étudiées et détaillées dans la littérature scientifique.

1. L'exemple du genre *Sceloporus*

Il a été mis en exergue que le genre *Sceloporus*, comprenant environ une centaine d'espèces a été grandement étudié dans la littérature scientifique.

Cela peut s'expliquer par la diversité des habitats dans lesquels les espèces de ce genre vivent. De ce fait, il est possible d'étudier les réponses au changement climatique de lézards dans différentes conditions biotiques et abiotiques.

Ce genre attire tout particulièrement l'attention des chercheurs notamment pour leur gamme de températures corporelles relativement constante et étroite malgré la large distribution des espèces et la variation de la taille (Sears, 2004).

Enfin, le nombre élevé de recherches portant sur ce genre, et par conséquent le nombre conséquent de données existantes, participe au fait que ce genre soit particulièrement étudié.

Parmi les articles lus, les travaux portant sur les espèces du genre *Sceloporus* sont principalement concentrés aux Etats-Unis (voir tableau 1), alors que la répartition de ces espèces s'étend sur l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale (Rivera *et al.*, 2021).

Melissa Plasman *et al.* (2024) ont quant à eux étudié plusieurs espèces de *Sceloporus* dans différents endroits dans le monde. Ils ont pu conclure de leurs recherches que les limites thermiques dépendent davantage de la localisation géographique que de la phylogénie. Etudier dans plusieurs régions du monde une même espèce permet d'évaluer les réponses physiologiques et la place de la plasticité phénotypique dans différents habitats selon divers climats.

Tableau 1 : Espèces étudiées du genre *Sceloporus*, lieux d'études et auteurs, J. Helson, 2025

Genre	Espèce	Lieu d'étude	Auteur
<i>Sceloporus</i>	<i>spp.</i>	Mexique	Sinervo <i>et al.</i> (2010)
<i>Sceloporus</i>	<i>jarrovi</i>	Etats-Unis	Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016), Travis W. Rusch <i>et al.</i> (1993)
<i>Sceloporus</i>	<i>undulatus</i>	Etats-Unis	Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993), Lauren B. Buckley (2008)
<i>Sceloporus</i>	<i>spp.</i>	Etats-Unis	Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011)
<i>Sceloporus</i>	<i>spp.</i>	Différentes régions du monde	Melissa Plasman <i>et al.</i> (2024)

Plus spécifiquement, *Sceloporus jarrovi* et *Sceloporus undulatus* ont été chacune étudiées à deux reprises aux Etats-unis (voir tableau 1).

Travis W. Rusch *et al.* (2023) ont étudié les réponses comportementales et physiologiques des *Sceloporus jarrovi* en cas de prédation selon différentes configurations de paysages thermiques. Ils ont pu constater et démontrer qu'en présence du risque de prédation simulé, les lézards ont diminué leurs déplacements, entraînant une moins bonne régulation de leur température corporelle. Il est donc important de réaliser des modèles de thermorégulation prenant en compte l'interaction entre le paysage thermique et le paysage biotique (notamment la prédation), souvent trop négligé (Travis W. Rusch *et al.*, 2023).

Travis W. Rusch *et al.* (1993) ont quant à eux axé leur travail sur la réaction de différentes populations de *Sceloporus undulatus* au réchauffement des températures. Ils en ont conclu que "les réponses des différentes populations de lézards ne sont pas tant dues à la génétique en tant que telle mais plutôt à la plasticité phénotypique." Bien qu'ils aient une base commune en génétique, c'est l'expression de ces gènes qui diffère en fonction des périodes d'activité et des températures. Ils vont changer leur comportement, adapter leur physiologie et leurs déplacements en fonction des différentes configurations du paysage thermique. Il s'agit d'un réel avantage dans le contexte du changement climatique car ces adaptations phénotypiques nécessitent moins de temps d'une adaptation génétique. Cependant, Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014) modèrent cette affirmation. En étudiant 37 espèces de lézards, ils en ont ressorti que la "plasticité phénotypique des traits thermiques (températures critiques, température corporelle préférée) est globalement modérée à élevée à court terme (échelle journalière et saisonnière) et limitée à long terme (mois/années) pour différentes espèces de lézards". Il en est ressorti que des études futures devraient porter sur les capacités adaptatives à long terme et plus particulièrement la sélection naturelle sur plusieurs générations.

Finalement, Melissa Plasman *et al.* (2024) ont conclu que l'évaluation de la vulnérabilité au changement climatique devrait être calculée par population et non par espèce ou genre, puisqu'elle pourrait dépendre de la largeur de la gamme des restrictions thermiques, propre aux population (dû à la plasticité phénotypique). Pour approfondir le sujet, il faudrait de ce fait davantage de données sur l'écologie thermique de populations d'espèces de *Sceloporus*, en les mettant au regard de données relatives à la morphologie (taille du corps et masse corporelle) et à l'environnement (coordonnées du site d'étude, végétation et température) (Melissa Plasman *et al.*, 2024).

2. L'exemple du genre *Anolis*

Le genre *Anolis* est particulièrement étudié notamment de par sa grande diversité génétique qui compte près de 400 espèces qui le composent (Losos, J. B., 2012).

Ces lézards sont également connus pour leur évolution rapide. En effet, une étude a montré que l'anole vert de Floride a évolué en seulement 15 ans (cela représente environ 20 générations) pour s'adapter à une vie plus arboricole (Losos, J. B., 2012).

De plus, ils font preuve de radiation adaptative, c'est-à-dire une diversification rapide d'espèces à partir d'un ancêtre commun pour occuper différentes niches écologiques (Losos, J. B., 2012). Cela est très intéressant tant du point de vue phylogénétique que pour les recherches portant sur les réponses des lézards face au réchauffement des températures.

Parmi les articles lus, les travaux sur les espèces du genre *Anolis* se sont concentrés dans les tropiques, dans les îles caraïbes et l'Amérique centrale (*voir tableau 2*), régions dont elles sont endémiques. L'espèce *Anolis cristatellus* a fait l'objet de recherches à deux reprises par Alex R. Gunderson and Manuel Leal en 2012 et 2015.

Tableau 2 : Espèces étudiées du genre *Anolis*, lieux d'études et auteurs, J. Helson, 2025

Genre	Espèce	Lieu d'étude	Auteur
<i>Anolis</i>	<i>cristatellus</i>	Porto Rico	Alex R. Gunderson and Manuel Leal (2012 & 2015)
<i>Anolis</i>	<i>apletophallus</i>	Bahamas et Panama	Lauren K. Neel (2021)
<i>Anolis</i>	<i>sagrei</i>		
<i>Anolis</i>	<i>auratus</i>	Costa Rica et Colombie	Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018a)

Il en a été ressorti qu'*Anolis cristatellus* vit proche de son CT_{max} dans les forêts xériques (conditions sèches et arides) de Porto-Rico. Avec un réchauffement de $+3^{\circ}C$ ses capacités physiologiques vont approximativement se dégrader de 30%. A l'inverse, les populations vivant dans des habitats mésiques (conditions moyennement humides), et donc moins proches de leur CT_{max} , augmenteraient leurs capacités physiologiques d'environ 4% (Alex R. Gunderson et Manuel Leal, 2012). Cela s'explique par le fait que les individus de ces populations ont une température optimale (T_{opt}) en-dessous de leur température de préférence (T_{pref}), leur conférant une tolérance au réchauffement des températures de $9,3^{\circ}C$ (contre $5,6^{\circ}C$ pour les populations vivant dans les milieux xériques). De plus, Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2015) ont montré que les capacités de reproduction diminueront à cause de la perte d'habitats favorables pour cette espèce de 83% dans les milieux xériques et de 26% pour les habitats mésiques.

Identifier les genres les plus (ou moins) étudiés permet de comprendre l'intérêt des chercheurs, les résultats qu'ils ont pu en tirer et faire des comparaisons, notamment d'un point de vue phylogénétique.

III. Comparaison des approches méthodologiques dans l'étude des lézards : Apports et limites des différentes méthodes

Les résultats obtenus dépendent légèrement de la méthode utilisée. Pour avoir une analyse plus fine des résultats, il est nécessaire de se pencher sur les différentes méthodes employées par les auteurs. Ici nous avons distingué cinq principales méthodes : mesures en laboratoire (n=9) ou sur le terrain (n=13), modèle corrélatif (n=1), mécaniste (n=14) ou semi-corrélatif (n=4) (voir figure 7, annexe 7).

Il n'est pas exclu que les recherches combinent plusieurs méthodes afin d'avoir une vue plus globale du sujet. Il y a onze articles pour lesquels c'est le cas. [(Zaida Ortega *et al.*, 2016), (A. Justin Nowakowski *et al.*, 2018), (Travis W. Rusch *et al.*, 2023), (Melissa Plasman *et al.*, 2024), (Lauren K. Neel, 2021), (Alex R. Gunderson et Manuel Leal, 2012), (Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams, 2023), (Lumír Gvoňdík, 2002), (Teng Fei, 2013), (Teng Fei *et al.*, 2012), (David Rozen-Rechels *et al.*, 2020)]

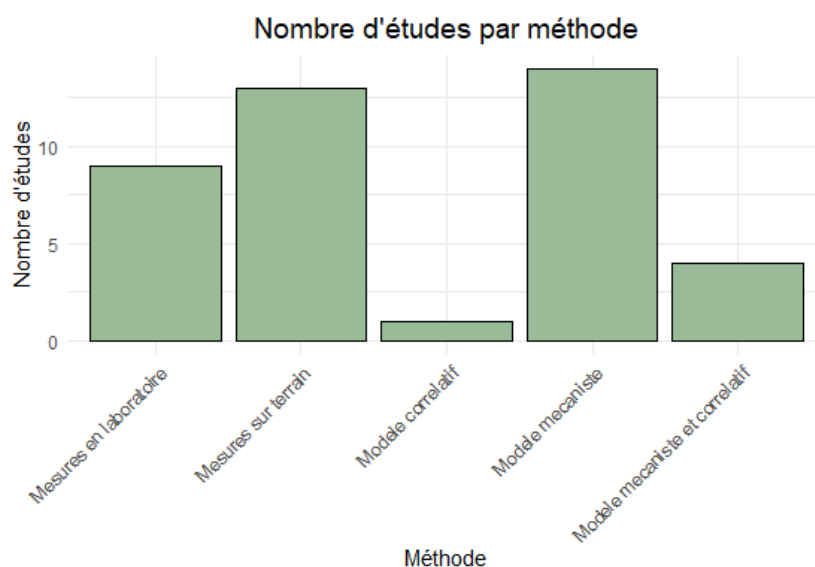


Figure 7 : Nombre d'études lues (n=23) par méthode, J. Helson, 2025

1. Modélisations informatiques

Il existe trois types de modèles informatiques : mécanistes, corrélatifs et semi-corrélatifs.

Les modèles mécanistes (n=14, figure 7), permettent d'expliquer les processus biologiques et écologiques existants. Ses avantages sont nombreux. Effectivement, ils permettent de considérer les variables démographiques (comme la migration ou la dispersion) et les interactions inter et intra-espèces, notamment pour prédire les réponses des espèces à des futurs scénarios tel que le réchauffement climatique. Cette approche, de par sa solide base théorique, est en mesure d'être généralisée. Les seules limites qui peuvent être identifiées sont les coûts opérationnels et temporels (récolte de nombreuses données sur le terrain, temps d'exécution des modèles importants) ainsi que leur complexité. Il convient parfois de les simplifier et de s'en tenir à seulement quelques variables, ce qui peut légèrement fausser les résultats.

Les principaux paramètres utilisés dans les modèles mécanistes des articles lus sont : la température corporelle du lézard, les comportements thermorégulateurs, la structure spatiale des ressources

thermiques, les températures du microhabitat, les précipitations, la température de l'air, les ressources alimentaires, la couverture végétale (*voir tableau 3*).

Tableau 3 : Les principales variables utilisées dans les modèles mécanistes en fonction des auteurs, J. Helson, 2025

Paramètres	Nombre d'études	Auteurs
Comportements thermorégulateurs	9	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2015), Sears (2016), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012), Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014), Teng Fei (2012), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020), , Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)
Température corporelle du lézard	8	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Clusella (2011), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012), Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014), Teng Fei <i>et al.</i> (2012), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020), Lauren B. Buckley (2008), Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)
Température de l'air	7	Clusella (2011), A. Justin Nowakowski <i>et al.</i> (2018b), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012), Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014), Teng Fei (2012), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020), Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)
Températures du microhabitat	4	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014), Teng Fei (2012), Teng Fei <i>et al.</i> (2012)
Précipitations	2	Clusella (2011), Teng Fei (2012)
Structure spatiale des ressources thermiques	2	Sears (2016), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2015), Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)
Ressources alimentaires	2	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012)
Couverture végétale	2	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012)

Michael W. Sears *et al.* (2016) ont soulevé qu'il serait nécessaire d'ajouter des covariances spatiales comme la nourriture, l'eau et la présence de prédateurs. Cela permet notamment de déterminer les coûts du risque de prédation et des occasions manquées pour s'alimenter [(Travis W. Rusch *et al.*, 2023) & (Teng Fei *et al.*, 2012)]. En cas de prédation, certains individus fuient pour se cacher alors que d'autres se figent sur place (Cooper, 2008 ; Lima et Dill, 1990 ; Sih, 1987 *in* Rush (2023)). Ces deux comportements peuvent venir entraver la thermorégulation si l'individu reste dans cette position longtemps. Les conséquences peuvent être d'autant plus fortes que "les lézards, ont une constante de temps thermique relativement courte (Bell 1980 ; Fraser et Grigg 1984) et la plupart des mouvements entraînent un changement thermique (par exemple, Christian et Tracy 1981 ; Christian *et al.* 2006)" (Sears, M. W., & Angilletta, M. J., 2015).

Les données climatiques (précipitations, humidité, amplitude de température, etc.) sont également importantes dans la construction d'un modèle. Or, elles sont peu disponibles à l'échelle régionale (Shu-Ping Huang *et al.*, 2014) et il n'y a que peu d'analyses du climat au regard de ce sujet, notamment à l'échelle d'un organisme (Michael W. Sears *et al.*, 2011). En effet, beaucoup de données sont à une

échelle de 30 à 1000 m mais pas à quelques dizaines de mètres, l'échelle à laquelle un lézard expérimente l'hétérogénéité.

Les modèles corrélatifs, peu employés ($n=1$, *figure 7*), sont quant à eux appliqués pour établir statistiquement des associations entre plusieurs variables environnementales et la présence/absence d'espèces animales. Ils présentent plusieurs avantages comme leur facilité d'utilisation (il n'est pas nécessaire de connaître précisément les mécanismes biologiques sous-jacents), leur rapidité d'exécution (relativement simples à établir). Néanmoins, ils présentent plusieurs limites. L'échelle utilisée est généralement large, alors que les études devraient tendre à une échelle locale. Ils requièrent également des conditions environnementales stables (comme le climat) qui ne sont pas toujours possibles. Enfin, ces modèles restent limités de par leur utilité restreinte : ils permettent seulement de réaliser des corrélations et non pas d'identifier des liens de cause à effet.

Les modèles mécanistes et corrélatifs ($n=4$, *figure 7*) ont l'avantage de combiner à la fois des données empiriques et des mécanismes biologiques, faisant d'eux des bonnes méthodes pour relier les observations comportementales aux mécanismes thermiques sous-jacents. Ils permettent de réduire la complexité des modèles mécanistes tout en contournant les biais des modèles corrélatifs parfois trop généralistes. Néanmoins, ces modèles nécessitent une quantité de données conséquente, parfois pas toujours accessibles ou disponibles.

2. La collecte des données sur le terrain et en laboratoire

Le travail de terrain est aussi beaucoup pratiqué ($n=13$, *figure 7*) afin d'observer et d'étudier en conditions réelles le comportement des lézards mais aussi de collecter des données sur le relief, la structure, le climat de la zone d'étude pour enrichir les analyses. Ces données sont par ailleurs essentielles pour infirmer ou confirmer les modèles mécanistes et corrélatifs.

D'autres études ont adopté pour des mesures en laboratoire ($n=9$, *figure 7*), ou du moins dans des conditions contrôlées. Cela présente un avantage car cela permet de mesurer avec précisions différents indices de la performance physiologique (plages thermiques préférées, limites thermiques) tout en ayant la possibilité d'isoler certains paramètres (température, humidité, lumière) pour comprendre les impacts de chacun. Les données collectées servent de base pour la réalisation des modèles mécanistes. C'est également une bonne méthode pour étudier les effets du réchauffement des températures sur les lézards. Cependant, bien que les conditions soient étudiées pour éviter un maximum le stress des individus, il n'est pas exclu que cela soit le cas. De plus, il ne s'agit pas de leur habitat naturel, ce qui peut légèrement influencer les résultats. Le risque est de simplifier les différents mécanismes et interactions impliqués, telles que la prédation, la présence d'autres espèces, etc.

Un exemple de recherches dans des conditions de laboratoire contrôlées sont celles portant sur l'acclimatation saisonnière qui s'intéressent principalement à la plasticité de CT_{max} et/ou CT_{min} dans des conditions de laboratoire contrôlées. Or, il serait nécessaire d'étudier la T_{pref} d'espèces étroitement apparentées le long d'un gradient latitudinal (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014). Il serait également pertinent de savoir s'il existe un lien entre l'aire de répartition géographique, la plage de températures préférées (PTR) et la variation annuelle des températures (Zaida Ortega *et al.*, 2016). Il s'agirait ici de savoir si la saisonnalité a une influence sur la réponse des lézards aux changements de température. A plus petite échelle, des études sur les effets nycthéméral (durée d'un jour et d'une nuit) sur la tolérance thermique devraient être réalisées sur les lézards car elles sont trop peu nombreuses (Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown, 2014).

En bref, bien que les différentes méthodes présentent des limites, elles restent complémentaires et permettent de comprendre les processus biologiques et écologiques étudiés.

Michael W. Sears *et al.* (2011) suggèrent que les empiristes devraient collecter les données en considérant les processus biologiques dans leur démarche. En parallèle, les théoriciens devraient mettre en lumière les différentes lacunes dans les données existantes qui pourraient leur servir lors de l'établissement d'un modèle ou d'un cadre conceptuel.

IV. Les impacts du changement climatique sur la structure des paysages thermiques et la thermorégulation des lézards

Les différentes approches méthodologiques permettent d'analyser la répartition des lézards dans leurs habitats, mais soulignent également l'importance de considérer les impacts du changement climatique. Ces pressions influencent aussi bien la configuration de l'environnement thermique, la disponibilité des microhabitats thermiques que les capacités thermorégulatrices des lézards.

Tout d'abord, le réchauffement des températures change la structure du paysage de par la modification de la composition de la couverture végétale. Il peut réduire la productivité et la croissance de certaines plantes (les coûts respiratoires devenant plus importants que les gains photosynthétiques), entraînant une ouverture de la couverture végétale. Par conséquent, il y a un réchauffement des températures du sol et une baisse du taux d'humidité. Les lézards vont alors être exposés à un stress thermique auquel elles n'étaient pas habituées (Raymond B. Huey *et al.*, 2012). Cela n'est pas sans conséquence puisque David Rozen-Rechels *et al.* (2020) ont montré que le manque d'eau et un taux d'humidité trop bas étaient l'un des principaux moteurs de l'extinction des ectothermes.

De plus, si la végétation est amenée à disparaître dans certaines zones, une fragmentation des habitats risque d'être engendrée et de réduire la connectivité thermique (A. Justin Nowakowski *et al.*, 2018b). Les espèces devront davantage se déplacer pour trouver des zones d'ombres et donc augmenter leurs coûts énergétiques.

Il est donc clair que les coûts énergétiques dédiés aux déplacements dépendent de la configuration du paysage thermique. Nous entendons par paysage hétérogène, un paysage composé de nombreux patches d'ombre et de zones ensoleillées. Il s'agit d'une mosaïque avec plusieurs zones de températures différentes. Cela peut être dû à la présence d'une couverture végétale, du relief ou du substrat du sol. A contrario, un paysage homogène est composé de peu voire aucune alternance de zones d'ombre/soleil (voir figure 8).

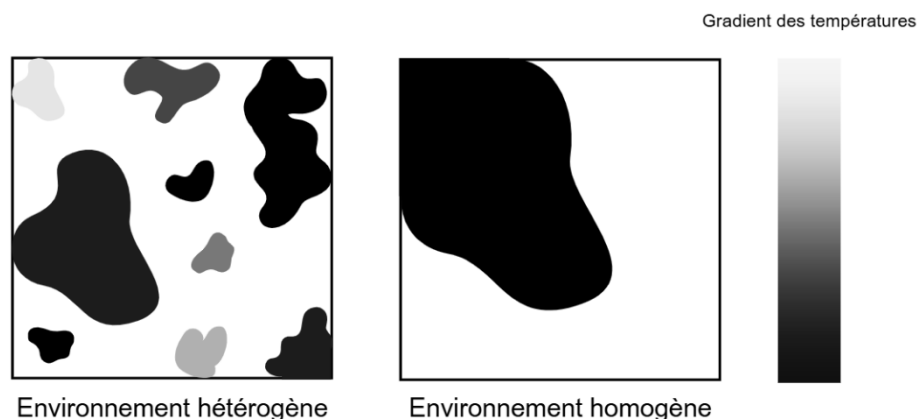


Figure 8 : Schéma d'un environnement homogène et hétérogène, J. Helson, 2025

Lorsqu'un paysage est hétérogène, les lézards effectuent moins de déplacements pour thermoréguler. Effectivement, les différentes températures dont le lézard a besoin pour thermoréguler sont plus

rapidement accessibles. De ce fait, le coût énergétique consacré à la thermorégulation est plus faible (Michael W. Sears *et al.*, 2016).

Seulement, le changement climatique a tendance à homogénéiser les paysages thermiques et à réchauffer les sols, rendant ainsi plus compliqué de trouver des zones d'ombre pour les lézards (Michael W. Sears *et al.*, 2016). Cette augmentation des températures accroît également la saison d'activité des lézards. Lorsque la saison est de longue durée, les espèces de lézards ont tendance à davantage se reproduire, du fait d'un temps plus conséquent pour s'y consacrer. Les lézards vont de ce fait être plus exposés aux prédateurs (aussi par un manque de zones d'ombre, potentielles cachettes), au risque de déshydratation et de stress thermique (Stephen C. Adolph et Warren P. Porter, 1993). La survie des individus est donc compromise à cause de ces facteurs. Apparaît alors un compromis survie/reproduction que les lézards devront appréhender lors des prises de décision [(Travis W. Rusch *et al.*, 2023), (Stephen C. Adolph et Warren P. Porter, 1993)].

Il s'agit là d'un bref aperçu concernant les effets du changement climatique sur le paysage thermique et la thermorégulation des lézards. En effet, au-delà de cette thématique, les impacts sont nombreux et

Conclusion et limites

Cette revue de littérature a permis de mettre en lumière les thématiques qui devraient être davantage étudiées ainsi que les méthodes les plus adéquates (*voir tableau 4*).

Tout d'abord, la localisation des études sélectionnées et l'échelle utilisée ont été analysées. Bien que les régions dans lesquelles les études ont principalement eu lieu sont celles de l'hémisphère Nord, il est nécessaire de réaliser des travaux portant sur les espèces des zones tropicales car plus sensibles au réchauffement des températures. Il en est également ressorti que les futures recherches devraient inclure les composantes altitude et relief dans leur travail. Il a été mis en évidence que l'échelle la plus adaptée est l'échelle locale. Il a même été suggéré par Teng Fei (2012) qu'il serait intéressant de l'adapter même à la taille du lézard.

Ensuite, ce sont les genres étudiés dans la littérature scientifique qui ont été identifiés et répertoriés. Les genres les plus étudiés sont *Sceloporus* et *Anolis*, notamment dû au fait de leur grand nombre d'espèces et leur fort intérêt écologique. Il serait cependant intéressant de réaliser des études sur le dragon des prairies sans oreilles vivant en Australie (*Tympanocryptis pinguicolla*), le lézard coureur (*Ameiva vittata*, zones tropicales) et le lézard des roches Peña de Francia (*Iberolacerta martinezricai*, zones rocheuses en Europe), les espèces de lézards les plus menacées (UICN, s. d.).

Enfin, ce sont les méthodes utilisées que nous avons détaillées et étudiées. Les modèles mécanistes, modèles les plus utilisés, devraient prendre en compte des covariances spatiales comme la nourriture, l'eau et la présence de prédateurs. Un manque de données climatiques à l'échelle régionale, ne permettant pas une précision des modèles a également été soulevé.

Bien qu'il serait nécessaire de réaliser des études à propos des effets nycthéméral (durée d'un jour et d'une nuit) sur la tolérance thermique des lézards, de futurs travaux devraient également porter sur les capacités adaptatives à long terme, voire sur plusieurs générations au réchauffement des températures.

Il est nécessaire de souligner les limites de ce présent travail. En effet, le temps imparti ne permet pas une lecture exhaustive d'articles. Il est donc possible que certaines notions ou subtilités n'aient pas été abordées. Les résultats auraient été encore plus pertinents si le nombre d'articles lus avait été plus élevé.

Par ailleurs, certains articles, bien qu'ils correspondaient au sujet de ce travail, n'ont pas pu être lus car ils ne sont pas en libre accès. Le fait d'avoir utilisé les bases de données *Web of science* et de l'université de Tours ainsi que le moteur de recherche *Google Scholar* ne permet pas d'avoir accès à l'intégralité des études réalisées à ce sujet.

Enfin, le choix des mots clefs conditionne les résultats. Bien que qu'il a été essayé de balayer le plus grand nombre de mots clefs possibles en utilisant notamment des synonymes ou des termes se rapprochant, il n'est pas impossible de passer à côté de certains articles.

Tableau 4 : Récapitulatif des lacunes sur le sujet du changement climatique, du paysage thermique et des lézards, J. Helon, 2025

Lacunes	Suggéré par les auteurs
Etudes à réaliser	
Études en altitude.	Zaida Ortega et al. (2016), Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014), David Rozen-Rechels et al. (2020)
Études prenant en compte le relief.	Michael W. Sears et al. (2015)
Étudier davantage les espèces tropicales car ce sont les plus menacées.	Sears, M. W., & Angilletta, M. J. (2015)
Des études sur les capacités adaptatives à long terme et plus particulièrement la sélection naturelle sur plusieurs générations pour les espèces du genre <i>Sceloporus</i> .	Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014)
Études sur la T_{pref} d'espèces étroitement apparentées le long d'un gradient latitudinal	Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014)
Savoir s'il existe un lien entre l'aire de répartition géographique, la plage de températures préférées (PTR) et la variation annuelle des températures	Zaida Ortega et al. (2016)
Savoir si la saisonnalité a une influence sur la réponse des lézards aux changements de température. A plus petite échelle, des études sur les effets nycthéméral (durée d'un jour et d'une nuit) sur la tolérance thermique devraient être réalisées.	Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014)
Recommandations	
Étudier à une échelle locale (quelques mètres) les comportements thermorégulateurs des lézards.	Michael W. Sears et al., (2011 & 2015), A. Justin Nowakowski et al. (2018b), Teng Fei (2013 & 2012), Raquel A. Garcia et al. (2019), Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014)
Adapter l'échelle du modèle selon la taille du lézard.	Teng Fei (2012)
Ajouter des covariances spatiales comme la nourriture, l'eau et la présence de prédateurs dans les modèles mécanistes.	Michael W. Sears et al. (2016), Travis W. Rusch et al. (2023)
Manque de données	
Il faudrait davantage de données sur l'écologie thermique de populations d'espèces de <i>Sceloporus</i> , en les mettant au regard de données relatives à la morphologie (taille du corps et masse corporelle) et à l'environnement (coordonnées du site d'étude, végétation et température)	Melissa Plasman et al. (2024)
Données climatiques peu disponibles à l'échelle régionale	Shu-Ping Huang et al. (2014)

Annexes

Annexe 1 : Mots clefs pour chaque article, J. Helson, 2025

Articles	Thermal environment	Thermal landscape	Climate change	Distribution	Total
Susana CLUSELLA-TRALLAS, Tim M. BLACKBURN et Steven L. CHOWN (2011)	1	0	1	0	2
R. A. AVERY (1978)	0	0	0	0	0
SINERVO <i>et al.</i> (2010)	1	0	1	0	2
E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016)	1	1	0	0	2
Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018)	1	0	1	0	2
Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016)	1	1	1	1	4
Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)	1	0	1	0	2
Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011)	1	0	1	0	2
Van Damme, R <i>et al.</i> (1990)	1	0	0	0	1
Zaida Ortega <i>et al.</i> (2016)	0	0	1	1	2
Travis W. Rusch <i>et al.</i> (2023)	1	1	1	1	4
Melissa PLASMAN <i>et al.</i> (2024)	1	1	1	1	4
Michael W. Sears <i>et al.</i> (2015)	1	1	1	1	4
Lauren K. Neel (2021)	1	1	1	0	3
Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012)	1	0	1	0	2
Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014)	1	0	1	0	2
Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019)	0	1	1	0	2
Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014)	1	0	1	0	2
Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023)	1	1	1	0	3
Lumír Gvoňdík (2002)	1	0	0	0	1
Teng Fei (2013)	1	1	1	1	4
Lauren B. Buckley (2008)	1	0	1	1	3
Teng Fei <i>et al.</i> (2012)	1	1	0	1	3
David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020)	1	1	1	1	4

Annexe 2 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles portant sur le paysage/environnement thermique et les ectothermes, J. Helson, 2025

	2000-2004	2005-2009	2010-2014	2015-2019	2020-2024
ectotherm/thermal environment	65	84	157	226	264
ectotherm/thermal landscape	0	1	1	23	22

Annexe 3 : Évolution à travers le temps du nombre d'articles portant sur le paysage/environnement thermique et les lézards, J. Helson, 2025

	2000-2004	2005-2009	2010-2014	2015-2019	2020-2024
thermal landscape	65	84	157	226	264
thermal environment	0	1	1	23	22
les deux	65	85	158	248	280

Annexe 4 : Répartition par pays des articles, J. Helson, 2025

Pays	Nombre	Articles
Etats-Unis	7	Susana Clusella-Trullas, Tim M. Blackburn et Steven L. Chown (2011), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011), Travis W. Rusch <i>et al.</i> (2023), Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023), Lauren B. Buckley (2008), Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)
Australie	1	Susana Clusella-Trullas, Tim M. Blackburn et Steven L. Chown (2011)
Afrique du Sud	3	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019), Raquel A. Garcia et Susana Clusella-Trullas (2019)
Mexique	1	Sinervo <i>et al.</i> (2010)
Colombie	1	Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018a)
Costa Rica	1	Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018a)
Belgique	1	Van Damme, R <i>et al.</i> (1990)
Autriche	1	Van Damme, R <i>et al.</i> (1990)
Espagne	2	Zaida Ortega <i>et al.</i> (2016), Teng Fei (2013)
Panama	1	Lauren K. Neel (2021)
Bahamas	1	Lauren K. Neel (2021)
Porto Rico	1	Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012)
Tawain	1	Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014)
Tchéquie	1	Lumír Gvoždík (2012)
Pays-Bas	1	Teng Fei <i>et al.</i> (2012)
France	1	David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020)

Annexe 5 : Répartition des auteurs selon les échelles utilisées, J. Helson, 2025

Echelle	Auteurs
Locale	Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014), Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019), Teng Fei (2012 & 2013)
Régionale	E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016), Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016), Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011), Zaida Ortega <i>et al.</i> (2016), Travis W. Rusch <i>et al.</i> (2023), Melissa PLASMAN <i>et al.</i> (2024), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2015), Lauren K. Neel (2021), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012 & 2015), Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014), Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019), Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014), Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023), Lumír Gvoždík (2002), Lauren B. Buckley (2008), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020)
Locale et régionale	Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019) et Susana Clusella-Trullas et Steven L. Chown (2014)
Nationale	Sinervo <i>et al.</i> (2010)

Annexe 6 : Détail des genres par article, J. Helson, 2025

Articles	Genre	Espèce
Sinervo <i>et al.</i> (2010)	<i>Sceloporus</i>	<i>spp.</i>
E. Schreuder et S. Clusella-Trullas (2016)	<i>Agama</i>	<i>atra</i>
	<i>Cordylus</i>	<i>cordylus</i>
	<i>Tetrachylepis</i>	<i>trachylepis</i>
	<i>Tetradactylus</i>	<i>seps</i>
	<i>Trachylepis</i>	<i>capensis</i>
	<i>Trachylepis</i>	<i>homalocephala</i>
	<i>Afrogecko</i>	<i>porphyreus</i>
	<i>Bradypodion</i>	<i>pumilum</i>
	<i>Pachydactylus</i>	<i>geitje</i>
Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018)	<i>Basiliscus</i>	<i>vittatus</i>
	<i>Anolis</i>	<i>humilis</i>
	<i>Anolis</i>	<i>limifrons</i>
	<i>Holcosus</i>	<i>festivus</i>
	<i>Lepidophyma</i>	<i>flavimaculatum</i>
	<i>Scincella</i>	<i>cherriei</i>
	<i>Tecadactylus</i>	<i>rapicauda</i>
	<i>Corytophanes</i>	<i>cristatus</i>
	<i>Anolis</i>	<i>vittigerus</i>
	<i>Anolis</i>	<i>tropidogaster</i>
	<i>Anolis</i>	<i>auratus</i>
	<i>Leposoma</i>	<i>rugiceps</i>
	<i>Sphaerodactylus</i>	<i>lineolatus</i>
	<i>Lepidoblepharis</i>	<i>xanthostigma</i>

	<i>Gonatodes</i>	<i>albogularis</i>
Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016)	<i>Sceloporus</i>	<i>jarrovi</i>
Stephen C. Adolph et Warren P. Porter (1993)	<i>Sceloporus</i>	<i>undulatus</i>
Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011)	<i>Sceloporus</i>	<i>spp.</i>
Van Damme, R <i>et al.</i> (1990)	<i>Lacerta</i>	<i>vivipa</i>
Zaida Ortega <i>et al.</i> (2016)	<i>Iberolacerta</i>	<i>bonnali</i>
Travis W. Rusch <i>et al.</i> (2023)	<i>Sceloporus</i>	<i>jarrovi</i>
Melissa PLASMAN <i>et al.</i> (2024)	<i>Sceloporus</i>	<i>spp.</i>
Lauren K. Neel (2021)	<i>Anolis</i>	<i>sagrei</i>
	<i>Anolis</i>	<i>apletophallus</i>
Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012)	<i>Anolis</i>	<i>cristatellus</i>
Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019)	<i>Cordylus</i>	<i>oelofseni</i>
Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014)	<i>Takydromus</i>	<i>hsuehshanensis</i>
Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023)	<i>Phrynosoma</i>	<i>cornutum</i>
Lumír Gvoňdík (2002)	<i>Zootoca</i>	<i>vivipara</i>
Teng Fei (2013)	<i>Timon</i>	<i>lepidu</i>
Lauren B. Buckley (2008)	<i>Sceloporus</i>	<i>undulatus</i>
	<i>Sceloporus</i>	<i>graciosus</i>
Teng Fei <i>et al.</i> (2012)	<i>Timon</i>	<i>lepidus</i>
David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020)	<i>Zootoca</i>	<i>vivipara</i>

Annexe 7 : Méthodes utilisées par chaque article, J. Helson, 2025

Méthode	Articles
Modèle mécaniste	Clusella (2011), Sinervo <i>et al.</i> (2010), Nowakowski, A. J. <i>et al.</i> (2018a), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2011), A. Justin Nowakowski <i>et al.</i> (2018b), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2015), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012), Shu-Ping Huang <i>et al.</i> (2014), Teng Fei (2012 & 2013), Lauren B. Buckley (2008), A. Justin Nowakowski <i>et al.</i> (2018b), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020)
Modèle corrélatif	Travis W. Rusch <i>et al.</i> (2023)
Modèle mécaniste et corrélatif	Melissa Plasman <i>et al.</i> (2024), Lauren K. Neel (2021), Lumír Gvoňdík (2002), Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023)
Mesures sur terrain	Clusella (2016), Zaida Ortega <i>et al.</i> (2016), Melissa Plasman <i>et al.</i> (2024), Lauren K. Neel (2021), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012), Raquel A. Garcia <i>et al.</i> (2019), Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023), Lumír Gvoňdík (2002), Teng Fei (2013), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020), Michael W. Sears <i>et al.</i> (2016), Van Damme, R <i>et al.</i> (1990)
Mesures en laboratoire	Van Damme, R <i>et al.</i> (1990), Zaida Ortega <i>et al.</i> (2016), Travis W. Rusch <i>et al.</i> (2023), Alex R. Gunderson et Manuel Leal (2012), Mary R. Tucker, Daniella Biffi, Dean A. Williams (2023), Lumír Gvoňdík (2002), Lauren B. Buckley (2008), Teng Fei <i>et al.</i> (2012), David Rozen-Rechels <i>et al.</i> (2020)

Bibliographie

Admin. (2023, 11 décembre). La Liste rouge mondiale des espèces menacées - UICN France. *UICN France*. <https://uicn.fr/liste-rouge-mondiale/#:~:text=Dans%20la%20derni%C3%A8re%20%C3%A9dition%20de,d'extinction%20au%20niveau%20mondial>

Adolph, S. C., & Porter, W. P. (1993). Temperature, Activity, and Lizard Life Histories. *The American Naturalist*, 142(2), 273-295. <https://doi.org/10.1086/285538>

Bertrand, G. Le paysage entre la Nature et la Société. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 1978, Géosystème et aménagement, 49 (2), pp.239-258. <https://hal.science/hal-02610463/>

Buckley, L. B. (2007). Linking Traits to Energetics and Population Dynamics to Predict Lizard Ranges in Changing Environments. *The American Naturalist*, 171(1), E1-E19. <https://doi.org/10.1086/523949>

Burel, F., Ernoult, A., Favre, L., Mony, C., et al.. *Écologie du Paysage & Écologie végétale*. Colloque ECOVEG, Université de Lorraine (UL). Vandœuvre-lès-Nancy, FRA., Mar 2012, Vandœuvre-lès-Nancy, France. 36 p. https://hal.science/hal-01210029v1/file/2012Burel_%20al_colleCOVEG_1.pdf

Clusella-Trullas, S., & Chown, S. L. (2013). Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 184(1), 5–21. <https://doi.org/10.1007/s00360-013-0776-x>

Clusella-Trullas, S., Blackburn, T. M., & Chown, S. L. (2011). Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American Naturalist*, 177(6), 738-751. <https://doi.org/10.1086/660021>

Cox, et al. (2022). A global reptile assessment highlights shared conservation needs of tetrapods. *Nature*, 605(7909), 285–290. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04664-7>

Deutsch, C., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 105(18), 6668-6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>

Dillon, M. E., Wang, G., & Huey, R. B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, 467(7316), 704–706. <https://doi.org/10.1038/nature09407>

Fei, T., Skidmore, A. K., Venus, V., Wang, T., Toxopeus, B., Bian, M., & Liu, Y. (2012). Predicting micro thermal habitat of lizards in a dynamic thermal environment. *Ecological Modelling*, 231, 126-133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.012>

Française, L. L. (2024, 21 février). *Ectotherme : définition de « ectotherme » | La langue française*. La Langue Française. <https://www.lalanguefrancaise.com/dictionnaire/definition/ectotherme>

Franco, A. M. A., Hill, J. K., Kitschke, C., Collingham, Y. C., Roy, D. B., Fox, R., Huntley, B., & Thomas, C. D. (2006). Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, 12(8), 1545–1553. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01180.x>

Huang, S., Porter, W. P., Tu, M., & Chiou, C. (2014). Forest cover reduces thermally suitable habitats and affects responses to a warmer climate predicted in a high-elevation lizard. *Oecologia*, 175(1), 25-35. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2882-1>

Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., & Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming : roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B Biological Sciences*, 367(1596), 1665-1679. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0005>

García, R., & Clusella-Trullas, S. (2019). Thermal landscape change as a driver of ectotherm responses to plant invasions. *Proceedings - Royal Society. Biological Sciences/Proceedings - Royal Society. Biological Sciences*, 286(1905), 20191020. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1020>

Garcia, R. A., Allen, J. L., & Clusella-Trullas, S. (2019). Rethinking the scale and formulation of indices assessing organism vulnerability to warmer habitats. *Ecography*, 42(5), 1024-1036. <https://doi.org/10.1111/ecog.04226>

Gilbert, A. L., & Miles, D. B. (2017). Natural selection on thermal preference, critical thermal maxima and locomotor performance. *Proceedings - Royal Society. Biological Sciences/Proceedings - Royal Society. Biological Sciences*, 284(1860), 20170536. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0536>

Guillon, M. (2012, April 23). De la physiologie à la répartition : adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire. <https://theses.hal.science/tel-00996071/>

Gunderson, A. R., & Leal, M. (2012). Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology*, 26(4), 783-793. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01987.x>

Gvoždík, L. (2002). To heat or to save time ? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata : Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal Of Zoology*, 80(3), 479-492. <https://doi.org/10.1139/z02-015>

Heinrich, B. (1974). Thermoregulation in endothermic insects. *Science*, 185(4153), 747–756. <https://doi.org/10.1126/science.185.4153.747>

Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions - Royal Society. Biological Sciences (Print)*, 359(1442), 183–195. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388>

Lelièvre, H. (2010). *Stratégie de thermorégulation chez deux colubridés sympatriques : la couleuvre verte et jaune Hierophis viridiflavus et la couleuvre d'esculape Zamenis longissimus* [Thèse de doctorat, Université de Poitiers]. <https://nuxeo.edel.univ-poitiers.fr/nuxeo/site/esupversions/d2230cbe-3b2b-4e66-bb7a-be31a9992f04>

Lola. (2023, November 24). Effet albédo et changement climatique. *L'ARAD2*. <https://normandiemaine.cerfrance.fr/arad2/leffet-albedo-3eme-levier-dattenuation-du-changement-climatique/>

Losos, J. B. (2012). Lizards in an Evolutionary Tree : Ecology and Adaptive Radiation of Anoles. *American Society Of Ichthyologists And Herpetologists (ASIH)*, Vol. 2012(No. 3). <https://www.jstor.org/stable/23273269>

Modelling the Response of Lizards to Thermal Landscapes - Partie 6 : Predicting the spatial use of local habitat of a lizard using Thermal Roughness Index. (2013). [Thèse]. University of Twente.

Neel, L. K., Logan, M. L., Nicholson, D. J., Miller, C., Chung, A. K., Maayan, I., Degon, Z., DuBois, M., Curlis, J. D., Taylor, Q., Keegan, K. M., McMillan, W. O., Losos, J. B., & Cox, C. L. (2021). Habitat structure mediates vulnerability to climate change through its effects on thermoregulatory behavior. *Biotropica*, 53(4), 1121–1133. <https://doi.org/10.1111/btp.12951>

Nowakowski, A. J., Watling, J. I., Thompson, M. E., Bruschi, G. A., Catenazzi, A., Whitfield, S. M., Kurz, D. J., Suárez-Mayorga, Á., Aponte-Gutiérrez, A., Donnelly, M. A., & Todd, B. D. (2018a). Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters*, 21(3), 345–355. <https://doi.org/10.1111/ele.12901>

Nowakowski, A. J., Frishkoff, L. O., Agha, M., Todd, B. D., & Scheffers, B. R. (2018b). Changing Thermal Landscapes: Merging Climate Science and Landscape Ecology through Thermal Biology. *Current Landscape Ecology Reports*, 3(4), 57–72. <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0034-8>

Ortega, Z., Mencía, A., & Pérez-Mellado, V. (2016). The peak of thermoregulation effectiveness : Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, *Iberolacerta bonnali* (Squamata, Lacertidae). *Journal Of Thermal Biology*, 56, 77–83. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.01.005>

Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature (London)*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>

Plasman, M., Gonzalez-voyer, A., Bautista, A., & De la Vega-pérez, A. H. D. (2024). Flexibility in thermal requirements : a comparative analysis of the wide-spread lizard genus *Sceloporus*. *Integrative Zoology*. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12860>

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. <https://www.evolutionary-ecology.com/abstracts/v07/1628.html>

Puget, J.L., Blanchet, R. (2010). LE CHANGEMENT CLIMATIQUE. *Académie des Sciences*. [https://psychanalyse.com/pdf/LE%20CHANGEMENT%20CLIMATIQUE%20ACADEMIE%20DES%20SCIENCES%202010%20\(24%20Pages%20-%20637%20Ko\).pdf](https://psychanalyse.com/pdf/LE%20CHANGEMENT%20CLIMATIQUE%20ACADEMIE%20DES%20SCIENCES%202010%20(24%20Pages%20-%20637%20Ko).pdf)

Rivera, J. A., Rich, H. N., Lawing, A. M., Rosenberg, M. S., & Martins, E. P. (2021). Occurrence data uncover patterns of allopatric divergence and interspecies interactions in the evolutionary history of *Sceloporus* lizards. *Ecology and Evolution*, 11(6), 2796–2813. <https://doi.org/10.1002/ece3.7237>

Rozen-Rechels, D., Rutschmann, A., Dupoué, A., Blaimont, P., Chauveau, V., Miles, D. B., Guillon, M., Richard, M., Badiane, A., Meylan, S., Clobert, J., & Galliard, J. L. (2020). Interaction of hydric and thermal conditions drive geographic variation in thermoregulation in a widespread lizard. *Ecological Monographs*, 91(2). <https://doi.org/10.1002/ecm.1440>

Rusch, T. W., Sears, M. W., & Angilletta, M. J. (2023). The structure of the thermal landscape determined behavioural and physiological responses to simulated predation risk. *Functional Ecology*, 37(11), 2826–2839. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14429>

Schreuder, E., & Clusella-Trullas, S. (2016). Exotic trees modify the thermal landscape and food resources for lizard communities. *Oecologia*, 182(4), 1213–1225. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3726-y>

- Sears, M. W., Angilletta, M. J., Schuler, M. S., Borchert, J., Dilliplane, K. F., Stegman, M., Rusch, T. W., & Mitchell, W. A. (2016). Configuration of the thermal landscape determines thermoregulatory performance of ectotherms. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 113(38), 10595-10600. <https://doi.org/10.1073/pnas.1604824113>
- Sears, M. W., & Angilletta, M. J. (2015). Costs and Benefits of Thermoregulation Revisited : Both the Heterogeneity and Spatial Structure of Temperature Drive Energetic Costs. *The American Naturalist*, 185(4), E94-E102. <https://doi.org/10.1086/680008>
- Sears, M. W., Raskin, E., & Angilletta, M. J. (2011). The World Is not Flat : Defining Relevant Thermal Landscapes in the Context of Climate Change. *Integrative And Comparative Biology*, 51(5), 666-675. <https://doi.org/10.1093/icb/icr111>
- Sears, M. W. (2004). Body size clines in Sceloporus lizards: proximate mechanisms and demographic constraints. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 433–442. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.433>
- Sinervo, B., et al. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), 894-899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Song, Y., Song, X., & Shao, G. (2020). Effects of green space patterns on urban thermal environment at multiple Spatial–Temporal scales. *Sustainability*, 12(17), 6850. <https://doi.org/10.3390/su12176850>
- Tucker, M. R., Biffi, D., & Williams, D. A. (2023). Thermal refugia and persistence of Texas horned lizards (*Phrynosoma cornutum*) in small towns. *Ecology And Evolution*, 13(7). <https://doi.org/10.1002/ece3.10245>
- Van Damme, R., Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1990). Evolutionary Rigidity of Thermal Physiology : The Case of the Cool Temperate Lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 57(1), 61. <https://doi.org/10.2307/3565737>
- Webb, J. K., & Whiting, M. J. (2005). Why don't small snakes bask? Juvenile broad-headed snakes trade thermal benefits for safety. *Oikos (København)*, 110(3), 515–522. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13722.x>



Directeur de recherche : Francis ISSELIN
PRI/DAE5

Etudiante : HELSON Juliette (promo 2022-2023)
Filière/Option : ADAGE

La relation entre le changement climatique, le paysage thermique et la distribution des ectothermes :
Une revue de littérature sur les lézards

Résumé :

Le changement climatique est connu pour être une menace pour les ectothermes, des espèces animales (comme les lézards) dont la température corporelle dépend de la température extérieure. Le principal moyen utilisé par les lézards pour réguler leur température interne sont les déplacements vers des zones ombragées pour se refroidir et à contrario vers des zones ensoleillées pour se réchauffer. Seulement, le réchauffement des températures modifie et homogénéise le paysage thermique, à savoir la distribution spatiale et temporelle des températures dans un environnement donné. Cela signifie que les lézards vont avoir de plus en plus de mal à trouver des habitats satisfaisant leurs besoins thermiques. C'est pourquoi, l'intérêt des chercheurs pour ce sujet est croissant.

L'objectif de ce travail était de réaliser une revue de littérature afin de dresser le portrait des connaissances actuelles et d'en dégager les lacunes. Il en ressorti que les études devraient se faire à une échelle locale, échelle la plus adaptée au vu de la taille des lézards. L'importance de prendre en compte des variables biotiques (comme la végétation ou la prédation) ou abiotiques (altitude et relief) dans les modèles mécanistes (modèles permettant de modéliser les réactions des lézards selon différents paramètres) a également émergé. Enfin, la nécessité de réaliser des études sur les espèces tropicales (car plus menacées) est apparue.

Mots Clés : lézards, changement climatique, paysage thermique, environnement thermique, distribution, thermorégulation,