



Réchauffement climatique et performance chez le bouquetin des Alpes

L'exemple de la population de Belledonne

CAROLE TOÏGO¹, DANIEL BLANC²,
FRANÇOIS COULLLOUD¹,
DANIEL MAILLARD³

¹ ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Faune de montagne – Gières.

² ONCFS, Délégation régionale Auvergne-Rhône-Alpes, Service départemental de l'Isère – Vizille.

³ ONCFS, Direction de la recherche et de l'expertise, Unité Faune de montagne – Juvignac.

Contact : carole.toigo@oncfs.gouv.fr

Des effets du réchauffement climatique contrastés

Des études de plus en plus nombreuses commencent à montrer que le réchauffement climatique a un impact prononcé sur la faune sauvage, avec par exemple des modifications des dates et des zones de migration chez divers oiseaux migrateurs, ou une avancée prononcée de la date de nidification chez le grand tétras (Ménoni *et al.*, 2012). Chez les ongulés, Mason *et al.* (2014) ont mis en évidence un impact négatif des températures printanières élevées sur la masse corporelle des jeunes chamois. Les faons de chevreuil ont vu quant à eux leur survie diminuer sévèrement au cours des trente dernières années, du fait que la date des naissances est restée inchangée et devenue trop tardive par rapport au pic de floraison, qui lui-même a avancé de près de vingt jours (Plard *et al.*, 2014). De même, Kourkgy *et al.* (2015) ont montré que chez l'isard, les femelles ne parviennent pas à ajuster la date des naissances à la date de floraison (une avancée de dix jours du début du printemps ne

Le réchauffement climatique de certaines parties du globe est maintenant un phénomène reconnu, qui est particulièrement accentué dans les écosystèmes arctiques et alpins, avec la spectaculaire fonte des glaciers. Dans ces milieux, on peut imaginer de manière intuitive qu'il devrait avoir un effet bénéfique sur les animaux sauvages, en diminuant la rigueur de la période hivernale et en augmentant la durée de la saison où ils ont accès à la végétation. Grâce au suivi de la population de bouquetins des Alpes mené depuis plus de trente ans sur Belledonne, nous allons voir qu'il n'en est rien !

provoque qu'une avancée de 1,3 jour du pic des naissances), laissant supposer que la démographie de l'espèce pourrait bientôt connaître les mêmes conséquences que chez le chevreuil. En revanche, Richard *et al.* (2013) sur isard et chamois, et Büntgen *et al.* (2013) sur bouquetin, ont trouvé que des printemps chauds étaient favorables à la croissance des cornes. Ces résultats contrastés montrent que la réponse des populations d'ongulés sauvages au réchauffement climatique est loin d'être triviale, et qu'elle dépend de nombreux mécanismes qui peuvent

interagir : la capacité de l'espèce à pouvoir s'adapter (il paraît par exemple peu probable que le chevreuil, au moins à moyen terme, puisse ajuster la date des mises bas à la floraison du fait de la diapause embryonnaire¹), l'effet de l'augmentation des températures sur la qualité et la quantité des ressources alimentaires (végétation) et sur la thermorégulation des animaux.

¹ Après la fécondation de l'œuf en période de rut (juillet-août), son développement est bloqué et ne redémarrera qu'en janvier en lien avec la photopériode (durée du jour).

Des effets directs et indirects au travers de l'impact des températures sur la végétation

Les températures printanières et estivales déterminent la productivité végétale et ont donc un impact indirect sur les grands herbivores, au travers de la disponibilité des ressources alimentaires. Des températures élevées au printemps provoquent un démarrage précoce de la croissance végétale et sont attendues avoir un effet positif sur les grands herbivores, qui peuvent sortir de la pénurie hivernale plus tôt. Cependant, cette précocité s'accompagne généralement d'une croissance très rapide des plantes, ce qui diminue la durée de la phase de bonne qualité nutritive. De plus, dans ces conditions, les différences habituellement marquées des stades végétatifs en fonction de l'altitude s'atténuent, ce qui diminue la possibilité de suivre la nourriture de bonne qualité par migration altitudinale, comme ont l'habitude de le faire les ongulés de montagne. L'effet de printemps chauds peut donc être positif sur la quantité des ressources alimentaires, mais négatif sur leur qualité. Des températures estivales chaudes vont quant à elles stopper rapidement la croissance végétale et limiter la quantité des ressources disponibles avant l'entrée en hiver. Elles ont également un effet direct sur les ongulés, du fait des dépenses énergétiques liées à la thermorégulation ou à des adaptations comportementales pour éviter la chaleur. Aublet *et al.* (2009) ont notamment montré que le bouquetin augmentait ses déplacements journaliers pour aller chercher des zones fraîches à haute altitude et en versant nord, et diminuait ainsi fortement le temps alloué à l'alimentation par températures élevées, avec un impact attendu fort sur la condition physique des animaux.

Une augmentation marquée des températures printanières sur Belledonne

Le massif de Belledonne a connu une augmentation de la température moyenne printanière (avril-mai) de 1,8 °C ces trente dernières années, correspondant à une avancée du pic de végétation de près de deux semaines ! Dans cette zone de montagne où la période de productivité végétale est restreinte, cela représente un changement très fort, et il nous a paru nécessaire d'investiguer si ce réchauffement avait un impact sur le fonctionnement biodémographique des bouquetins. Pour cela, nous avons testé l'effet des températures printanières (avril-mai) et estivales (juillet-août) sur trois paramètres illustrant la performance : la taille des cornes des mâles, la survie, le succès de reproduction des



© D. Maillard/ONCFS (www.danie.maillard.com)

▲ *Un printemps chaud provoque un démarrage précoce de la végétation consommée par les grands herbivores. Mais la croissance végétale est alors rapide et la phase de bonne qualité nutritive raccourcit.*

femelles, en nous focalisant sur les animaux nés après 2000 pour éviter le biais engendré par la densité-dépendance (**encadré 1**).

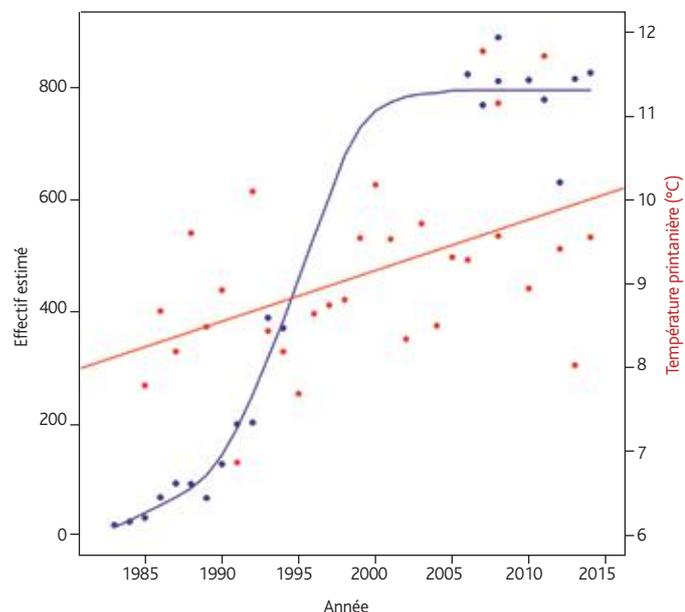
Le bouquetin s'alimente très peu en hiver, période où il fait face à une disette alimentaire sévère. Les ressources alimentaires deviennent abondantes au printemps et en été, et lui permettent d'assurer sa croissance

de l'année (taille des cornes et masse corporelle), tout en accumulant des réserves qui lui permettront d'assurer sa survie jusqu'à l'année suivante. Pour les femelles, ces réserves couvrent les deux tiers de la gestation (décembre à mi-juin), et influencent donc le succès de reproduction de l'année suivante. Les températures en

► Encadré 1 • Attention à la densité !

Depuis les trente dernières années, les populations d'ongulés sauvages ont globalement connu une augmentation forte de leurs effectifs, et sont passées d'une dynamique de colonisation à une dynamique de stabilisation par des mécanismes de densité-dépendance qui diminuent la performance des populations. Cette augmentation de densité s'étant faite de manière concomitante avec l'augmentation des températures (**figure 1**), il est nécessaire de la prendre en compte lorsqu'on cherche à étudier l'impact du réchauffement climatique sur la performance de populations d'ongulés sauvages, afin d'éviter la confusion de ces deux facteurs.

Figure 1 Effectif estimé de bouquetins et température moyenne en avril-mai sur le site de Belledonne.



avril-mai et juillet-août, qui déterminent la quantité et la qualité de nourriture disponible une année donnée, sont donc attendues impacter la croissance des bouquetins cette année-là, ainsi que la survie et la reproduction l'année suivante. La disponibilité en ressources alimentaires en avril-mai d'une année – et par effet indirect la température de cette période – est également attendue influencer la condition physique des mères en fin de gestation, et en conséquence le succès de reproduction de cette année-là (figure 2).

Un mâle né un printemps chaud aura des cornes plus petites tout au long de sa vie !

Chez le bouquetin, la taille des cornes des mâles est représentative de la qualité d'un individu : ceux qui arborent de grandes cornes sont dominants, ont un accès facilité aux femelles et un meilleur succès de reproduction que ceux qui sont moins bien armés. La taille des cornes dépend notamment des conditions environnementales de l'année de naissance (effets cohorte) – (Toigo *et al.*, 2013). Nos résultats montrent que la température moyenne du printemps de naissance est un facteur qui influence la taille des cornes à tout âge : les mâles nés un printemps chaud auront, toute leur vie, des cornes plus petites que leurs congénères nés un printemps plus frais (figure 3). Il est probable que ce facteur ait un lien direct avec la qualité de la végétation du printemps de naissance : les printemps frais engendrant une nourriture de haute valeur nutritive sont favorables à la fois à la condition physique de la mère en fin de gestation et donc au bon développement du fœtus, à la qualité du lait maternel et à la qualité des ressources ingérées par le cabri lui-même lors de son premier été. *A contrario*, les mâles nés les printemps chauds connaîtront un déficit de croissance qu'ils ne pourront pas rattraper les années suivantes.

Figure 2 Cycle de vie du bouquetin et impact attendu de la saisonnalité sur les différents traits d'histoire de vie.

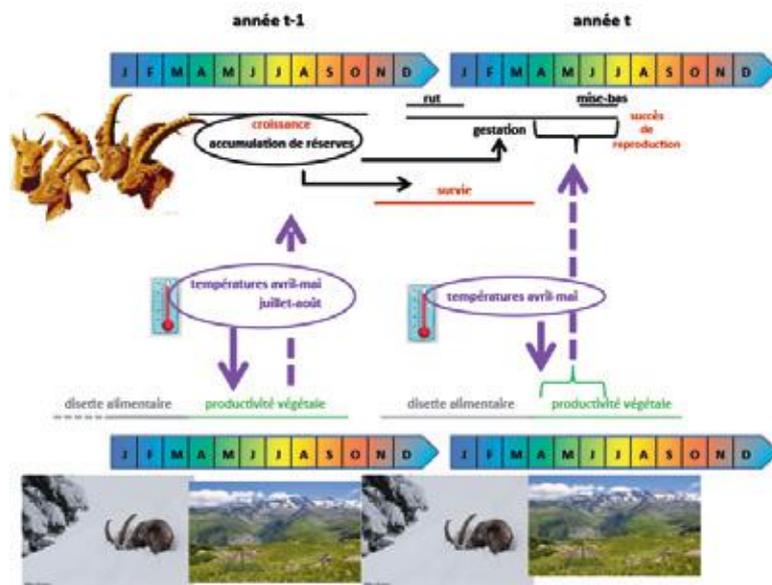
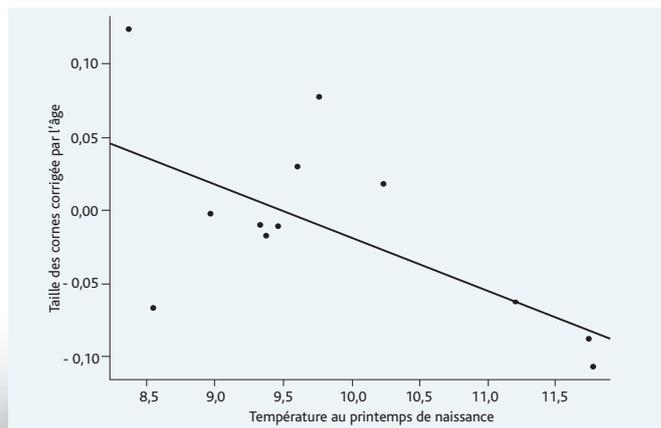


Figure 3 Longueur totale des cornes des bouquetsins mâles corrigée par l'âge en fonction de la température moyenne du printemps (avril-mai) de naissance.



Les cornes des mâles sont des indicateurs de la qualité d'un individu et dépendent des conditions rencontrées l'année de naissance.



Une survie affectée par la chaleur

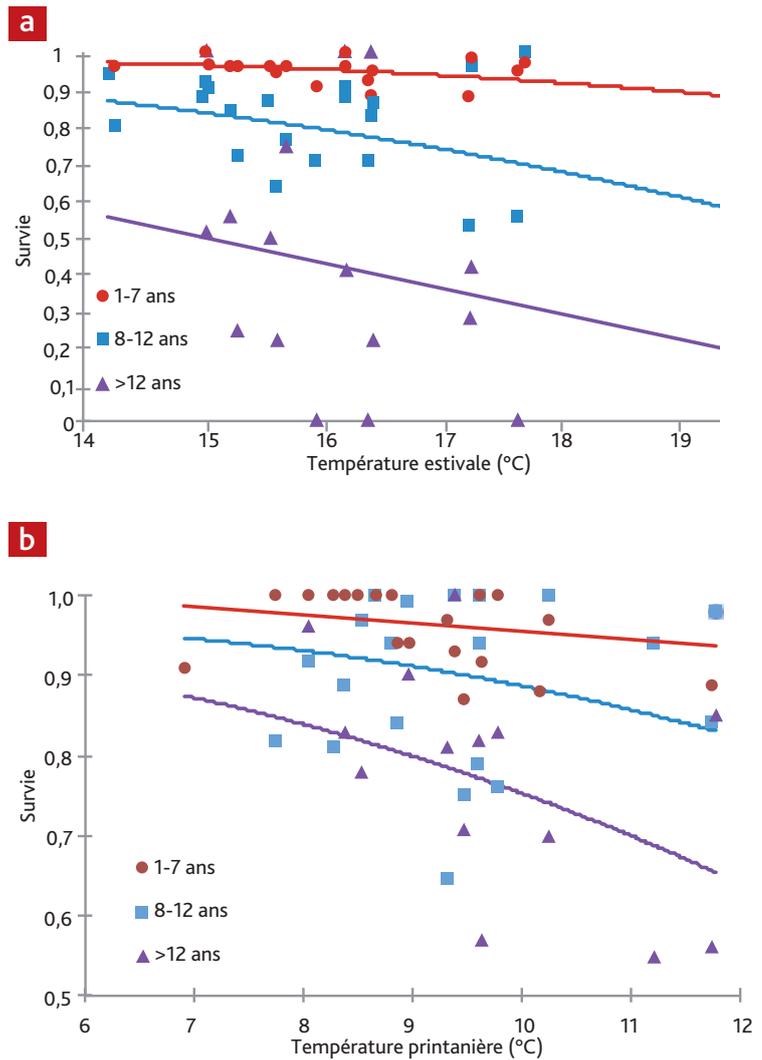
L'analyse en capture-marquage-recapture des histoires de chaque individu marqué montre que le taux de survie du printemps t au printemps t+1 diminue pour les femelles quand le printemps t est chaud, et pour les mâles quand l'été t est chaud (figure 4). Le bouquetin est une espèce à dimorphisme sexuel très prononcé, avec des mâles deux fois plus lourds que les femelles. Les besoins énergétiques diffèrent donc entre les sexes, les femelles ayant besoin plutôt de qualité alors que les mâles ont besoin de quantité (Demment & Van Soest, 1985). Lors des printemps chauds, la valeur nutritive de la végétation est amoindrie, affectant négativement la survie des femelles qui comptent sur du fourrage de bonne qualité pour accumuler les réserves nécessaires à leur survie hivernale. Les étés chauds, en entraînant une diminution de la quantité des ressources alimentaires, affectent la survie des mâles qui ont besoin de grandes quantités de nourriture avant l'entrée en hiver.

Les cabris sont plus nombreux lorsque les étés de l'année précédente sont frais

Nous avons étudié ici la probabilité qu'une femelle adulte (4-12 ans, classe d'âge la plus productive) mette bas et que son jeune survive à la phase néo-natale, qui dure une quinzaine de jours pendant lesquels le cabri est très vulnérable et souffre de forts risques de mortalité. C'est ce que nous appellerons par la suite le succès de reproduction. Les femelles mettant bas fin juin, la température de l'été (juillet-août) de naissance (t) n'est pas attendue influencer le succès de reproduction de l'année, puisque tout se joue avant. Nous avons donc testé l'effet des températures du printemps et de l'été précédant la naissance (t-1) qui devraient impacter la condition physique de la mère pendant le rut et la gestation, et celles du printemps de naissance (n) qui devraient impacter la condition physique de la mère en fin de gestation et pendant l'allaitement. Nos résultats montrent que seule la température pendant l'été précédant la naissance a une influence sur le succès de reproduction, avec une corrélation négative :

►
Femelle marquée et son cabri.
La production de jeunes est plus faible les années qui suivent des étés chauds.

Figure 4 Survie de l'année t à l'année t+1 des bouquetins sur le site de Belledonne en fonction de la température moyenne : a de l'été t pour les mâles ; b du printemps t pour les femelles.



la production de cabris est moindre les années suivant des étés chauds (figure 5). Ceci suggère que les conditions sont alors trop mauvaises pour que les femelles reconstituent suffisamment de réserves afin de pouvoir mener à bien gestation et lactation l'année suivante.

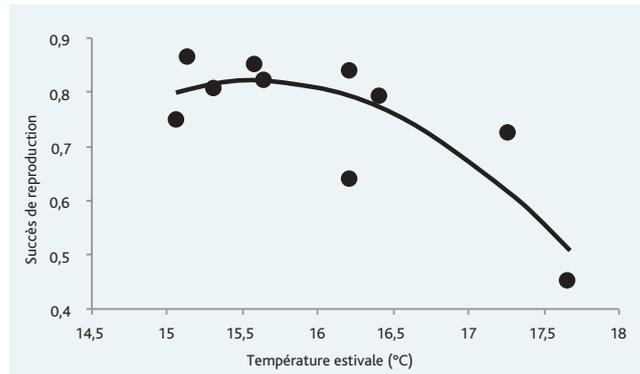
Pour aller plus loin...

Nos résultats vont tous dans le sens d'un effet négatif du réchauffement climatique, mais les mécanismes en jeu ne font pour l'instant que l'objet d'hypothèses. Pour mieux les comprendre, une étude qui vise à mesurer directement la variabilité interannuelle de la productivité végétale en fonction de l'altitude est menée en collaboration avec l'IRSTEA². Un projet en collaboration avec plusieurs institutions internationales, cherchant à identifier de manière fine la réponse comportementale (par GPS avec détecteur d'activité et accéléromètres) et la réponse physiologique (en mesurant directement la dépense énergétique des animaux grâce à des capteurs internes), est en cours d'évaluation.

L'objectif final de tous ces travaux est de savoir si les bouquetins vont pouvoir réagir en s'adaptant au réchauffement climatique, ou si l'on se dirige au contraire vers des populations de moins en moins performantes qui pourraient s'orienter vers le déclin... ●

² Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture.

Figure 5 Succès de reproduction des étagnes en fonction de la température moyenne de l'été (juillet-août) précédant les naissances.



Bibliographie

- ▶ Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D. & Bassano, B. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* 159: 237-247.
- ▶ Büntgen, U., Liebhold, A., Jenny, H., Myrsterud, A., Egli, S., Nievergelt, D., Stenseth, N. C. & Bollmann, K. 2014. European springtime temperature synchronises ibex horn growth across the eastern Swiss Alps. *Ecology Letters* 17: 303-313.
- ▶ Demment, MW & Soest, PJV. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist* 125: 641-672.
- ▶ Kourkgy, C., Garel, M., Appolinaire, J., Loison, A. & Toigo, C. 2015. Onset of autumn shapes the timing of birth in Pyrenean chamois more than onset of spring. *Journal of Animal Ecology* 85: 581-590.
- ▶ Mason, T., Apollonio, M., Chirichella, R., Willis, S. G. & Stephens, P. A. 2014. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in Zoology* 11: 69-81.
- ▶ Ménoni, E., Montadert, M., Leclercq, B., Hurstel, A. & Dillet, K. 2012. Change in mating and breeding time of the Capercaillie in France, in relation to the change of the phenology of spring vegetation - XII International Symposium on Grouse, Matsumoto, Nagano Pref, Japan.
- ▶ Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, M. A. J., Delorme, D., Warnant, C. & Bonenfant, C. 2014. Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *Plos Biology* 12(4): e1001828. doi:10.1371/journal.pbio.1001828.
- ▶ Richard, Q., Garel, M., Menaut, P., Jullien, J.-M., Foulché, K., Maillard, D., Loison, A. & Toigo, C. 2013. Spring warming increases horn length in females of Pyrenean and Alpine chamois. 2nd Rupicapra symposium, Bellver de Cerdanya, Spain.
- ▶ Toigo, C., Gaillard, J.-M. & Loison, A. 2013. Alpine ibex males grow large horns at no survival cost for most of their lifetime. *Oecologia* 173: 1261-1269.

▼ **L'étude montre que le réchauffement climatique impacte les bouquetins négativement.**
La question qui se pose à présent est de savoir s'ils vont pouvoir s'adapter...



© D. Maillard/ONCFS (www.danielmaillard.com)