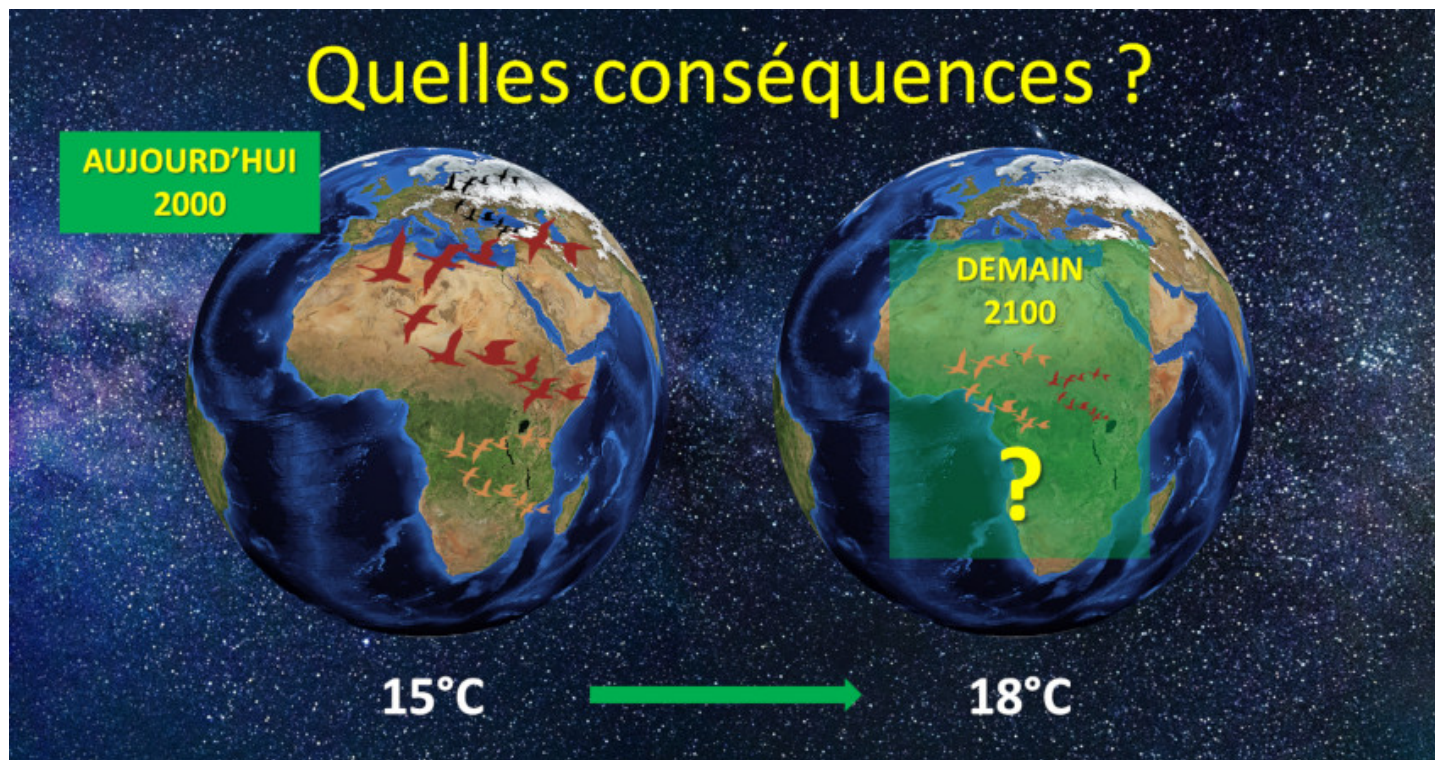


Comment les oiseaux s'adaptent-ils à un climat qui change ?

Auteur :

BLONDEL Jacques, Directeur de recherche émérite au CNRS, CEFE, Montpellier

25-08-2019



Comment faire, quand on est un oiseau, pour s'accommoder d'un climat qui se réchauffe inexorablement ? Trois solutions : fuir sous des cieux plus cléments, s'adapter localement ou disparaître. Le mécanisme le mieux connu est la fuite qu'on appelle la « traque à l'habitat » : l'oiseau suit l'enveloppe thermique à laquelle il est adapté, en remontant en latitude ou en altitude. Une autre solution consiste à s'accommoder à la hausse des températures si la hausse n'est ni trop rapide ni trop forte. Mais le mécanisme le plus sûr est de s'adapter par microévolution, donc par modification de la structure génétique de la population. Quand, pour une raison ou pour une autre, aucun de ces mécanismes n'est possible l'extinction est inévitable. Les espèces vivant dans les milieux extrêmes (comme la toundra ou la haute montagne) sont particulièrement vulnérables à l'extinction puisque le déplacement de leurs habitats bute sur des limites géographiques. Certaines catégories d'oiseaux, notamment les migrateurs à longue distance qui fréquentent de nombreux habitats au cours de leurs déplacements, sont frappées de plein fouet par les nouvelles contraintes auxquelles elles ont à faire face.

1. D'immenses défis à relever

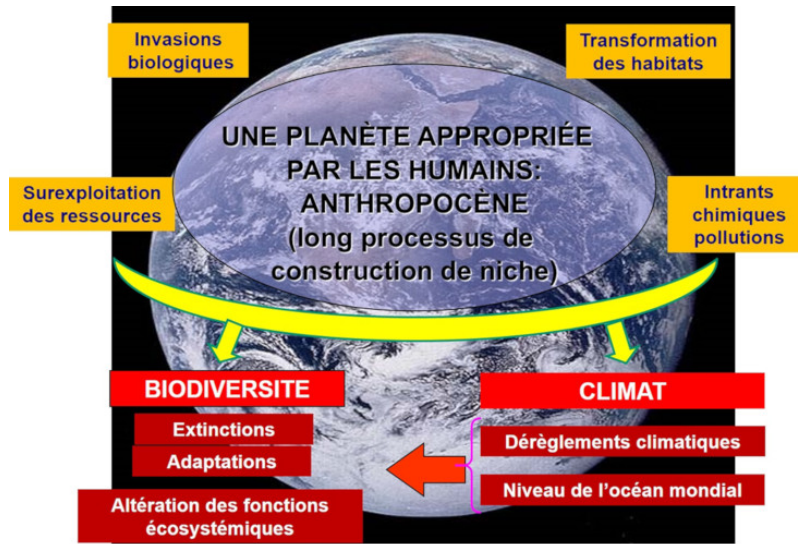


Figure 1. Les différentes composantes du changement global, en particulier les dérèglements climatiques et leurs conséquences, se combinent pour peser sur la biodiversité.

Les dérèglements climatiques dont presque plus personne ne conteste la réalité sont l'une des six composantes de ce qu'on appelle le « **changement global** », les autres composantes étant l'altération des habitats, les intrants chimiques, la surexploitation des ressources, les pollutions et les invasions biologiques (Figure 1). Leur principale caractéristique, qui leur vaut le qualificatif de « global », est de concerner la planète entière, la plupart de leurs effets se faisant sentir partout dans le monde (Lire [La biodiversité n'est pas un luxe mais une nécessité](#)). S'agissant du climat, ces dérèglements se déclinent en six phénomènes : les concentrations de dioxyde de carbone, l'élévation des températures, la remontée du niveau de l'océan mondial, la fonte des masses glaciaires, l'extension des zones sèches et des déserts, et une multiplication des événements extrêmes (canicules, inondations, tempêtes et cyclones). Ces bouleversements sont les symptômes de l'**anthropocénisation** [1] de la planète et ont de sérieuses conséquences sur de multiples aspects des histoires de vie des organismes, à toutes les échelles d'espace, du local au global [2].

Le rythme des changements est si rapide et si abrupt que nous sommes **confrontés à une série** inédite “d'**expériences naturelles**” qui illustrent les défis que doivent relever les populations d'organismes confrontées à des environnements totalement nouveaux. Ces nouvelles conditions de vie risquent de mener les organismes à l'extinction, mais elles peuvent aussi leur offrir de nouvelles opportunités selon la réponse qu'ils apportent (ou pas) à ces changements (Lire [L'adaptation des organismes à leur environnement](#)). Les oiseaux sont l'objet de très nombreuses études sur leur vulnérabilité au réchauffement du climat et sur les réponses qu'ils y apportent. On s'attend à ce qu'ils soient particulièrement touchés [3] au point que **chaque degré Celsius d'augmentation de la température de la planète pourrait entraîner l'extinction de 100 à 500 espèces** [4].

2. La température, facteur clé en physiologie et en écologie

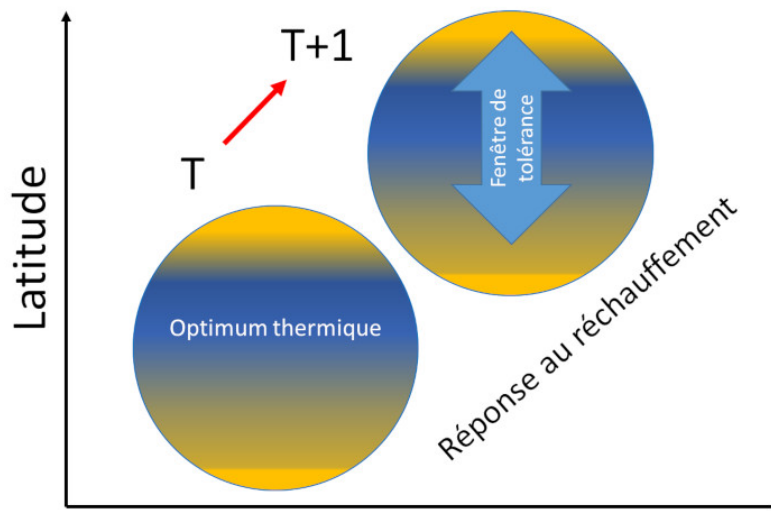


Figure 2. Réponse au réchauffement : de l'optimum à la tolérance thermique. [Source : © Jacques Blondel]

Selon la théorie métabolique de l'écologie, le **profil métabolique des organismes contrôle l'ensemble des processus physiologiques et écologiques à l'échelle des individus, des populations et des écosystèmes** [5]. Cette constante macroécologique qui s'applique aussi bien aux macroorganismes qu'aux microorganismes varie avec la taille de l'organisme selon une relation linéaire lorsque les masses corporelles et les taux métaboliques sont exprimés en logarithmes. La sensibilité des oiseaux à la température permet de définir pour chaque espèce un **seuil de tolérance thermique** qui définit l'enveloppe thermique à laquelle elle est adaptée (Figure 2). **Tout franchissement de ce seuil entraîne des effets en cascade sur un ensemble de traits morphologiques, physiologiques et démographiques associés au métabolisme.** Ces effets sont à l'origine de la **distribution biogéographique des organismes.**

Les réponses des organismes au réchauffement du climat ont des effets en cascade d'un niveau de résolution du vivant au suivant :

à l'échelle des individus, la température agit sur la croissance, la taille, la reproduction, donc globalement sur la valeur sélective (*fitness*) de l'individu.

Puis les réponses individuelles se répercutent à l'échelle de la population par ses conséquences sur sa démographie, sa densité et sa diversité, tant phénotypique que génétique.

Enfin, à l'échelle des assemblages d'espèces, les performances des populations se répercutent à l'échelle du **peuplement** en jouant sur sa composition, sa structure, sa production d'énergie, sa diversité spécifique et sa dynamique.

Finalement, ce qui se passe à l'échelle du peuplement conditionne le fonctionnement de l'**écosystème.**

De nombreux exemples, notamment chez les oiseaux, illustrent la **vulnérabilité des organismes aux variations de température**, soit lorsque le **seuil de tolérance thermique** est atteint puis **dépassé**, soit par **diminution de la productivité des écosystèmes**, soit enfin par **ruptures d'interactions entre espèces** qui **désorganisent les réseaux trophiques.**

3. Quelles réponses des oiseaux au réchauffement du climat ?

Deux grands types de réponses au réchauffement climatique sont apportés par les oiseaux. Le premier est une **réponse immédiate**, d'ordre phénotypique, par laquelle l'**oiseau ajuste** « au coup par coup » son **comportement** à la variation de la **température** (Lire [L'adaptation des organismes à leur environnement](#)). Ce type de réponse est possible parce que chaque trait d'histoire de vie s'exprime à l'intérieur d'une « fenêtre de plasticité phénotypique » (Lire Focus [Acclimatation ou adaptation ?](#)) qui permet à l'organisme de répondre immédiatement à l'état de l'environnement. Le second, beaucoup plus difficile à mettre en évidence est une **réponse adaptative** aux nouveaux régimes de sélection. Il s'agit alors d'adaptation de type microévolutif, donc de **nature génétique**, en réponse aux nouvelles pressions de sélection exercées par l'environnement. Alors que la réponse phénotypique est immédiate, la réponse microévolutive est **trans-générationnelle** car elle passe par un crible sélectif directionnel qui s'exerce sur les descendants des variants génétiques qui présentent une variation avantageuse pour le trait considéré, par exemple la date de ponte ou le départ en migration.

3.1. La « traque à l'habitat »

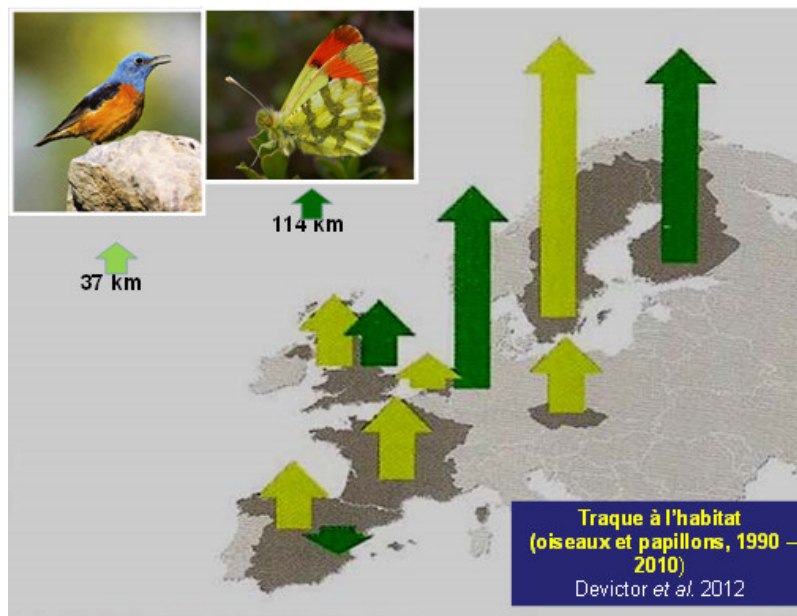


Figure 3. Traque à l'habitat chez les oiseaux et les papillons entre 1990 & 2010. D'après réf. [8]. [Source : © Jacques Blondel]

Se déplacer, en latitude ou en altitude, pour suivre les déplacements de l'enveloppe climatique à laquelle on est adapté paraît être une réponse logique et attendue. De fait, l'aspect le plus immédiatement visible des conséquences du changement climatique est la **modification des aires de distribution**. A de vastes échelles d'espace et de temps, on a démontré les va-et-vient, au cours du Pléistocène, des ceintures de végétation et de leurs faunes associées en réponse à l'alternance des phases glaciaires et interglaciaires qui ponctuèrent les deux derniers millions d'année à une fréquence de l'ordre de 100 000 ans [6]. Les routes empruntées par les organismes et leurs vitesses de déplacement furent même précisées grâce à la paléobiogéographie et à la phylogéographie. Cette méthode de génétique permet de situer dans le temps et dans l'espace les organismes porteurs de marqueurs moléculaires qu'on appelle des haplotypes quand on utilise l'ADN mitochondrial pour les animaux et l'ADN chloroplastique pour les végétaux.

Une **remontée en latitude en réponse au réchauffement contemporain** est avérée chez la majorité des espèces des deux groupes animaux terrestres les mieux étudiés, les oiseaux et les papillons [7],[8] (Figure 3). Cette remontée en latitude, sensible depuis les années 1990 chez 200 des 500 espèces nicheuses d'oiseaux d'Europe pour lesquelles on dispose de données [9], est largement confirmée, avec une forte accélération à partir des années 2000. Cela dit, bien que le réchauffement du climat joue un rôle certain dans les déplacements observés et mesurés, une grande précaution est de mise pour faire la part du climat et celle d'autres facteurs de l'environnement, en particulier les changements de la structure des habitats.

Mais toute interprétation faite sur des données de type corrélatif comporte une part d'incertitude car les aires de distribution peuvent changer sans qu'on ait toujours de bons arguments pour les expliquer. Bien des déplacements d'aires de distribution ne sont pas explicables par des mécanismes de réponse aux dérèglements du climat.

D'où l'importance de pouvoir démontrer formellement le rôle de l'élévation des températures dans les déplacements des organismes.

Comment mesurer l'ampleur et la vitesse de déplacement ?

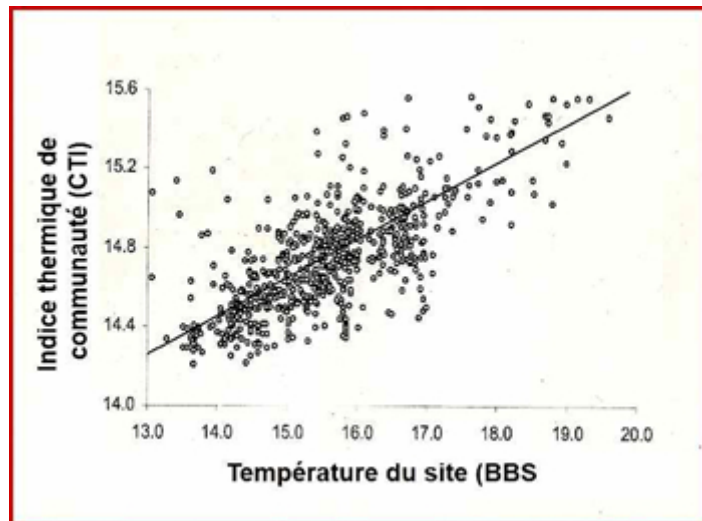


Figure 4. Relation entre l'indice thermique de communauté (CTI) et la température moyenne du site où chaque relevé fut effectué (d'après réf. [10]). [Source : © Jacques Blondel]

En se basant sur la robustesse des températures comme prédicteur des enveloppes de distribution des oiseaux, Devictor et ses collègues [10] ont utilisé les bases de données du programme STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs) conduit par le Muséum National d'Histoire Naturelle qui consiste à relever chaque année et toujours au même endroit les espèces qui y nichent. Ils ont examiné la réponse de ces espèces (105 au total) au réchauffement du climat. Pour ce faire ils ont calculé la température moyenne (entre les mois de mars et d'août) de l'aire totale de **distribution européenne de chaque espèce (STI, Species Temperature Index)**, puis **l'indice moyen de température** de l'assemblage d'espèces relevé en un point donné de l'espace géographique français en faisant la moyenne des STI spécifiques, obtenant ainsi un **indice thermique de la communauté (CTI, Community Temperature Index)**. Cet indice, moyenne de tous les STI des espèces qui composent le peuplement, pondéré par l'abondance de chacune, fut calculé pour chacun des 722 assemblages d'espèces relevés sur le territoire métropolitain. Ces valeurs des CTI renseignent sur le degré moyen de « thermophilie » des espèces qui composent chaque assemblage local d'espèces, un CTI élevé indiquant que le peuplement contient beaucoup d'espèces thermophiles et que la température du site est élevée (Figure 4).

Ces données permirent à ces auteurs de calculer la réponse des communautés d'oiseaux au réchauffement climatique : l'augmentation au fil du temps de la valeur du CTI d'un peuplement local indique que ce peuplement contient un nombre croissant d'espèces thermophiles ou, dit autrement, que des espèces thermophiles (plus méridionales) ont remplacé des espèces qui le sont moins, ces dernières s'étant déplacées plus au nord. Les changements de CTI au cours du temps renseignent sur l'ampleur du déplacement moyen de chaque assemblage d'espèces quand les valeurs des CTI sont reportées sur les sites où les peuplements ont été relevés.

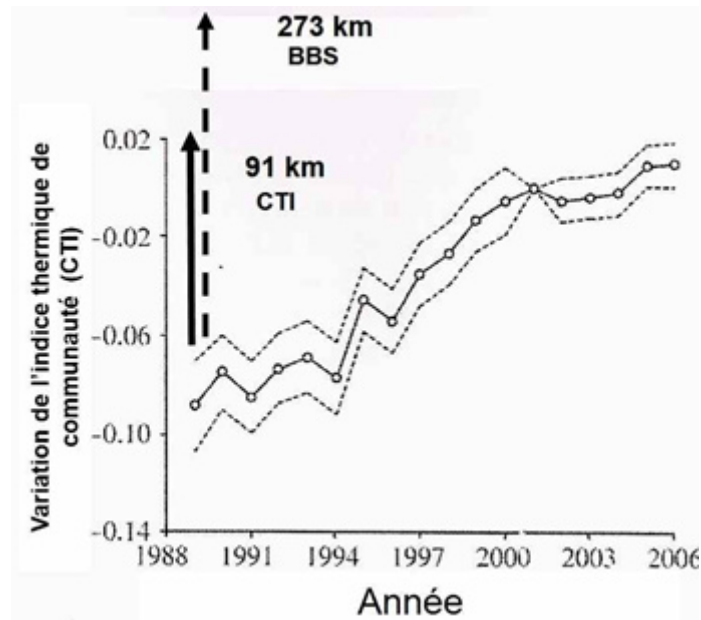


Figure 5. Évolution de l'indice thermique de communauté (CTI) des peuplements d'oiseaux en France entre 1989 et 2006. Les flèches indiquent la remontée vers le nord, en kilomètres, des communautés d'oiseaux (flèche noir continue) et des isothermes (flèche en tirets) (complété d'après réf. [7]). [Source : © Jacques Blondel]

Le même exercice fut fait pour les températures ambiantes en calculant pour chacun des 722 sites où furent calculés les CTI le différentiel de température locale (de mars à août) sur un pas de temps de 5 ans entre 1961 et 1990. Comme pour les CTI, les **changements locaux de température** sont projetés sur la **carte climatique de la France** (carte des isothermes) de sorte que la comparaison de la position des CTI et de celle des températures locales sur leurs gradients respectifs donne une mesure de leur **vitesse respective de déplacement**. La variation spatiale des 722 CTI répartis sur l'ensemble du territoire français sur une maille de 2x2 km fut calculée entre 1989 et 2006, révélant que, comme attendu, le CTI de chaque point augmente régulièrement au cours du temps, ce qui traduit des changements de composition des assemblages locaux d'espèces dans le sens d'un enrichissement en espèces thermophiles (remontée vers le nord d'espèces méridionales). Cette variation correspond à un déplacement moyen de 91 ± 11 km. Pendant ce temps l'augmentation des températures locales a correspondu à un déplacement vers le nord des isothermes de 273 km (Figure 5). Les auteurs en concluent que, comme attendu, **les oiseaux se déplacent bien vers le nord en réponse au réchauffement mais ils le font moins vite que ce qu'ils devraient** puisque la différence entre la distance parcourue par les oiseaux et celle qui sépare les isothermes aux deux périodes est de 182 km.

Pour de nombreuses raisons qu'il n'est pas possible de développer ici, les déplacements relevant de la traque à l'habitat sont très variables d'une espèce à l'autre de sorte que les assemblages d'espèces qui caractérisent un habitat donné changent au cours du temps. Si les déplacements en latitude des oiseaux sont régulièrement observés, la **traque à l'habitat a aussi lieu en altitude** quand les oiseaux remontent le long des pentes des montagnes pour **suivre les variations d'altitude de leur habitat**.

Et dans les milieux extrêmes ?

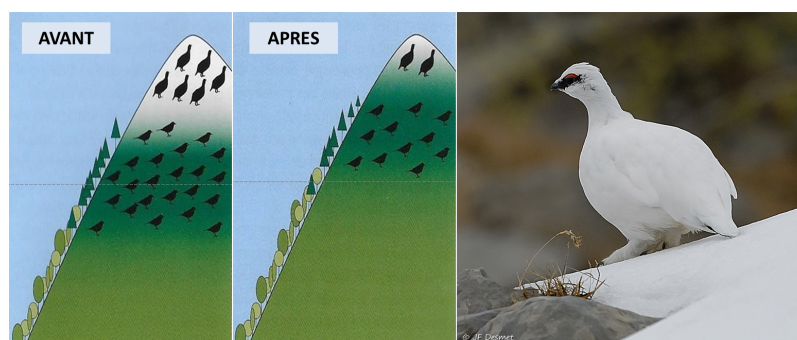


Figure 6. Le Lagopède alpin (*Lagopus muta*), l'oiseau le plus frigophile de l'avifaune de France voit ses populations décliner par rétrécissement de ses habitats. La remontée en altitude des habitats des espèces de montagne comme le lagopède alpin entraîne la fragmentation, puis la diminution, voire l'extinction de leurs populations. [Source : schémas © Jacques Blondel, photographie © Jean-François Desmet/droits réservés]

Lorsque la traque à l'habitat qui permet à l'organisme de « coller » au plus près de l'enveloppe climatique à laquelle il est adapté n'est **plus possible** comme c'est le cas des populations d'oiseaux qui nichent dans les **milieux extrêmes** comme l'Arctique, l'Antarctique ou les milieux de haute montagne, on peut s'attendre à un effondrement de leurs effectifs si aucune réponse adaptative n'est possible. C'est ce que l'on constate chez les populations de lagopède alpin *Lagopus muta* (Figure 6) dont les **habitats se rétrécissent** d'année en année au fur et à mesure qu'ils remontent en altitude. Au cours des trois ou quatre dernières décennies, les étendues glacées de l'Arctique ont diminué au rythme de 45 000 km² par an. Ces chiffres impressionnants sont associés à bien d'autres phénomènes comme la fonte du permafrost, la remontée vers le nord de formations subforestières, rétrécissant d'autant les étendues de toundra. En réponse au réchauffement du climat, l'extension en latitude et en altitude de formations boisées entraîne un rétrécissement, estimé à 40% à 57% d'ici la fin du XXI^e siècle, des habitats spécifiques à de nombreuses espèces d'oiseaux et de limicoles dont la moitié pourrait disparaître d'ici la fin du siècle [11].

3.2. Réchauffement du climat et migrations d'oiseaux : de nouveaux défis

Le **déclin régulier**, de l'ordre de 1% par an depuis une **vingtaine d'années**, des **migrateurs transsahariens** est dû à une série de contraintes parmi lesquelles une **détérioration des conditions de migration et d'hivernage** dans **des habitats qui se fragmentent**, se désertifient et se transforment, ainsi qu'en raison de l'aggravation des contraintes métaboliques associées à la traversée d'un Sahara qui s'élargit [12].

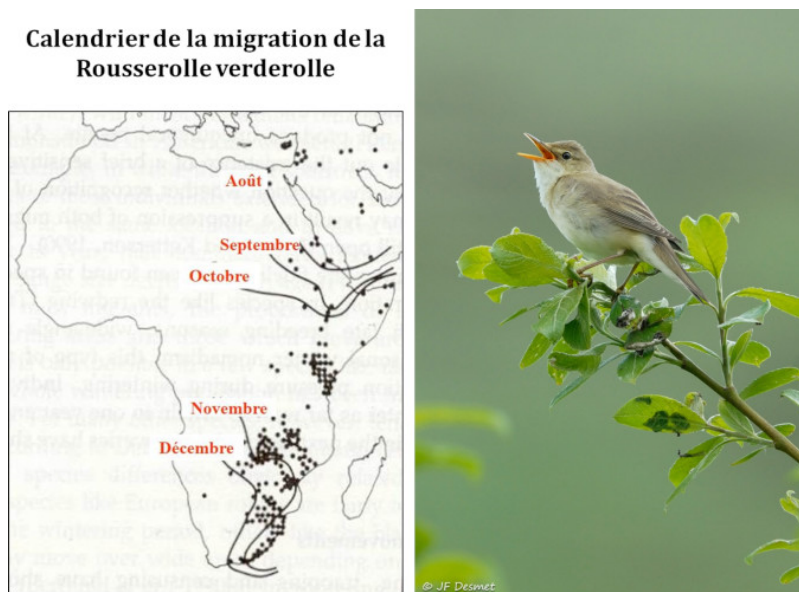


Figure 7. Calendrier de la migration d'automne de la Rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*). Comme tous les migrateurs transsahariens nichant en Europe, cette rousserolle est confrontée à de nouvelles contraintes dues à l'élargissement du Sahara et à la dégradation des habitats. [Source : schéma © Jacques Blondel, photographie © Jean-François Desmet/droits réservés]

La **migration** (Figure 7) est un **phénomène complexe** régi par des **adaptations sophistiquées** d'ordre comportemental, physiologique et endocrinien. Elle se fait selon un timing rigoureux et implique l'existence, aux différentes étapes du voyage, de ressources permettant aux oiseaux de reconstituer périodiquement leurs réserves d'énergie. Les changements climatiques troublent le subtil équilibre que l'évolution a établi entre ces différents facteurs.

La famille des **fauvettes** est un **bon modèle** pour étudier ces questions car sur les dix-sept espèces qui nichent en Europe, certaines sont migratrices transsahariennes, d'autres migratrices partielles, d'autres étant sédentaires. Une simulation de la réponse des différentes espèces au réchauffement climatique montre que, selon les scénarios de réchauffement, les territoires de reproduction devraient remonter en moyenne de 3,8 à 4,4 degrés de latitude vers le nord, ce qui allongera de quelque 400 à 600 kilomètres les distances à parcourir pour les grands migrateurs comme la **fauvette des jardins** *Sylvia borin* car les territoires d'hivernage ne devraient pas changer de place. On a calculé que cet **allongement des distances à parcourir nécessite une augmentation de la masse nette de l'oiseau de l'ordre de 9 %**, correspondant au surplus de réserves énergétiques qui doivent être stockées sous forme de graisse nécessaire à ce voyage. On sait en effet qu'un petit passereau d'une quinzaine de grammes consomme à peu près 3,5 gr de graisse pour parcourir 1000 km. Ce surcoût implique donc de trouver davantage de nourriture lors des haltes migratoires et d'être en mesure de la stocker dans son corps, défi difficile à relever et cause probable du déclin constaté des populations. Il se pourrait aussi que l'adaptation aux nouvelles conditions imposées aux migrateurs ne soit pas assez rapide si les réponses génétiques aux nouvelles pressions de sélection sont moins rapides que ce que nécessite l'élévation des températures [13].



Figure 8. Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*). [Source : © Jean-François Desmet/droits réservés]

En effet, le **comportement migratoire** étant un **trait génétiquement déterminé** et héritable, on peut s'attendre à ce qu'il évolue sous l'effet des pressions de sélection directionnelle exercées par le réchauffement en cours. Une équipe de chercheurs allemands a élégamment démontré sur un oiseau partiellement migrateur, la fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* (Figure 8), que le comportement migratoire peut disparaître ou apparaître au gré des pressions de sélection appliquées sur des croisements contrôlés en volières. Une petite population expérimentale partiellement migratrice au début de l'expérience fut rendue totalement migratrice en trois générations, ou totalement sédentaire en six générations [14].

Sous l'effet des pressions actuelles de sélection, on peut s'attendre à ce que **beaucoup d'espèces partiellement migratrices se sédentarisent**, ce qu'on observe déjà, tandis que beaucoup de migrants transsahariens devront **modifier leurs performances migratrices** afin de **répondre aux nouveaux défis** qu'impose la dégradation de leurs conditions de migration. Ces variations dans l'intensité du comportement migratoire eurent lieu à maintes reprises au cours de l'histoire des oiseaux qui furent confrontés au cours du Pléistocène à l'alternance de périodes glaciaires et de périodes interglaciaires qui modifièrent considérablement le tempo et le mode des migrations.

3.3. Une alternative à la traque à l'habitat : l'adaptation locale

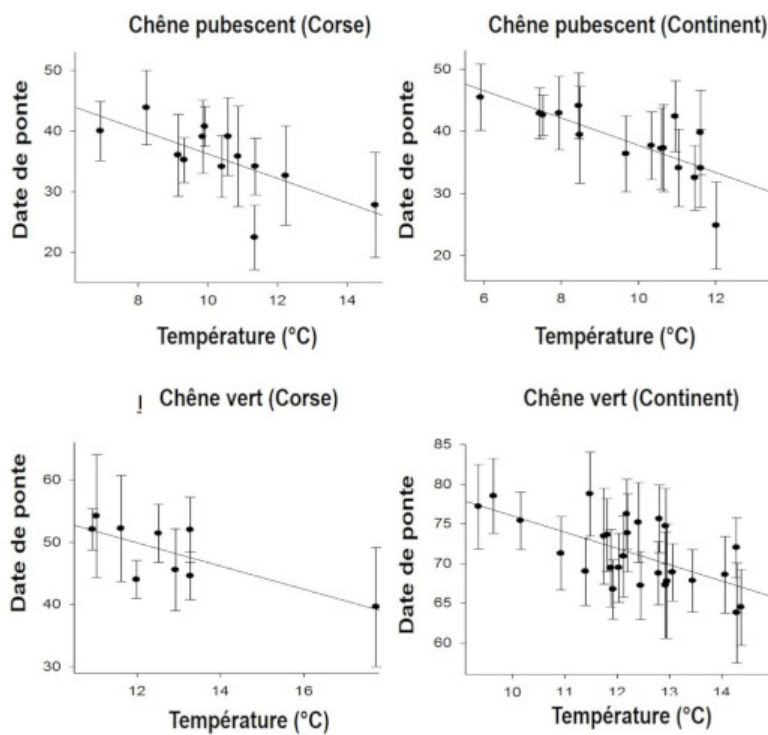


Figure 9. Relation entre la date de ponte et la température au début du printemps dans différents habitats dominés par des chênes dans les environs de Montpellier et en Corse. Plus les températures sont douces, plus les mésanges pondent tôt. Modifié d'après ref. [16]. [Source : © Jacques Blondel]

De nombreux traits d'histoire de vie répondent avec plus ou moins d'intensité au réchauffement du climat. Par exemple, les **oiseaux tendent à nicher plus tôt au printemps** [15] mais la complexité des mécanismes impliqués explique les exceptions qu'on observe souvent.

Les modifications observées des traits d'histoire de vie peuvent relever de ce qu'on appelle la **plasticité phénotypique** quand **l'individu ajuste sa réponse à un signal de l'environnement**, par exemple la température immédiate : les oiseaux ont tendance à commencer à pondre un peu plus tard quand le printemps est froid et un peu plus tôt quand il est chaud (Figure 9, [16]).

Mais cette réponse immédiate qui s'inscrit dans une « fenêtre de plasticité phénotypique » a ses limites car cette fenêtre n'est pas extensible : **au-delà des limites de la fenêtre**, en plus ou en moins, une **maladaptation** peut survenir. Dans une étude sur la variation de la date de ponte de la mésange charbonnière *Parus major* (Figure 10), Visser *et al* [17] ont été surpris de constater que la population qu'ils étudiaient ne présentait aucune réponse au réchauffement alors que le pic d'abondance des chenilles défoliatrices des chênes, nourriture presque exclusive de ces passereaux à la période de reproduction, avait avancé d'une dizaine de jours.

L'explication de ce défaut d'adaptation fut la suivante : pour **ajuster l'époque de leur reproduction** à la date optimale qui correspond au **pic d'abondance des insectes** dont ils se nourrissent, les oiseaux utilisent des **signaux du milieu** (signaux dits proximaux) qui les informent sur la **quantité de nourriture** dont ils disposeront plus d'un mois plus tard (après la ponte et la couvaison des œufs). Il suffit que le **facteur écologique** qui détermine la fenêtre de plasticité phénotypique à l'intérieur de laquelle l'oiseau prend la décision de pondre, en l'occurrence le débourrement des bouleaux, ne réponde pas de la même manière à l'augmentation de température que celui qui **déclenche** le développement de la nourriture des poussins, en l'occurrence le débourrement de chênes qui annonce l'éclosion des chenilles défoliatrices, pour qu'il y ait un **décalage** entre ces deux étapes cruciales du cycle reproducteur que sont la **ponte** et l'**élevage** des jeunes. La marge de manœuvre de l'oiseau est étroite car lorsque le premier œuf est pondu, le « coup est parti » car les événements s'enchaînent inéluctablement : il faut quatre jours pour former un œuf dans l'oviducte, l'oiseau pond un œuf par jour puis incube sa ponte pendant 12 jours. Comme les besoins des jeunes sont à leur maximum onze jours après leur éclosion, l'oiseau doit « décider » de pondre 4+10+12+11 jours = 37 jours avant le pic d'abondance de la ressource alimentaire si sa ponte est de 10 œufs. Il le fait à partir de signaux « proximaux » du milieu, en l'occurrence la **photopériode** [18].



Figure 10. Mésange charbonnière (*Parus major*). [Source : © Jean-François Desmet/droits réservés]

Tout le problème pour l'oiseau est d'**ajuster la demande à l'offre**, un phénomène de maladaptation ayant lieu quand l'offre est décalée dans le temps par rapport à la demande. De telles situations ne sont pas exceptionnelles, notamment chez les migrateurs transsahariens, en raison d'un décalage dans la phénologie de signaux qui se manifestent à plusieurs milliers de kilomètres. Si le signal qui déclenche le retour d'un migrateur transsaharien ne change pas de date alors que celui qui déclenche l'apparition de sa nourriture en Europe est avancé, il en résulte une maladaptation. C'est ce qui fut observé chez une population de gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* aux Pays-Bas, l'oiseau n'ayant pas avancé significativement sa date de retour d'Afrique alors que l'émergence des chenilles dont il nourrit ses jeunes est avancée d'une dizaine de jours en réponse au réchauffement du climat [19].

Au-delà de la plasticité phénotypique qui a ses limites, une **évolution adaptative** par **sélection directionnelle** peut être très rapide de sorte que des processus sélectifs peuvent affecter significativement la dynamique d'une population en quelques générations seulement [20]. En cas de maladaptation, ce processus se chargera au cours du temps de **rétablir le synchronisme rompu** ; processus dit de « sauvetage évolutif » (evolutionary rescue) par lequel la structure génétique de la population change progressivement au cours du temps sous l'effet d'une sélection directionnelle qui favorise les individus les moins maladaptés.



Figure 11. Phalène brumeuse (*Operophtera brumata*) : à gauche, chenille, nourriture presque exclusive des mésanges charbonnières dans certains habitats au printemps ; à droite papillon. [Source : Chenille © spacebirdy [CC BY-SA 3.0] ; papillon : ©entomart (libre de droits)]

Un exemple de sélection directionnelle en action est donné par l'histoire d'une population anglaise de mésange charbonnière [21] (voir Figure 10). Le suivi sur un demi-siècle de cette population dont tous les individus reproducteurs sont bagués a révélé qu'entre 1961 et 2007, la date de ponte a avancé de 14 jours, ce qui permet aux oiseaux de se « recaler » sur l'offre alimentaire que constituent les chenilles de la phalène brumeuse *Operophtera brumata* (Figure 11). Le suivi individuel de chaque femelle a montré que chaque année **les individus ajustent leur date de ponte de manière à faire coïncider l'offre alimentaire et la demande exprimée par les poussins**. Le fait que la réponse soit immédiate avec une excellente corrélation entre la période de demande maximale et le pic d'abondance des chenilles pointe la plasticité phénotypique comme mécanisme ajusteur.

Mais l'efficacité de la **plasticité phénotypique** n'a qu'un temps. Arrive un moment où la limite de la fenêtre de plasticité étant atteinte, un **mécanisme microévolutif** entre en jeu pour en prendre le relais, pourrait-on dire. Les méthodes de génétique quantitative qu'il a été possible d'appliquer sur cette population puisque tous les individus sont bagués, donc connus, a permis de démontrer l'efficacité de ce mécanisme à partir de deux paramètres clé, l'**intensité de la sélection** imposée par le différentiel de

température et l'**héritabilité** de la date de ponte. Les auteurs de l'étude ont ainsi démontré que les mésanges dont les mères nichent un peu plus tôt les années chaudes ont de meilleures chances de recruter leurs jeunes dans la population que les autres, les taux de recrutement se situant dans la moyenne lorsque les températures de l'année précédente sont dans la moyenne.

3.4. Le coût de la maladaptation



Figure 12. Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*). [Source : © Jean-François Desmet/droits réservés]

On peut mesurer l'importance, vitale pour l'organisme, d'un ajustement phénotypique et/ou d'une réponse à la sélection quand on sait quel est le **coût d'une maladaptation** locale, par exemple lorsqu'il y a un **défait de synchronisme entre l'offre alimentaire et la demande**. Là encore le modèle mésange a été mis à contribution pour analyser ces coûts à partir des mesures réalisées sur l'écart entre la période de demande alimentaire maximale des poussins de mésange bleue *Cyanistes caeruleus* (Figure 12) et le pic d'abondance des chenilles dont les poussins sont nourris. Des méthodes de physiologie écologique utilisant de l'eau doublement marquée (aux isotopes d'oxygène et d'hydrogène) ont permis de mesurer et d'exprimer en termes de monnaie énergétique (par exemple des kilojoules), l'effort métabolique fourni par un oiseau pour élever ses jeunes. On a montré que, par rapport à des nichées bien synchronisées sur la fenêtre de disponibilité alimentaire, les **nichées mal synchronisées présentaient** :

des **jeunes de moindre qualité** n'ayant que **peu de chances de survie**,

un **coût d'élevage des jeunes bien plus élevé** (environ 2 à 4 kilojoules dépensés pour produire un gramme de poussin contre 1 à 2 kilojoules dans les nichées bien synchronisées),

un **effort métabolique fourni par les parents** près de deux fois **plus élevé** (5 à 7 fois le métabolisme de base contre 3 à 4 fois) pour alimenter les nichées maladaptées [\[16\]](#).

Les **conséquences** d'un tel défaut de synchronisme entre offre et demande pourraient devenir **graves** si l'accélération du **réchauffement climatique** devenait telle que la réponse attendue à la sélection n'était pas assez rapide pour permettre aux organismes de s'adapter à temps aux nouvelles conditions d'environnement.

4. Changements globaux et fonctionnement de l'écosystème



Figure 13. Buse variable (*Buteo buteo*). [Source : © Jean-François Desmet/droits réservés]

Les espèces ne répondant pas toutes de la même manière aux forçages climatiques, des ruptures d'interactions interspécifiques pourraient avoir des conséquences imprévisibles sur le fonctionnement des écosystèmes. Il s'agit là d'un immense sujet car si les **conséquences directes du réchauffement climatique** commencent à être assez **bien connues** à l'**échelle des espèces**, on ne **sait** encore **pratiquement rien** de ce que deviennent les interactions entre espèces au sein d'assemblages qui se réorganisent en permanence.

En voici un exemple [22] : la multiplication par quatre des effectifs d'une population allemande de buse variable *Buteo buteo* (Figure 13) au cours des vingt dernières années résulte d'une amélioration de la survie de l'oiseau, passée de 0,63 à 0,74 chez les femelles et de 0,61 à 0,80 chez les mâles. De manière surprenante, ces **changements de survie** furent associés à une diminution considérable, au cours de la même période, des valeurs de cette métrique climatique très générale qu'est l'Oscillation de l'Atlantique Nord (NAO, températures plus froides, moins de pluie mais plus de neige ; Lire [La variabilité climatique : l'exemple de l'Oscillation nord-atlantique](#)). Bien que la relation entre la variation de la NAO et la survie des buses ne dise rien des mécanismes en jeu car **corrélation ne veut pas dire causalité**, ces variations furent confirmées à plus vaste échelle d'espace : quand la **NAO décroît**, la **survie des buses augmente** et vice versa. Le mécanisme impliqué est donc d'une manière ou d'une autre lié à ces facteurs climatiques.

Les auteurs de l'étude finirent par le découvrir : la proie principale des buses, surtout en hiver, est le campagnol des champs *Microtus arvalis* dont les populations sont sensibles au climat. Alors que la pluie et le gel sont très défavorables à ce petit mammifère, un couvert de neige les protège tout en permettant au prédateur de les détecter et de les capturer si le manteau neigeux n'est pas trop épais. Une petite couche de neige, très fréquente au cours des deux dernières décennies, est donc très favorable aux campagnols, donc à leurs prédateurs. Les rapports étroits observés entre la **variation géographique de la survie des buses** et celle des **conditions climatiques** est une démonstration de l'**interdépendance** des différents niveaux de variation, celui du **climat**, celui des **campagnols** et celui de leurs **prédateurs**. Mais cet exemple illustre aussi la complexité et, souvent, l'aspect inattendu des relations que des modifications du climat peuvent entraîner. D'où la très grande difficulté à prévoir et modéliser les changements attendus de la réorganisation des réseaux trophiques au sein des assemblages d'espèces et, d'une manière plus générale, les réponses que les organismes apportent aux dérèglements du climat.

5. Pour aller plus loin

Les **limites** de la plupart des **études** sur les **réponses des organismes** aux **dérèglements climatiques** tiennent à leur **nature** essentiellement **corrélative** qui ne dit **rien** des facteurs déclenchants et des **mécanismes** mis en jeu. Or l'implication de plusieurs composantes du changement global dans les modifications d'aires de distribution ou d'événements phénologiques comme les dates de ponte ou départs en migration chez les oiseaux complique l'analyse des mécanismes. Trois types d'approches peuvent apporter d'intéressantes réponses :

La première est la **modélisation des enveloppes de niche** [23] qui est fondée sur une représentation statistique multivariée de la niche de l'organisme réalisée en mettant en relation sa distribution spatiale avec des variables clé de l'environnement. La niche ainsi définie est projetée dans l'espace géographique que l'espèce devrait occuper dans le futur en fonction de différents scénarios attendus de variation du climat tels que proposés par le GIEC (*Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat*).

Une deuxième approche dont les enjeux sont particulièrement prometteurs relève de l'**épigénétique**, à savoir l'étude des

mécanismes d'origine environnementale (stress climatique, perturbation, environnement maternel) qui modulent l'expression de gènes codants sans modifier la structure génétique de l'organisme (Lire [L'épigénétique, le génome et son environnement](#)). Ces mécanismes d'hérédité non mendélienne peuvent jouer un rôle considérable dans l'adaptation à des changements d'environnement car ils s'expriment lors du développement de l'individu sans passer par le crible intergénérationnel de la sélection naturelle. Ces changements d'origine épigénétique qui, de plus, sont héréditaires, ont comme conséquence évolutive soit de déplacer la moyenne du trait vers un nouvel optimum, soit de modifier sa variance donc sa fitness, soit de diminuer sa variance autour d'un nouvel optimum, ce qu'on appelle un processus de « canalisation phénotypique » [\[24\]](#).

Une troisième approche, encore sous-exploitée mais prometteuse, est l'**utilisation de données du passé**. Dès lors qu'on peut les identifier, les réponses apportées par les organismes à des changements qui eurent lieu dans un passé plus ou moins lointain représentent des « expériences naturelles » qui permettent de tester des théories écologiques et évolutives [\[25\]](#).

Le registre fossile peut ainsi apporter des réponses sur l'évolution adaptative en réponse au changement climatique à des échelles de temps de quelques années à une dizaine de milliers d'années. Il apporte aussi des réponses sur la réalité d'une plasticité phénotypique à des échelles de temps plus courtes, de l'ordre d'une à un millier d'années. La paléogénomique permet aussi d'identifier les déplacements d'aires de distribution, des effondrements de populations et des événements d'extinction en réponse à des changements de climat. Les réponses à des climats variables ont ainsi été explorées à partir de la génétique évolutive et d'approches expérimentales « d'écologie de la résurrection » qui consistent à réanimer des propagules en dormance prolongée, parfois depuis plusieurs siècles (diatomées, insectes, algues champignons, bactéries) puis à les soumettre expérimentalement à des événements de stress climatique [\[26\]](#). Le gros mérite de toutes ces approches dont plusieurs sont encore au stade exploratoire est de permettre de **passer de modèles corrélatifs** à des **modèles-processus** permettant l'**identification des mécanismes en jeu**.

6. Messages à retenir

Les organismes sont adaptés à vivre à l'intérieur d'une fenêtre de température en deçà ou au-delà de laquelle leur survie est compromise,

La « traque à l'habitat » en réponse au réchauffement est une réponse classique mais variable selon les espèces,

La traque à l'habitat n'est plus possible dans les habitats extrêmes (toundra, haute montagne), d'où les menaces qui pèsent sur les oiseaux de ces milieux,

Le réchauffement du climat impose de nouvelles et sévères contraintes aux migrants transsahariens,

Une alternative à la traque à l'habitat: l'adaptation locale par ajustement ou microévolution,

Les changements globaux modifient les interactions entre espèces, donc la structure et la dynamique des peuplements.

Notes et références

Image de couverture. [Source : schéma Jacques Blondel].

[\[1\]](#) Les changements infligés par les humains au système Terre se sont avérés si profonds et universellement répartis, que le météorologue et chimiste Paul Josef Crutzen forgea à la fin du XX^e siècle le terme d'Anthropocène (Crutzen & Stoermer 2000 ; The "Anthropocene". *Global Change Newsletter* 41, 12-13), littéralement, « l'ère de l'homme » pour désigner cette époque de l'histoire de la Terre à partir de laquelle les activités humaines ont irrémédiablement marqué l'écorce terrestre, au même titre que de puissantes forces telluriques. Bien que la Commission internationale de stratigraphie ait accueilli avec réserve cette nouvelle séquence de l'histoire de la Terre, le terme fit rapidement partie du vocabulaire scientifique, y compris de celui des sciences de la vie.

[\[2\]](#) Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Syst* 37: 637-669.

[\[3\]](#) Pearce-Higgins, J. W. & Green, R. 2014. Birds and climate change. Impacts and conservation responses. Cambridge,

- [4] Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P. & Loarie, S. R. 2008. Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Cons. Biol.* 22: 140-150.
- [5] Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- [6] Hewitt, G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc Lond. B* 359: 183-195.
- [7] Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. 2008. Birds are tracking climate warming but not fast enough. *Proc. R. Soc. Lond. B* 275: 2743-2748.
- [8] Devictor, V., van Swaay, C. Brereton, T. Brotons, L. Chamberlain, D. Heliölä, J. Herrando, S. Julliard, R. Kuussaari, M. Lindström, Å. Reif, J. Roy, D.B. Schweiger, O. Settele, J. Stefanescu, C. Van Strien, A. Van Turnhout, C. Vermouzek, Z. WallisDeVries, M. Wynhoff, I. & Jiguet, F. (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*. 2, 121–124.
- [9] Burton, J. F. 1995. *Birds and Climate Change*. London, Christopher Helm.
- [10] Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2007) French birds lag behind climate warming. *Nature Proceedings* 10 p. DOI: 10.1038/npre.2007.1275.
- [11] Piersma, T. 2007. Using the power of comparison to explain habitat use and migration strategies of shorebirds worldwide. *J. Ornithol.* 148: S45-S59.
- [12] Berthold, P., Fiedler, W., Schlenker, R. & Querner, U. 1998. 25-year study of the population development of Central European songbirds: a general decline, most evident in long-distance migrants. *Die Naturwissenschaften*. 85: 350-353.
- [13] Doswald, N., Willis, S. G., Collingham, Y. C., Pain, D. J., Green, R. E. & Huntley, B. 2009. Potential impacts of climate change on the breeding and non-breeding ranges and migration distance of European *Sylvia* warblers. *J. Biogeogr.* 36: 1194-1208.
- [14] Berthold, P. 1991. Genetic control of migratory behaviour in birds. *Trends Ecol. Evol.* 6: 254-257.
- [15] Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. & Thomson, D. L. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 338: 526.
- [16] Thomas D. W., Blondel J., Perret P., Lambrechts M. M. & Speakman J. R. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291: 2598-2600.
- [17] Visser, M. E., Adriaansen, F., van Balen, J. H., Blondel, J., Dhondt, A. A., van Dongen, S., du Feu, C., Ivankina, E. V., Kerimov, A. B., de Laet, J., Matthysen, E., McCleery, R., Orell, M. & Thomson, D. L. 2003. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 270: 367-372.
- [18] Lambrechts, M. M., Blondel, J., Maistre, M. & Perret, P. 1997. A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94: 5153-5155.
- [19] Both, C. & Visser, M. E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- [20] Gingerich, P.D. 2009. Rates of evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. System* 40: 657-75.
- [21] Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C. M., Kruuk, L. E. B. & Sheldon, B. C. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320: 800-803.
- [22] Jonker, R. M., Chakarov, N. & Krüger, O. 2014. Climate change and habitat heterogeneity drive a population increase in Common Buzzards *Buteo buteo* through effects on survival. *Ibis* 156 : 97-106.
- [23] Lavergne, S., Mouquet, S., Thuiller, W. & Ronce, O. 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 321-350.
- [24] Rey, O., Danchin, E., Mirouze, M., Lootù, C. & Blanchet, S. 2016. Adaptation to global change: a Transposable

Element-Epigenetics perspective. *Trends Ecol. Evol.* 31: 514-526.

[25] Nogues-Bravo, D., Rodriguez-Sanchez, F., Orsini, L., de Boer, E., Jansson, R., Morlon, H., Fordham, D. A. & Jackson, S. T. 2018. Cracking the code of biodiversity responses to past climate change. *Trends Ecol. Evol.* 33: 765-767.

[26] Orsini, L., Schwenk, K., De Meester, L., Colbourne, J.K., Pfrender, M.E. & Weider, L.J. 2013. The evolutionary time machine: using dormant propagules to forecast how populations can adapt to changing environments. *Trends Ecol. Evol.* 28: 274-282.

L'Encyclopédie de l'environnement est publiée par l'Université Grenoble Alpes - www.univ-grenoble-alpes.fr

Pour citer cet article: **Auteur** : BLONDEL Jacques (2019), Comment les oiseaux s'adaptent-ils à un climat qui change ?, Encyclopédie de l'Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : <http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=9818>

Les articles de l'Encyclopédie de l'environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.
