



**HAL**  
open science

# Réponses de l'avifaune commune au changement climatique : naviguer entre les échelles pour mieux identifier leurs déterminants et leurs conséquences

Pierre Gaüzère

## ► To cite this version:

Pierre Gaüzère. Réponses de l'avifaune commune au changement climatique : naviguer entre les échelles pour mieux identifier leurs déterminants et leurs conséquences. Biologie animale. Université Montpellier, 2016. Français. NNT : 2016MONTT132 . tel-01649842

**HAL Id: tel-01649842**

**<https://theses.hal.science/tel-01649842>**

Submitted on 27 Nov 2017

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

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

# THÈSE

Pour obtenir le grade de  
Docteur

Délivré par l'Université de Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale **GAIA**  
Et de l'unité de recherche **ISEM – UMR 5554**

Spécialité: **EERGP**

Présentée par **Pierre Gaüzère**  
pierre.gauzere@gmail.com

**RÉPONSES DE L'AVIFAUNE COMMUNE AU  
CHANGEMENT CLIMATIQUE**  
naviguer entre les échelles pour mieux  
identifier leurs déterminants et leurs  
conséquences



Soutenue le 25 Novembre 2016 devant le jury composé de

Dr. Wilfried THULLER	DR	Université Joseph Fourier - Grenoble 1	Rapporteur
Dr. Gaël GRENOUILLET	MC	Université de Toulouse	Rapporteur
Dr. Olivier GIMENEZ	DR	Université de Montpellier	Examineur
Dr. Isabelle LEVIOL	MC	Muséum National d'Histoire Naturelle	Invitée
Dr. Jonathan LENOIR	MC	Université de Picardie Jules Verne	Invité
Dr. Vincent. DEVICTOR	CR	Université de Montpellier	Directeur de thèse



## PRÉAMBULE

*« Ce qui est simple est souvent faux, ce qui est compliqué est inutilisable. »*

—Paul Valéry

Cette maxime résume bien le problème qui s'est posé à moi lors de l'écriture de ce mémoire. En biologie, le mémoire de thèse était autrefois considéré comme le sacro-saint aboutissement d'un travail de recherche. Il est aujourd'hui très souvent remisé au fond d'un tiroir ou sur une étagère poussiéreuse de bibliothèque universitaire ; les articles publiés dans les journaux scientifiques faisant de nos jours davantage office de support au partage de la connaissance scientifique. Sans vouloir prédire un sombre destin au document que vous tenez entre les mains, j'ai conscience qu'un nombre limité de personnes liront ce manuscrit. Dans une (vaine ?) tentative d'augmenter le nombre potentiel de ses lecteurs, j'ai choisi de rendre ce mémoire le plus accessible possible.

Comme dit Paul Valéry, ce qui est trop compliqué est inutilisable. J'ai par conséquent cherché à simplifier le discours et la description des méthodes afin de proposer un récit de ces trois années de recherches qui soit le plus intelligible possible.

Toujours selon Paul Valéry, ce qui est simple est souvent faux. C'est le revers de la médaille, tant il est vrai que la simplification de la démarche scientifique est quelque chose de délicat, et qu'en cherchant à la vulgariser, le risque de tomber dans l'approximation ou dans l'erreur est très présent.

Je tiens donc à m'excuser par avance auprès des néophytes, car vous jugerez probablement que ce mémoire reste encore trop peu accessible. Certains me diront, à juste titre, que ce mémoire était « super, même si je n'ai rien compris ».

Je dois aussi m'excuser auprès des experts, qui au contraire ne trouveront pas toute la rigueur et l'exactitude scientifique attendue dans un mémoire de thèse. J'espère que ces derniers pourront se consoler à la lecture des articles scientifiques originaux recensés à la fin du mémoire, où chacun trouvera les détails conceptuels, théoriques et méthodologiques sur lesquels j'ai pu faire l'impasse pour gagner en clarté et en accessibilité.

Pour résumer, l'exercice est difficile. Mais je ne crois pas en la fatalité d'une science pour les scientifiques, inaccessible au reste de la société. J'espère par conséquent que certains d'entre vous y trouveront leur compte. C'est en tout cas en poursuivant cette idée que ce mémoire a été pensé et écrit.

J'ai structuré ce dernier en sept différentes parties, que j'ai voulu agencer afin de défendre une certaine vision de l'écologie scientifique au sein de laquelle s'est inscrite ma réflexion le long de ces trois années. Les articles scientifiques publiés ou en préparation structurent ces différentes parties, sans être présent tel quel dans le texte afin de rendre la lecture plus fluide et plus accessibles

aux non-anglophones. Par conséquent, je n'ai fait que proposer un résumé en français des différents articles dans le corps de texte, tout en cherchant à mettre en avant certains aspects particuliers pour les intégrer au mieux dans mon argumentaire.

À l'image de mon parcours universitaire, qui s'est d'abord tourné vers la conservation des milieux naturels et l'ingénierie écologique pour ensuite se diriger vers la recherche plus théorique ; les différents sujets abordés oscillent entre une écologie des changements globaux tantôt portée sur des questions fondamentales, tantôt dirigée vers des questions plus appliquées, mais mêlant le plus souvent ces deux finalités.

*« Insight into universal nature provides an intellectual delight and sense of freedom that no blows of fate and no evil can destroy. »*

— Alexander von Humboldt

Quand on comprend les raisons qui ont poussé Alexander von Humboldt à parcourir le monde, il n'est pas nécessaire d'expliquer pourquoi j'ai pris un énorme plaisir à *chercher* pendant ces trois années. La thèse est (trop) souvent vue comme une épreuve de vie, un parcours du combattant nécessitant abnégation, disparition de toute forme de vie sociale et autres supplices. Lorsque j'hésitais à me diriger vers la recherche, mon frère m'a confié que la thèse était probablement une des meilleures expériences professionnelles qui soit. Depuis, Vincent a lui aussi su me rappeler que son métier est sans conteste le plus beau du monde, vision que je partage totalement. Ces trois années ont été, pour moi, d'une richesse incroyable et d'un épanouissement total. J'ai beau chercher, je ne parviens pas me remémorer un seul matin où je suis arrivé au laboratoire sans être heureux de commencer un journée de travail (même si il faut quand même avouer qu'avoir la liberté de travailler à domicile y contribue un peu).

Bien que le caractère académique du mémoire de thèse rende cet exercice difficile, j'espère avoir pu insuffler dans ce document un peu de la passion et de l'enthousiasme qui ont animé pendant ces trois années de recherche.

Ce mémoire marque la «fin» d'une thèse, mais il est pourtant loin de représenter un aboutissement. C'est même un commencement, car en levant le voile sur certaines questions, on dévoile des myriades d'autres interrogations qui attendent qu'on se penche sur elles.

Vivement la suite.





# Table des matières

---

<b>Contexte et problématique</b>	<b>1</b>
<b>1 Introduction Générale</b>	<b>5</b>
1.1 Bienvenue dans l’anthropocène : la biodiversité face aux changements globaux. . . . .	7
1.1.1 Une crise de la biodiversité ? . . . . .	7
1.1.2 Le Réchauffement climatique . . . . .	9
1.2 Le concept fondateur de niche écologique . . . . .	10
1.2.1 La niche . . . . .	10
1.2.2 La niche dans l’espace . . . . .	13
1.2.3 La niche dans le temps . . . . .	13
1.2.4 Should I stay or should I go ? . . . . .	13
1.3 Mesurer les réponses de la biodiversité au changement climatique . . . . .	16
1.3.1 De la réponse individuelle, à la dynamique des populations et des communautés . . .	16
1.3.2 Une mesure intégrative de la réponse des oiseaux à l’échelle des communautés . . . . .	18
1.4 Naviguer dans les échelles spatiales, temporelles et les niveaux d’organisation . . . . .	22
1.4.1 Une question d’échelle . . . . .	22
1.4.2 Structure du mémoire . . . . .	24
<b>2 Données et Méthodes d’analyses générales</b>	<b>27</b>
2.1 Données . . . . .	29
2.1.1 De l’intérêt des sciences participatives . . . . .	29
2.1.2 De la forêt, au savoir, à la société : un voyage de la donnée à travers science . . . . .	29
2.1.3 Données de suivi des oiseaux nicheurs . . . . .	33
2.1.4 Données climatiques . . . . .	34
2.1.5 Données d’habitat . . . . .	34
2.2 Analyses . . . . .	35
2.2.1 Caractériser un assemblage d’espèce : les moyennes pondérées de communautés . . . . .	35
2.2.2 La fenêtre glissante . . . . .	35
<b>3 Dans l’espace. Changement global ou variations locales ?</b>	<b>39</b>
3.1 Spatialisation de la réponse thermique et conséquences fonctionnelles . . . . .	41
3.1.1 Pourquoi ? . . . . .	41
3.1.2 Comment ? . . . . .	42
3.1.3 Quels résultats ? . . . . .	43
3.1.4 Article original : Gaüzère <i>et al.</i> (2015) . . . . .	44

3.2	Les aires protégées tamponnent l'impact du changement climatique sur les oiseaux. . . . .	45
3.2.1	Pourquoi? . . . . .	45
3.2.2	Comment? . . . . .	46
3.2.3	Quels résultats? . . . . .	46
3.2.4	Article original : Gaüzère <i>et al.</i> (2016) . . . . .	47
3.3	L'effet de la topographie et de la diversité de l'habitat sur la dette climatique des oiseaux. . .	48
3.3.1	Pourquoi? . . . . .	48
3.3.2	Comment? . . . . .	49
3.3.3	Quels résultats? . . . . .	50
3.3.4	Article original : Gaüzère <i>et al.</i> (2016) . . . . .	51
3.4	Intégrer les échelles spatiales en macroécologie . . . . .	51
<b>4</b>	<b>Dans le temps. Réchauffement global ou variations annuelles ?</b>	<b>55</b>
4.1	Les variations temporelles de la diversité fonctionnelle des oiseaux à travers les États-Unis . .	57
4.1.1	Pourquoi? . . . . .	57
4.1.2	Comment? . . . . .	58
4.1.3	Quels résultats? . . . . .	59
4.1.4	Article original : Barnagaud <i>et al.</i> (2016) . . . . .	60
4.2	Réponse des oiseaux aux variations interannuelles des températures : des processus démogra- phiques à la résilience des communautés . . . . .	61
4.2.1	Variations interannuelles du CTI et processus démographiques . . . . .	61
4.2.2	Tendances non-linéaires et résilience des communautés . . . . .	62
<b>5</b>	<b>À travers les niveaux d'organisations. Des communautés aux espèces</b>	<b>65</b>
5.1	Estimer les variations inter-spécifiques des dynamiques de communautés . . . . .	67
5.1.1	Pourquoi? . . . . .	67
5.1.2	Comment? . . . . .	67
5.1.3	Quels résultats? . . . . .	69
5.1.4	Article original : Doucier <i>et al.</i> (2016) . . . . .	71
5.2	La variabilité spatiale des contributions inter-spécifique aux dynamiques du CTI met en évi- dence la perte des espèces septentrionales en Suède . . . . .	72
5.2.1	Pourquoi? . . . . .	72
5.2.2	Comment? . . . . .	72
5.2.3	Quels résultats? . . . . .	72
5.2.4	Article Original : Tayleur <i>et al.</i> (2016) . . . . .	74
5.3	De l'écologie des communautés à la dynamique de population multi-espèces . . . . .	75
<b>6</b>	<b>Confronter l'espace et le temps</b>	<b>77</b>
6.1	Les dettes et crédits de l'avifaune . . . . .	79
6.1.1	Pourquoi? . . . . .	79
6.1.2	Comment? . . . . .	81
6.1.3	Quels résultats? . . . . .	82
6.1.4	Article Original : Gaüzère <i>et al.</i> , En préparation . . . . .	84
<b>7</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>87</b>
7.1	Un visage peu connu de la crise de la biodiversité . . . . .	89
7.1.1	Ses causes climatiques... . . . .	89
7.1.2	...et ses déterminants écologiques . . . . .	93

7.2	La biodiversité ordinaire face aux changements globaux . . . . .	96
7.2.1	Distinguer les différentes facettes de la biodiversité commune éclaire notre compréhension de l'homogénéisation biotique . . . . .	96
7.2.2	De simples sentinelles de la biodiversité ? . . . . .	100
7.2.3	...ou un réel enjeu de conservation ? . . . . .	101
7.3	Vers une écologie spatiale des dynamiques temporelles . . . . .	103
7.4	Conclusion(s) . . . . .	107
<b>8</b>	<b>Bibliographie</b>	<b>111</b>
<b>A</b>	<b>Production Scientifique</b>	<b>125</b>
<b>B</b>	<b>Articles Publiés</b>	<b>129</b>
B.1	Gaüzère <i>et al.</i> , 2016 <i>Global Change Biology</i> . . . . .	131
B.2	Gaüzère <i>et al.</i> , 2016 <i>Diversity and Distribution</i> . . . . .	145
B.3	Gaüzère <i>et al.</i> , 2015 <i>Global Change Biology</i> . . . . .	159
B.4	Tayleur <i>et al.</i> , 2016 <i>Diversity and Distribution</i> . . . . .	173
B.5	Godet <i>et al.</i> , 2015 <i>Global Ecology and Biogeography</i> . . . . .	187
<b>C</b>	<b>Articles soumis ou en révision</b>	<b>199</b>
C.1	Barnagaud <i>et al.</i> , 2016 <i>In revision (Oecologia)</i> . . . . .	201
C.2	Doulcier <i>et al.</i> , <i>Submitted (MEE)</i> . . . . .	219
<b>D</b>	<b>Articles en préparation</b>	<b>247</b>
D.1	Gaüzère <i>et al.</i> , <i>In preparation</i> . . . . .	249
<b>E</b>	<b>Protocole STOC EPS</b>	<b>265</b>
	<b>Remerciements</b>	<b>269</b>
	<b>Résumé</b>	<b>272</b>



## Contexte et problématique

---

Quelle est la gravité de la crise de la biodiversité ? Voilà une question souvent posée aux écologues. Cette crise, apparente et médiatisée, est un réel sujet de préoccupation pour nos sociétés.

En 2002, la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique (CDB) demandait de parvenir à « *une réduction significative du taux actuel de la perte de diversité biologique au niveau régional, global et national d'ici 2010* ». Le message est clair : la perte de biodiversité est une préoccupation importante pour la planète, et il est nécessaire de l'enrayer.

La majeure partie des menaces qui pèsent actuellement sur la biodiversité sont dues aux activités humaines. Ces dernières ont atteint une intensité telle qu'elles sont en train de modifier la distribution de la biogéochimie et de la biodiversité mondiale avec une ampleur sans précédents. Regroupées sous le terme de «changements globaux», ces perturbations d'ampleurs rassemblent un grand nombre de modifications de l'environnement qui affectent profondément et durablement la biosphère et comprennent notamment le changement climatique (CC), le changement d'utilisation des terres (LUC) et les invasions biologiques (Vitousek, 1992).

L'extinction des espèces est l'une des conséquences les plus évidentes de ces changements globaux sur la biodiversité, phénomène qui place les humains comme responsables d'une sixième extinction de masse (Barnosky et al., 2011). Derrière l'évidente menace qui pèse sur un grand nombre d'espèces (un quart des espèces de mammifères, un huitième des espèces d'oiseaux et 40 % des espèces d'amphibiens sont menacées d'extinction selon l'IUCN), il s'avère

que l'estimation de la diversité et de ses variations à différentes échelles spatiales est particulièrement complexe. Alors que l'introduction d'espèces exotiques est un des facteurs responsable de la perte d'espèces au niveau global, ces mêmes introductions peuvent être à l'origine d'une augmentation nette de la diversité aux échelles régionales ou locales (Sax et al., 2002). En changeant l'échelle d'étude, on s'aperçoit que les mêmes causes peuvent avoir des conséquences radicalement opposées.

Cette augmentation de la richesse spécifique à l'échelle locale est notamment due à la colonisation de nouveaux sites par un nombre réduit d'espèce « gagnantes » qui semblent profiter des activités humaines au détriment d'un grand nombre d'espèces « perdantes » (Devictor et al., 2007, McKinney and Lockwood, 1999, Le Viol et al., 2012). Dans les faits, ce processus appelé *homogénéisation biotique* semble être une des grandes conséquences des changements globaux sur la biodiversité, et cette fois à toutes les échelles spatiales considérées (Clavel et al., 2011, Devictor et al., 2008a, Olden, 2006).

Devant cette complexité, l'écologie scientifique et la biogéographie ont bien entendu un rôle primordial à jouer : pour enrayer la perte de biodiversité, il est nécessaire de comprendre quels aspects des changements globaux affectent quelles facettes de la biodiversité, où, quand et pourquoi. La résolution de ces questions est une étape *sinequanone* pour la mise en place d'actions capables de répondre aux attentes énoncées par la CDB.

Alors que la responsabilité du changement d'uti-

lisation des terres et des invasions biologiques sur le processus d'homogénéisation biotique est maintenant bien établi, la part due aux changements climatiques a été moins étudiée. Elle demeure par conséquent moins bien identifiée, et peu comprise. Pourtant, le changement climatique est une des facettes les plus médiatisées des changements globaux. Le dernier rapport de l'IPCC (2014) nous rappelle que le réchauffement du climat est sans équivoque et les changements observés sans précédent depuis des décennies, voire des millénaires. C'est aussi un problème qui nous pousse à regarder vers le futur : dans la majeure partie des scénarios envisagés, le réchauffement se poursuivra après 2100 et sera probablement supérieure à 1,5°C à la fin du XXIe siècle (IPCC, 2014).

Mon travail de thèse s'inscrit dans une dynamique de recherche visant à mesurer et à identifier les causes et les conséquences des changements globaux sur la biodiversité, en s'appuyant sur des approches écoinformatiques. Grâce à l'existence de nombreux programmes de suivis de la biodiversité, il est maintenant possible de coupler des jeux de données issus de protocoles standardisés avec des données climatiques et géographiques pour répondre à ces questions sur de larges échelles spatiales et temporelles. Malgré une masse de données importante, identifier, comprendre et prédire les conséquences du changement climatique sur la biodiversité se présente comme un casse-tête pour les écologues, notamment en raison de leur idiosyncrasie et de leur complexité. Une des principales raisons de l'émergence de cette complexité vient de la multiplicité et du cloisonnement des échelles considérées dans l'espace, dans le temps et dans les niveaux d'organisation (McGill et al., 2015). En effet, la question des échelles représente un problème central en écologie. Selon Levin (1992), des défis tels que la prédiction des causes et des conséquences écologiques du changement climatique exigent de prendre en compte et de confronter les phénomènes qui se produisent sur des échelles très différentes dans l'espace, le temps et les niveaux d'organisation biologique.

Alors que nous avons maintenant accès à une grande quantité de données à toutes échelles du temps et de

l'espace et que nos capacités de détection et d'analyse de la biodiversité se sont développées de manière exponentielle, la question des échelles et de leurs interactions reste une barrière qui divise les études empiriques et conceptuelles sur les changements globaux (Chave, 2013). Dans ce contexte de crise de la biodiversité, briser ces barrières représente un défi d'envergure pour l'écologie scientifique et la biologie de la conservation. Une meilleure compréhension de la variation des réponses de la biodiversité, de leurs interactions et de leurs déterminants à travers les échelles est donc cruciale. Elle permettrait de focaliser les stratégies de conservation sur les mécanismes à l'origine de la perte de diversité et de l'homogénéisation biotique, ainsi que sur les échelles spatiales les plus susceptibles de fournir les résultats souhaités.

Sans avoir la prétention de relever ce défi, mon travail de thèse a été particulièrement influencé par la volonté de relier les échelles spatiales, temporelles et les niveaux d'organisations. J'ai donc choisi d'organiser les travaux réalisés pendant ma thèse selon trois dimensions primordiales pour l'écologie, le long desquelles les processus mis en jeu ainsi que les patrons de réponses observés peuvent varier : l'espace, le temps et les niveaux d'organisation.

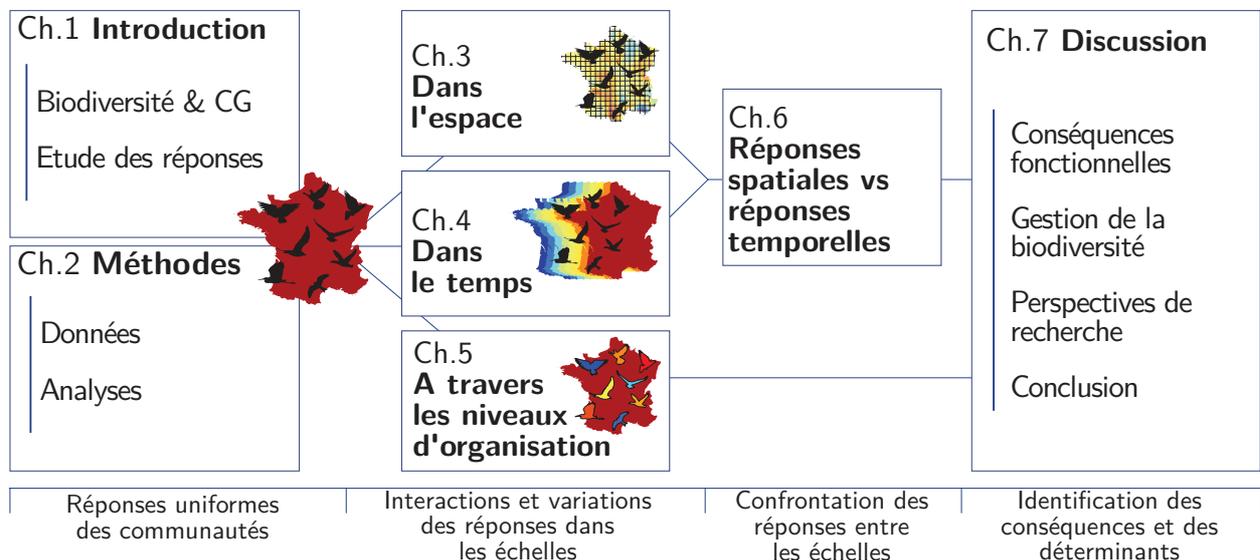
- . Le chapitre 1 de cette thèse s'appliquera à introduire le contexte et les concepts inhérents aux projets de recherche abordés nécessaires à la compréhension des travaux présentés.
- . Le chapitre 2 sera consacré à la présentation de points méthodologiques généraux et redondants au fil des différents travaux présentés.
- . L'espace sera au cœur du chapitre 3, et présentera des projets de recherches ayant traits à la navigation entre échelles locales et nationales et leur utilité pour identifier les conséquences fonctionnelles et les déterminants paysagers de la réponse des communautés aux variations de températures.
- . Dans le chapitre 4, ce seront les variations dans le temps qui seront étudiés afin d'iden-

tifier les conséquences des variations climatiques sur la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle. Nous verrons aussi comment l'exploration des variations à très court terme pourrait nous permettre d'identifier les processus mis en jeu dans les réponses de la biodiversité.

Le chapitre 5 sera consacré à la question des niveaux d'organisation. Je présenterai une méthode permettant de faire le lien entre l'échelle des communautés et celle des espèces en estimant les contributions spécifiques à des variations dans la composition des communautés. Nous verrons comment la mise en application de ce cadre d'analyse permet de lever le voile sur l'identité et les caractéristiques des espèces qui façonnent les réponses communautaires.

Dans le Chapitre 6, je vous montrerais comment la confrontation des réponses de la biodiversité dans espace et le temps, à travers différents niveaux d'organisation, nous permet d'estimer les dettes d'extinctions et les crédits de colonisation accumulés par les oiseaux au cours du temps.

Enfin, dans le dernier chapitre, je résumerai les principaux résultats, discuterai de leurs résonances et de leur apport à l'identification des conséquences et des déterminants des réponses des oiseaux communs au changement climatique. J'introduirai également des pistes de recherches qui me semblent importantes dans la démarche qui structure ce projet : relier les échelles en écologie.





# CHAPITRE 1

## Introduction Générale

---

### Sommaire

---

<b>1.1</b>	<b>Bienvenue dans l’anthropocène : la biodiversité face aux changements globaux.</b>	<b>7</b>
1.1.1	Une crise de la biodiversité ?	7
1.1.2	Le Réchauffement climatique	9
<b>1.2</b>	<b>Le concept fondateur de niche écologique</b>	<b>10</b>
1.2.1	La niche	10
1.2.2	La niche dans l’espace	13
1.2.3	La niche dans le temps	13
1.2.4	Should I stay or should I go ?	13
<b>1.3</b>	<b>Mesurer les réponses de la biodiversité au changement climatique</b>	<b>16</b>
1.3.1	De la réponse individuelle, à la dynamique des populations et des communautés	16
1.3.2	Une mesure intégrative de la réponse des oiseaux à l’échelle des communautés	18
<b>1.4</b>	<b>Naviguer dans les échelles spatiales, temporelles et les niveaux d’organisation</b>	<b>22</b>
1.4.1	Une question d’échelle	22
1.4.2	Structure du mémoire	24

---



## Bienvenue dans l'anthropocène : la biodiversité face aux changements globaux.

### Une crise de la biodiversité ?

L'espèce humaine a atteint une telle hégémonie sur la planète qu'elle est maintenant considérée comme l'élément principal régissant la dynamique et la distribution de la biogéochimie et de la biodiversité mondiale. L'homme a modifié plus de 50 % des surfaces terrestres, il consomme approximativement 40 % de la productivité primaire de la planète (Figure 1.1), émet assez de gaz à effet de serre pour changer le climat, et a éradiqué ou poussé au bord de l'extinction la plupart des grands prédateurs marins ou terrestres (McGill et al., 2015). Cette accumulation de modifications a atteint un tel degré que les activités anthropiques marqueraient le début d'une nouvelle ère géologique placée sous la domination humaine de la planète terre : l'Anthropocène.

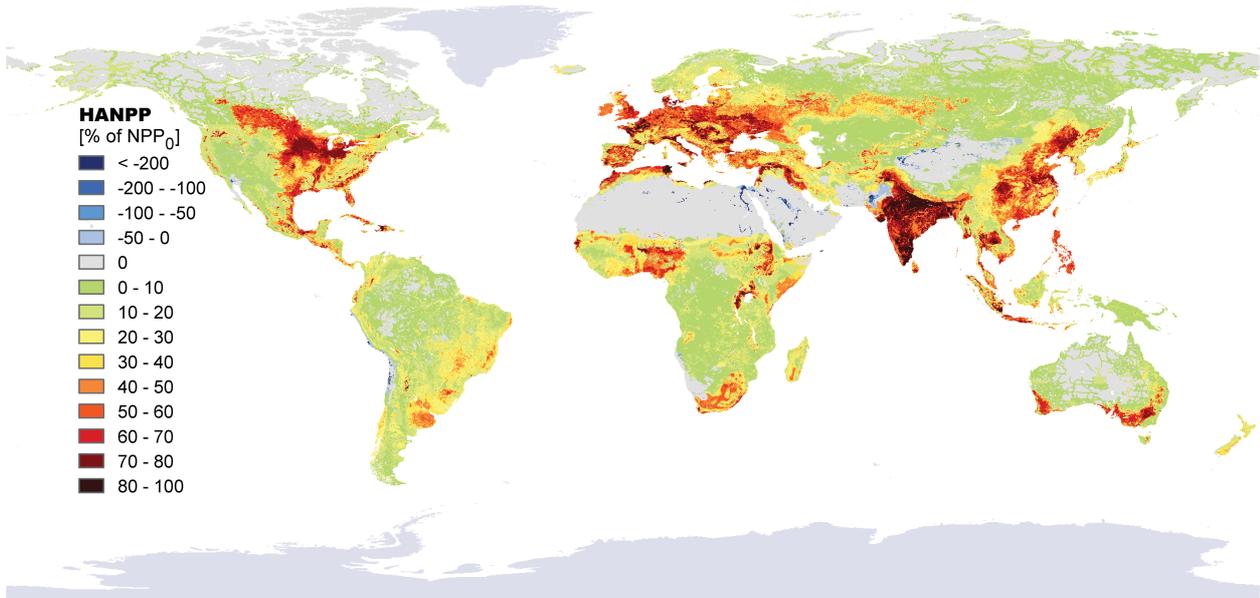
Les changements globaux rassemblent un grand nombre de perturbations et de modifications des environnements naturels et anthropiques qui affectent durablement les propriétés biologiques et physiques de la planète terre (Vitousek, 1994). Ils comprennent notamment le changement climatique (CC), le changement d'utilisation des terres (LUC) et les invasions biologiques. Concernant l'impact de l'homme sur la diversité biologique, les changements massifs et rapides induits par les activités anthropiques sont connus pour affecter négativement la plupart des espèces vivantes (Dirzo et al., 2014). Selon la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN, 2015) un quart des espèces de mammifères, un huitième des espèces d'oiseaux et 40 % des espèces d'amphibiens sont menacés d'extinction à l'échelle globale. Bien que ces estimations soient plus difficiles à réaliser sur les invertébrés et les plantes, ces taxons sont probablement affectés dans des proportions similaires (Wilcove and Master, 2005). La préhension des ressources, la fragmentation et la destruction des habitats, l'introduction d'espèces non-natives, l'exploitation directe et le changement climatique

### 1.1. Bienvenue dans l'anthropocène : la biodiversité face aux changements globaux.

global, entre d'autres facteurs, ont accéléré le taux d'extinction global des espèces bien au-delà du taux de base, au point de considérer les humains responsables d'une sixième extinction de masse (Barnosky et al., 2011).

Cependant, un survol de la littérature scientifique sur le sujet dépeint un contexte bien plus compliqué que ne peuvent le faire penser les chiffres précédemment énumérés. L'hypothèse dominante en biologie de la conservation est que les changements globaux affectent négativement la biodiversité à toutes les échelles spatiales. Il s'avère en fait que l'estimation de la diversité et de ses variations à différentes échelles spatiales est complexe. Par exemple, aux échelles infra-globales la perte d'espèces natives peut être compensée par l'établissement d'espèces exotiques, qui peut conduire à une augmentation nette de la diversité aux échelles régionales ou locales (Sax et al., 2002). Plus généralement, de nombreuses études semblent montrer que, parallèlement à une érosion de la biodiversité à l'échelle globale, la diversité spécifique est constante voire en augmentation aux échelles locales et régionales (Sax and Gaines, 2003, Vellend et al., 2013, Dornelas et al., 2014).

Bien entendu, la fluctuation du nombre d'espèces présentes sur terre (appelé richesse spécifique globale, ou diversité  $\gamma$ ) est un indicateur pertinent de notre impact sur la biodiversité, mais n'en dépeint qu'un aspect bien précis. Si le nombre d'espèces présentes dans une zone donnée nous indique sa richesse, cela n'épuise pas la notion de diversité. En effet, derrière l'idée de diversité, il y a l'idée de variation. Une mesure de cette variation dans l'espace peut être retranscrite par le changement dans la composition en espèces le long d'un gradient spatial, appelé diversité bêta. Cette mesure qui nous renseigne sur l'hétérogénéité des espèces dans un endroit donné, est parfois bien plus informative que la richesse locale (diversité  $\alpha$ ). Par exemple, je vous ai dit que l'établissement d'espèces exotiques au niveau local pouvait enrichir les communautés en espèces aux échelles régionale et locale. Ce même processus va participer à une baisse de la diversité  $\beta$  sur ces mêmes échelles, puisque l'on va



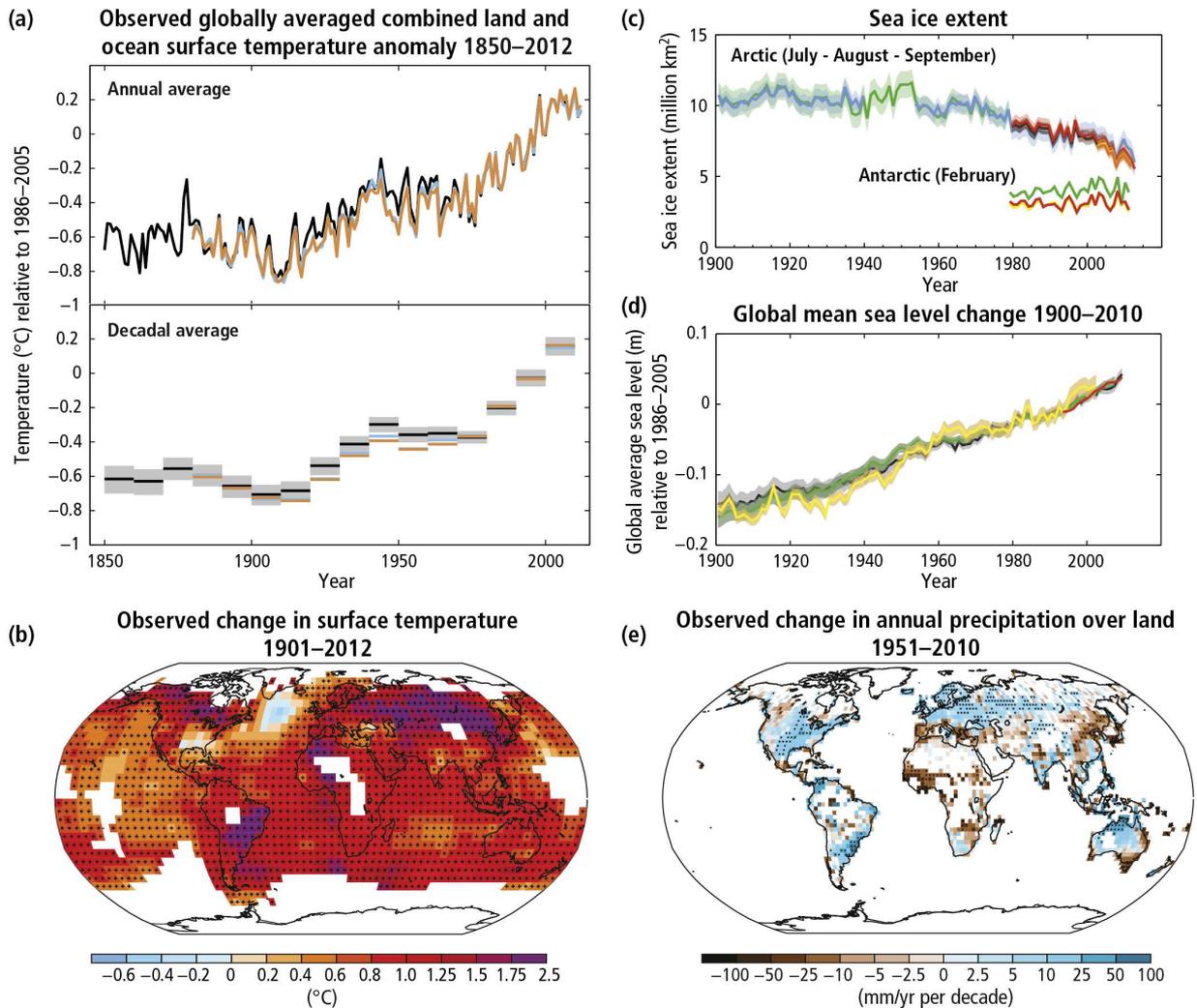
**FIGURE 1.1** – Carte mondiale de l'appropriation de la production primaire nette (NPP) par l'homme (HANPP, Haberl et al., 2007)). Plus la couleur est chaude, plus l'appropriation humaine est importante. La NPP représente la quantité d'énergie produite par les plantes et transférable au reste de l'écosystème. L'appropriation par l'humain de cette énergie (HANPP) nous renseigne sur son empreinte générale, sa domination sur le milieu naturel. Figure tirée de (Haberl et al., 2007).

retrouver les mêmes espèces partout. Un nombre réduit d'espèces «gagnantes» semble profiter des activités humaines au détriment d'un grand nombre d'espèces «perdantes» (Devictor et al., 2007, Le Viol et al., 2012). Dans les faits, ce processus appelé *homogénéisation biotique* a été décrit comme une des grandes conséquences des changements globaux sur la biodiversité, et cette fois à toutes les échelles spatiales considérées (Olden, 2006, Devictor et al., 2008a, Clavel et al., 2011).

Mesurer le nombre d'espèces a longtemps été l'unique moyen d'estimer les différentes formes de diversité. Mais au-delà de cet aspect, une composante dite «fonctionnelle» de la biodiversité, qui s'intéresse à la diversité des formes et des fonctions portées par les êtres vivants, a permis de lier nos modèles de diversité avec les caractéristiques environnementales qui les influencent (Violle et al., 2007, 2014). Ces aspects de la diversité peuvent à leur tour être étudiés en termes de richesse ou de changement de composition dans l'espace (diversité bêta). Devant cette complexité, McGill et al. (2015) ont récemment proposé aux écologistes 15 types d'expressions différentes de la diversité, dont les tendances sont informatives et devraient nous permettre de suivre le destin de la biodiversité en régime de changements globaux.

**Derrière le message fort porté par l'idée d'une sixième extinction de masse (Barnosky et al., 2011), estimer l'impact des changements globaux sur la biodiversité est d'une grande complexité.**

A cause de cette complexité, nous n'avons que très peu de certitudes quant à notre impact sur le monde vivant (McGill et al., 2015). Pourtant, il est crucial de pouvoir mesurer et comprendre les conséquences de nos activités sur le monde vivant. Pour moi, étudier de l'impact des changements globaux sur la biodiversité revêt un double intérêt. D'une part, c'est une question scientifique primordiale, car la compréhension ainsi que la prédiction des effets des activités humaines sur le vivant sont nécessaires pour mesurer notre impact et éclairer nos choix concernant la durabilité, l'éthique et l'organisation de nos sociétés. D'autre part, elle représente un challenge intellectuel et une opportunité scientifique passionnante et extraordinaire : les changements globaux peuvent être vus comme une expérience scientifique globale et à ciel ouvert, où les pressions d'origine humaine nous permettent d'étudier la façon dont les patrons de diversité sont forgés et influencés par l'environnement et ses variations.



**FIGURE 1.2** – Différents indicateurs du changement climatique global. (a) Moyenne observée des anomalies de température globale par années et décennies (anomalies calculées par rapport à la période 1986-2005, terres et surface des océans combinées). (b) Carte mondiale des changements de température observés déterminés par régression linéaire sur un sous-ensemble de données localisées permettant une estimation robuste (ligne orange dans panneau a) entre 1901 et 2012. Les régions où la tendance est significative au seuil de 10%, sont indiquées par un signe +. (c) étendue de la glace de mer de l'Arctique (moyenne Juillet à Septembre) et de l'Antarctique (Février). (d) Moyenne globale du niveau de la mer par rapport à la moyenne 1986-2005. (e) Carte des changements de précipitations observés de 1951 à 2010 calculés en utilisant les mêmes critères que dans le panneau b. Figure tirée du cinquième rapport d'évaluation de l'IPCC (IPCC, 2014).

## Le Réchauffement climatique

Le changement climatique moderne est une des facettes les plus connues des changements globaux parce qu'elle est la plus médiatisée, et que ses effets sont déjà mesurables au sein des écosystèmes ou ressentis dans les sociétés humaines. Le dernier rapport de (IPCC, 2014) nous apprend que les trois dernières décennies ont successivement remporté le triste record de la décennie la plus chaude depuis 1850 (Figure 1.2), et il est très probable que durant la période 1983-2012 nous ayons expérimenté les 30 années les plus chaudes depuis 800 ans dans l'hémisphère Nord. La tendance linéaire de la tem-

pérature moyenne de la planète (surfaces terrestres et océaniques combinées) montre un réchauffement de 0,85 °C sur la période 1880-2012.

La plus longue série temporelle disponible nous apprend aussi que la température moyenne sur la période 2003-2012 est de 0,78 [0,72 à 0,85]°C supérieure à la période 1850-1900. Enfin les données régionalisées nous montrent que sur la période 1901-2012, quasiment toute la surface du globe a connu une augmentation des températures (Figure 1.2). Le changement dans les régimes de précipitations est moins clair du fait de l'incertitude des données

## Chapitre 1. Introduction Générale

et du peu de recul des séries temporelles. Sur les zones terrestres des latitudes moyennes de l'hémisphère Nord, les précipitations ont probablement augmenté depuis 1951 alors qu'il n'y a pas de tendances claires dans les autres zones du monde.

**En bref, il est quasiment indéniable qu'il fait de plus en plus chaud sur terre.**

D'ailleurs, la question qui cristallise les débats n'est pas de savoir s'il fait plus chaud ou non, mais de savoir si l'homme est responsable de ce changement. Il s'avère en fait qu'il est particulièrement ardu de mettre en évidence la responsabilité humaine dans le changement climatique. Le climat et ses dynamiques résultent d'une multitude de facteurs difficilement distinguables. Détecter les causes du changement climatique implique de (1) mettre en évidence quels systèmes climatiques, naturels et humains affectent le climat, de (2) mesurer leurs parts relatives dans les variations climatiques, et de (3) mesurer leurs propres variations pour estimer les contributions relatives des facteurs causant les changements observés. Néanmoins, il est extrêmement probable que plus de la moitié de l'augmentation des températures globales observées entre 1951 et 2010 soit causée par l'augmentation d'origine humaine de la concentration des gaz à effets de serre et d'autres forçages d'origine anthropique. Bien que cette question soit à la fois cruciale pour nos choix de société et passionnante pour les climatologues, ceci n'est pas notre propos, qui s'intéresse davantage aux conséquences du changement climatique sur la biodiversité qu'à ses causes ultimes. Pour plus de détails sur le changement climatique, je ne peux que vous conseiller la lecture des [rapports de l'IPCC](#).

Ce réchauffement global souvent médiatisé cache néanmoins de fortes variations locales des changements de température. Bien qu'il fasse globalement plus chaud depuis les 50 dernières années, ceci ne veut pas dire que la température augmente partout, et tout le temps. La prise en compte de ces variations dans le temps et dans l'espace sera au cœur de mon projet de thèse. Depuis les travaux d'Alexander von Humboldt au début du XIXe siècle ([von Humboldt and Bonpland, 1807](#)), nous savons

que la distribution des plantes (et par extension de la majorité des espèces vivantes) n'est pas aléatoire sur terre. Au contraire, la répartition des conditions climatiques dans l'espace est un des principaux facteurs régissant les grands types de végétations qui recouvrent la planète. Un chamboulement climatique comme celui que nous observons depuis 50 ans ne peut qu'avoir de profondes répercussions sur le vivant.

**C'est pourquoi devant l'intensité des changements en cours et la complexité du monde naturel, déterminer, comprendre, et prédire les réponses de la biodiversité au changement climatique est devenu un champ de recherche primordial de l'écologie scientifique.**

## Le concept fondateur de niche écologique

### La niche

**Le concept...** Le concept de la niche est une des bases théoriques de l'écologie et se révèle central dans la compréhension des réponses de la biodiversité aux changements climatiques. Je n'ai pas ici la volonté de refaire l'historique (mouvementé) de ce concept, mais bien d'en dégager le plus simplement possible les éléments importants à la compréhension de ce mémoire. La niche résume la place occupée par une entité vivante (le plus souvent une espèce) dans l'environnement. Cette place occupée peut être considérée comme contrainte et causée par des paramètres abiotiques (conditions physico-chimiques) et biotiques (interactions avec les autres espèces), c'est la vision de [Grinnell \(1917\)](#). On peut aussi considérer, comme [Elton \(1927\)](#), le rôle actif joué par une espèce en s'intéressant aux fonctions qu'elle assure et son impact sur l'environnement (par exemple dans la chaîne alimentaire : producteur primaire, secondaire, prédateur). Nous reviendrons sur cette dichotomie dans les travaux présentés dans la [Section 3.1](#).

La vision de Grinnell a été formalisée par [Hutchinson \(1957\)](#), en représentant la « place » occupée par

## 1.2. Le concept de niche écologique

les espèces dans leur environnement par un hypervolume à  $n$  dimensions regroupant l'ensemble des conditions écologiques (ou ressources, définies par chaque dimension) accessibles à une espèce donnée et qui lui permettent de maintenir une population viable (i.e où la croissance, la reproduction et la survie de l'espèce sont possibles).

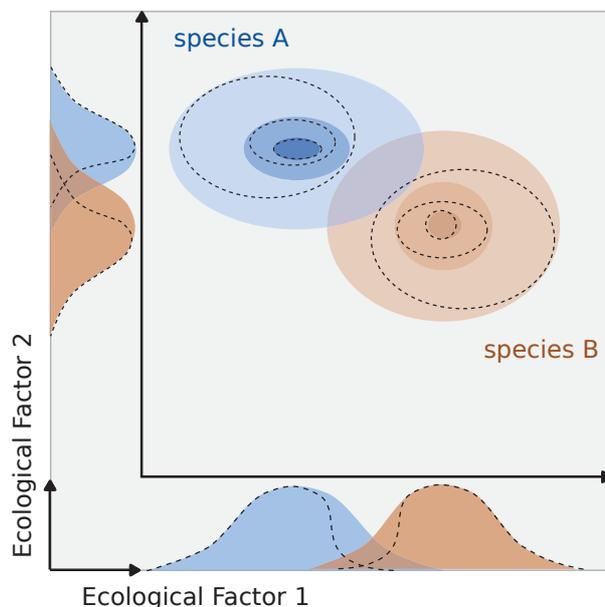
Comme la niche d'une espèce est le résultat des contraintes abiotiques et biotiques, on peut différencier deux types de niche :

- La niche fondamentale, qui est réduite aux conditions environnementales abiotiques permettant à l'espèce d'exister. Elle est purement théorique puisqu'une espèce ou un organisme n'est jamais seul dans son environnement.
- La niche réalisée, qui s'étend à la somme des contraintes abiotiques et biotiques, et varie donc de la niche fondamentale selon les interactions négatives ou positives qu'entretient l'espèce avec ses congénères (Figure 1.3).

**...revisité** Bien que la niche ait été, et reste, un paradigme fort de l'écologie des communautés, elle fut récemment bousculée par la théorie neutre d'Hubbel (2001). En 2001, ce dernier propose une théorie (*the unified neutral theory of biodiversity and biogeography* Hubbel, 2001) qui remet en cause le concept la niche préexistant et montre que la similarité entre espèces, plutôt que leurs différences, parvient à expliquer la diversité et la composition des communautés. Pour lui, il suffit de faire des hypothèses très simples pour retrouver des patrons de diversité observés dans la nature, par exemple en considérant que les espèces d'un même niveau trophique sont identiques à l'égard de leurs performances et de leurs relations interspécifiques (i.e elles ont toutes la même niche).

Dans un tel modèle, on peut retrouver les patrons de diversité observés dans le monde réel alors que la dynamique des populations n'est plus modulée par l'environnement ou les interactions entre espèces, mais seulement par la variation aléatoire de la natalité, de la mortalité et de la dispersion (Adler and Levine, 2007). Cette théorie se montre pertinente pour expliquer les patrons de diversité

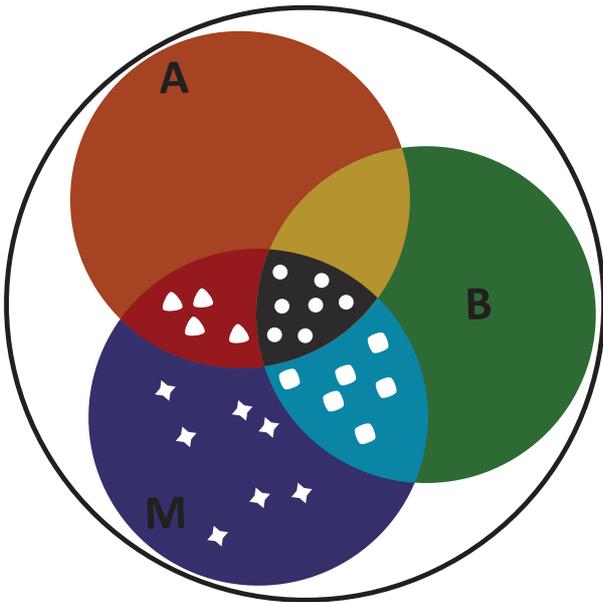
dans les milieux peu soumis aux limitations environnementales (Chase and Leibold, 2003), mais les prédictions du modèle neutre divergent encore souvent des patrons empiriques de richesse, de diversité et de composition des communautés observés dans les milieux naturels (Gilbert and Lechowicz, 2004, Kelly, 2008, Leibold, 2008, Dornelas et al., 2006). En réalité, il semble que les assemblages des communautés soient à la fois déterminés par des processus stochastiques (comme les variations aléatoires de la démographie, de la dispersion) et déterministes (influence de l'environnement et des interactions interspécifiques), ces deux aspects jouant un rôle plus ou moins prépondérant en fonction des cas d'études (Gravel et al., 2006, Leibold and McPeck, 2006, Adler and Levine, 2007).



**FIGURE 1.3** – Représentation de la niche écologique en fonction de deux gradients environnementaux. Les distributions de densités sur les axes extérieurs représentent la variation de la performance d'une espèce A (bleue) et B (orange) le long de chaque axe. La projection de ces densités dans l'espace euclidien des deux dimensions définit la niche fondamentale des espèces. La niche réalisée, prenant en compte les interactions entre les deux espèces pour l'accès aux ressources est représentée par les lignes discontinues

Au final, la théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie est particulièrement intéressante, car elle propose une hypothèse nulle au concept de la niche écologique (Bell, 2001, Leibold and McPeck, 2006). Elle permet ainsi de quantifier la part relative des processus démographiques stochastiques, de la limite de dispersion des espèces et de la différenciation des niches dans la structuration et la

dynamique des communautés (Hubbel, 2001, Chase and Myers, 2011). Elle a par conséquent amené à la prise en compte quasi-systématique des processus stochastiques dans l'étude des patrons de diversité en écologie fonctionnelle. Nous verrons dans la Section 2.1 comment la création de modèles nuls permet d'estimer quantitativement le rôle joué par les contraintes environnementales dans l'assemblage des communautés, tout en considérant les processus stochastiques.



**FIGURE 1.4** – Le diagramme BAM est une représentation heuristique des la niche écologique d'une espèce qui prend en compte les facteurs Abiotique (A, rouge), Biotique (B, vert) et le Mouvement (M, bleue). A représente l'espace géographique où les conditions environnementales ont un taux de croissance intrinsèque positif. B représente l'espace géographique où les interactions biotiques lui sont favorables (facilitation, symbiose) ou tolérées (compétition). M représente l'aire géographique accessible à l'espèce en fonction de ses capacités de dispersion. L'intersection de A et B (orange) correspond à la niche réalisée de l'espèce d'après Hutchinson (1957). L'intersection de A, B et M (noir) correspond à l'aire géographique potentielle de l'espèce résultant de l'interaction des trois facteurs où sont présentes des populations sources. En dehors de cette zone, il est néanmoins possible de trouver des populations puits dans M grâce à des événements de dispersion depuis la zone centrale même si les conditions sont défavorables du point de vue abiotique (triangles dans zone rouge), biotique (carrés dans zone turquoise) ou les deux (étoiles dans M). Schéma modifié d'après Soberón (2007).

Un autre critique formulée à l'encontre du concept de niche d'Hutchinson est qu'il est très statique, et fait fi des capacités de persistance et de dispersion des individus dans l'espace. En considérant l'existence de méta-populations<sup>1</sup>, on se rend compte que les conditions biotiques et abiotiques ne peuvent pas précisément expliquer, à elles seules, la distribution

1. glossaire, un ensemble de populations reliées entre elles par la dispersion des individus

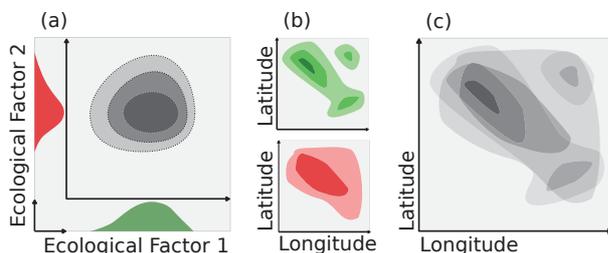
de l'abondance d'une espèce. Pulliam (1988) a ainsi vivement critiqué le concept de niche, en différenciant deux types d'habitats pouvant héberger une espèce donnée : des habitats «sources» où les conditions environnementales assurent une démographie positive (natalité > mortalité), opposés à des habitats «puits» où la démographie des populations est négative, ou du moins ne permettent pas à l'espèce de réaliser la totalité de son cycle de vie. La notion de niche doit donc être redéfinie, puisqu'une espèce peut persister dans les habitats puits qui sont en dehors de sa niche écologique si un flux d'immigrants provenant d'un habitat source vient «remplir» ce puits. Cette hypothèse a été soutenue par des travaux théoriques (Pulliam, 1988, 2000) et mis en évidence empiriquement (Dunning et al., 1992). La zone qui combine la niche fondamentale et les interactions biotiques permettant à l'espèce de se développer détermine la projection spatiale de la niche réalisée, comme montré dans la Figure 1.4.

De nouveau, la considération des habitats sources et puits ne remet pas en cause la théorie de la niche. Au contraire, elle l'enrichit par la prise en compte de la dispersion et de la persistance des individus dans l'espace, et permet de mieux comprendre la distribution des espèces et la composition des communautés (Pulliam, 1988, Soberón, 2007, Soberón and Nakamura, 2009). Nous verrons dans le Chapitre 6 de ce mémoire que la prise en compte de la persistance des individus dans le temps peut aussi se révéler un élément primordial pour comprendre les patrons de biodiversité, et qu'elle a probablement trop peu été considérée jusqu'à présent.

**Bien que le concept de niche soit toujours discuté (Beale et al., 2008), il propose un cadre théorique crucial pour l'étude de l'impact des changements climatiques sur la biodiversité. La niche écologique d'une espèce est définie par rapport à sa performance selon différents facteurs écologiques ou gradients environnementaux, qui ont à leur tour des distributions spatiales et temporelles qui leur sont propres.**

## La niche dans l'espace

La répartition du climat sur le globe est prépondérante dans la distribution des habitats et des espèces aux échelles macro-écologiques (Pearson and Dawson, 2003). L'aire de répartition d'une espèce correspond à l'aire géographique occupée par l'ensemble de ses populations. Elle est elle-même majoritairement délimitée par des combinaisons environnementales (souvent climatiques) particulières. À un instant donné, la distribution spatiale potentielle d'une espèce correspond donc à la projection de sa niche écologique dans l'espace (Figure 1.5). Bien entendu, cette distribution reste potentielle, et correspond à l'aire géographique où l'on est susceptible de trouver des populations de cette espèce. Dans les faits, le lien entre niche écologique et aire de distribution est bien plus compliqué, puisqu'il faut prendre en compte la discontinuité de la distribution des conditions environnementales dans l'espace (Soberón and Nakamura, 2009, Soberón, 2010), les capacités de dispersion des espèces (Pulliam, 2000) ainsi que leur histoire évolutive et biogéographique (Wiens, 2011).



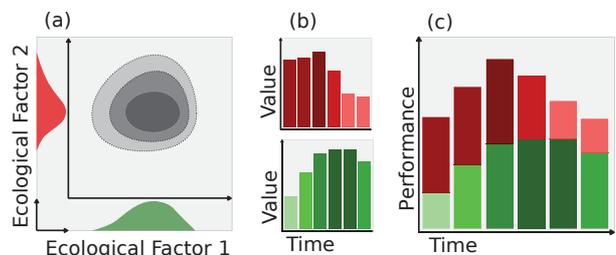
**FIGURE 1.5** – La niche dans l'espace. (a) Dans un espace écologique réduit à deux dimensions (e.g température et précipitation), la performance d'une espèce varie le long de chaque facteur écologique et définit sa niche écologique (les surfaces grisées plus sombres correspondent à une meilleure performance). (b) Les facteurs écologiques 1 et 2 ont leur propre variation dans l'espace, et (c) la combinaison des facteurs environnementaux 1 et 2 définissent la performance de l'espèce dans l'espace, et par conséquent son aire de répartition.

## La niche dans le temps

Le temps est une dimension physique (presque) comme les autres. On y retrouve par exemple les variations du climat à travers la saisonnalité ou les variations journalières de température. Sous nos latitudes, le printemps est caractérisé par une augmentation de l'ensoleillement, des températures et de la durée du jour. Ces variations ont de grandes répercussions dans les écosystèmes, notamment car elles provoquent une hausse importante de la

productivité primaire des végétaux.

Cette augmentation de l'énergie disponible pour l'écosystème va synchroniser toute une chaîne d'événements tels que l'émergence des stades adultes des insectes et la reproduction de nombreuses espèces. Ces événements périodiques cruciaux, déterminés par les variations saisonnières du climat, sont regroupés sous le terme de phénologie. La phénologie correspond donc à une forme de projection de la niche dans le temps. Elle est très étudiée dans le cadre de l'impact du changement climatique sur les espèces vivantes, car elle représente une réponse très courante aux variations de température (nous avons tous en tête les changements dans les dates de migration des oiseaux).



**FIGURE 1.6** – La niche dans le temps. (a) Dans un espace écologique réduit à deux dimensions (e.g température et précipitation), la performance d'une espèce varie le long de chaque facteur écologique et définit sa niche écologique (les surfaces grisées, plus sombres correspondent à une meilleure performance). (b) Les facteurs écologiques 1 et 2 ont leur propre variation dans le temps (par exemple dans une année), et (c) la combinaison des facteurs environnementaux 1 et 2 définissent la variation de performance de l'espèce dans le temps, et par conséquent sa phénologie.

## Should I stay or should I go ?

Aux échelles régionale et biogéographique, les facteurs climatiques sont considérés comme les éléments déterminants de la distribution des espèces (Pearson and Dawson, 2003, Beale et al., 2008). En effet, nous avons vu que les limitations physiologiques d'une espèce définissent sa niche climatique, et que leurs projections dans l'espace et le temps influencent la répartition géographique et la phénologie de l'espèce. Le changement climatique moderne induit par l'homme est caractérisé par son intensité et sa rapidité (Karl and Trenberth, 2003). Afin de rester dans l'espace géographique qui lui est favorable et qui correspond à sa niche climatique, deux solutions s'offrent à une espèce. La première consiste se déplacer tout en conservant sa niche écologique

(Tingley et al., 2009, La Sorte and Jetz, 2012). Nous avons vu qu'elle peut se projeter dans l'espace et dans le temps, il est donc possible de la suivre dans ses dimensions, mais aussi le long d'un troisième axe (moins bien défini) regroupant des variations du comportement et de la physiologie (Bellard et al., 2012).

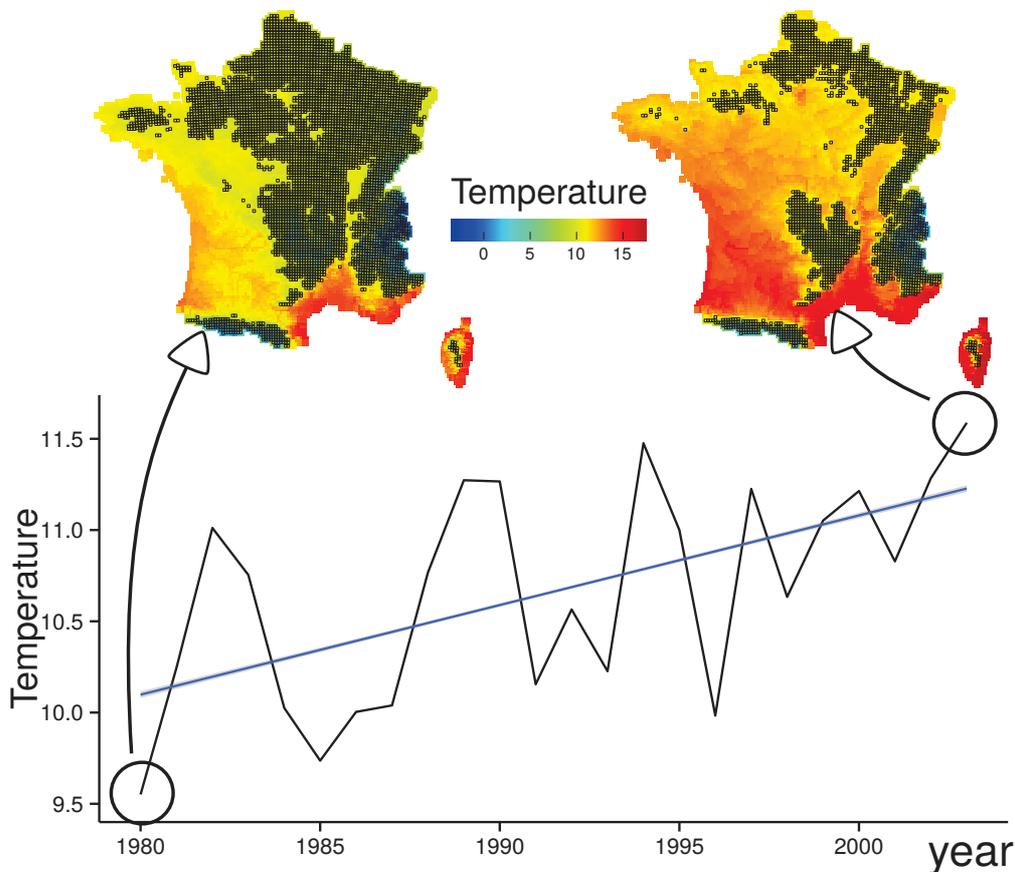
La seconde stratégie consiste à conserver sa distribution géographique et/ou temporelle tout en faisant varier sa niche écologique en réponse aux changements climatiques expérimentés (Jezkova et al., 2011) : *Should I stay or should I go ?*

**I should go : se déplacer pour conserver sa niche**

**Dans l'espace.** La réponse la plus triviale pour suivre un changement de climat est de se déplacer. À ce titre, la dispersion des individus offre une alternative intéressante à l'adaptation. Aux échelles régionale et locale, le déplacement latitudinal et alti-

tudinal des aires de distribution est une des réponses aux changements climatiques les plus documentées (Lenoir and Svenning, 2015). De nombreuses études empiriques ont mis en évidence de tels déplacements de distribution chez plus de 1000 espèces ayant des capacités de dispersion particulièrement élevées tels que les oiseaux, les papillons et certains invertébrés marins (Parmesan, 2006). Bien que les déplacements d'aires de distribution vers les pôles et en altitude soient reportés par de multiples études publiées dans les vingt dernières années, ces réponses apparaissent toujours comme hautement idiosyncratiques aux niveaux spatial et taxonomique.

**Dans le temps.** Les déplacements phénologiques sont parmi les réponses au changement climatique les plus couramment documentées (Parmesan and Yohe, 2003, Root et al., 2003), notamment chez les mammifères (Loe et al., 2005), les amphibiens (Forchhammer et al., 1998) et les plantes (Post et al.,



**FIGURE 1.7** – Variations des moyennes de températures annuelles de 1980 à 2003 en France. Ce réchauffement de près de 2°C entre 1980 et 2003 se répercute spatialement. La carte de France côté gauche correspond aux températures annuelles moyennes en 1980, la carte de France côté droit en 2003. Les mailles (2times2km) aux contours noirs correspondent aux moyennes de températures annuelles inférieures à 11°C. On voit bien qu'un changement de température de 2°C en 23 ans, c'est aussi un déplacement spatial de l'isotherme 11°C conséquent.

## 1.2. Le concept de niche écologique

2001). Dans une méta-analyse incluant de nombreuses espèces d'animaux et de plantes, Root et al. (2003) décrivent un décalage phénologique moyen de  $-5.1$  jours par décennie sur les 50 dernières années. Concernant les oiseaux, la réponse phénologique est aussi un des mécanismes de réponse les plus largement étudiés (Stenseth and Mysterud, 2002). Une autre méta-analyse de (Dunn and Winkler, 2010) basée sur une compilation de 37 études sur 68 oiseaux holartiques montre un décalage significatif de la date de pont chez 59 % des espèces étudiées. Des changements significatifs dans les dates de départ et/ou d'arrivée sur les aires de reproduction ont aussi été largement démontrés (Fiedler, 2003, Cotton, 2003, Lehikoinen and Sparks, 2010).

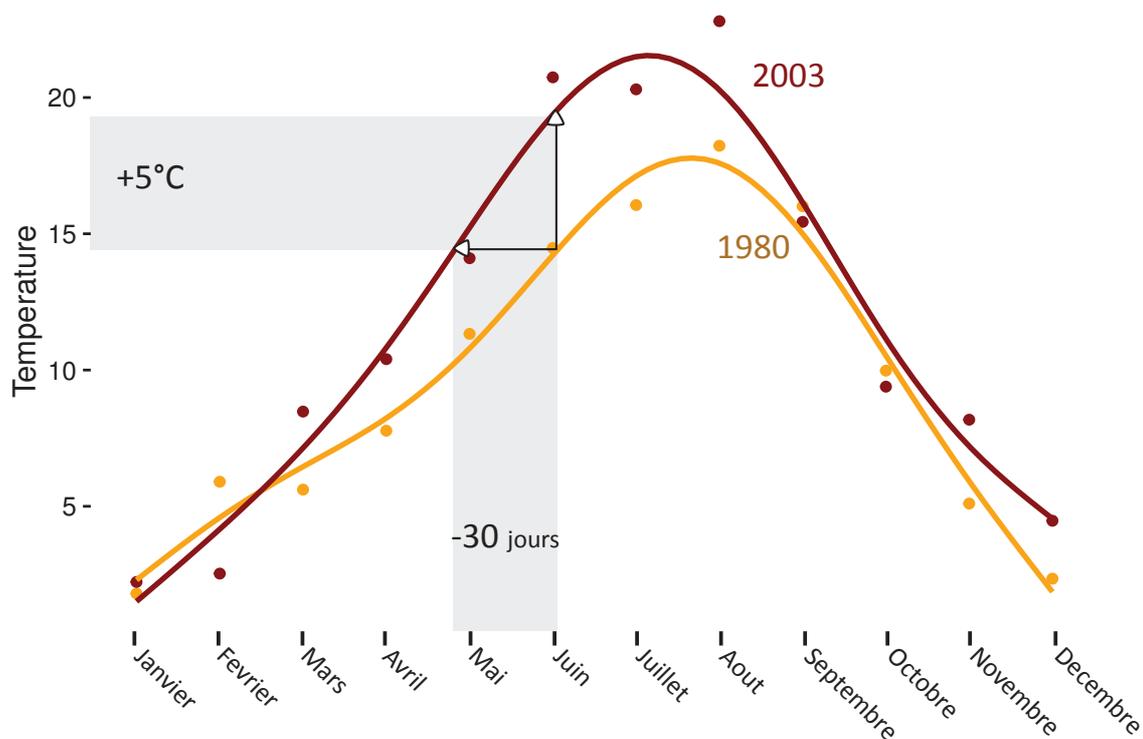
**Dans le soi.** Les espèces peuvent suivre leur niche sans nécessairement se déplacer dans l'espace ou le temps. En effet, l'application de l'écologie physiologique<sup>2</sup> à l'étude des réponses de la biodiversité a amené des perspectives innovantes à ces questions (Helmuth et al., 2005). Des altérations physiologiques ou comportementales permettent une modi-

2. l'étude des échanges d'énergie, de chaleur et de masse entre les organismes et leur environnement

fication des budgets énergétiques et par conséquent une certaine tolérance vis à vis des changements du climat, et peuvent être regroupées dans un troisième axe in situ, le « soi » (Bellard et al., 2012). Ces types de réponses ont été moins documentées, probablement car elles sont moins évidentes à détecter et à étudier que les déplacements spatiaux et temporels. Néanmoins, elles semblent être importantes chez les ectothermes (Johansen and Jones, 2011) puisque leur déplacement et leur physiologie sont directement liés à leur température (Tewksbury et al., 2008).

### I should stay : rester et adapter sa niche

Une autre réponse au changement climatique consiste à s'adapter aux nouvelles conditions environnementales sans se déplacer (Lavergne et al., 2010). Deux mécanismes majeurs consistant à faire évoluer ou à exprimer différemment leur patrimoine génétique peuvent permettre aux espèces de réajuster leur niche écologique. Premièrement, la sélection naturelle peut amener certaines espèces à s'adapter aux changements environnementaux rapides (Bell and Gonzalez, 2009) en modifiant le



**FIGURE 1.8** – Variations de la température mensuelle moyenne lors de l'année 1980 (orange) et 2003 (rouge). Au mois de Juin 2003, la température moyenne est de  $5^{\circ}\text{C}$  supérieure à celle du moi de Juin 1980. Rapportée à la variation temporelle de la température au cours du printemps, cette anomalie de  $5^{\circ}\text{C}$  correspond à un « printemps thermique » ayant plus d'un mois d'avance en 2003 par rapport à 1980. (Données météoFrance SAFRAN)

patrimoine génétique de l'espèce vers des génotypes maximisant leur valeur adaptative<sup>3</sup> dans les nouvelles conditions (Ackerly, 2003, Davis et al., 2005, Chevin et al., 2010, Hoffmann and Sgro, 2011).

Dans la plupart des cas, l'adaptation évolutive semble être un processus trop lent pour faire face au changement climatique. De plus en plus de travaux suggèrent néanmoins que la sélection naturelle peut amener certaines espèces aux cycles de vie très courts à s'adapter suffisamment rapidement pour répondre au changement climatique (Bell and Gonzalez, 2009, Salamin et al., 2010). Enfin, grâce à la plasticité phénotypique, les espèces peuvent faire varier leur morphologie ou leur physiologie en modifiant l'expression de leur patrimoine génétique au cours de leur vie (Hoffmann and Sgro, 2011, Charmantier and Gienapp, 2014). Ces mécanismes d'adaptation n'ont pas été directement abordés durant ma thèse, mais il est très probable que les capacités d'ajustement phénotypique jouent un rôle important pour expliquer les réponses de la biodiversité aux changements climatiques.

### Mesurer les réponses de la biodiversité au changement climatique

L'écologie des organismes et la biologie évolutive nous aident donc à identifier les mécanismes par lesquels les entités vivantes peuvent répondre aux changements climatiques. Dans le cas où une entité biologique (individu, population, espèce) s'est suffisamment adaptée ou déplacée pour que les conditions environnementales de son milieu de vie correspondent à sa niche thermique, sa "performance" (valeur sélective, succès reproducteur, survie, tendance de la population... selon l'entité considérée) sera peu affectée par le changement climatique. Dans le cas contraire, il est probable qu'un changement de température affecte la performance de l'entité considérée. Cet impact peut être identifié à différentes échelles à travers le succès reproducteur

3. une mesure de la sélection naturelle qui correspond à la capacité d'un individu d'un certain génotype à transmettre son patrimoine génétique

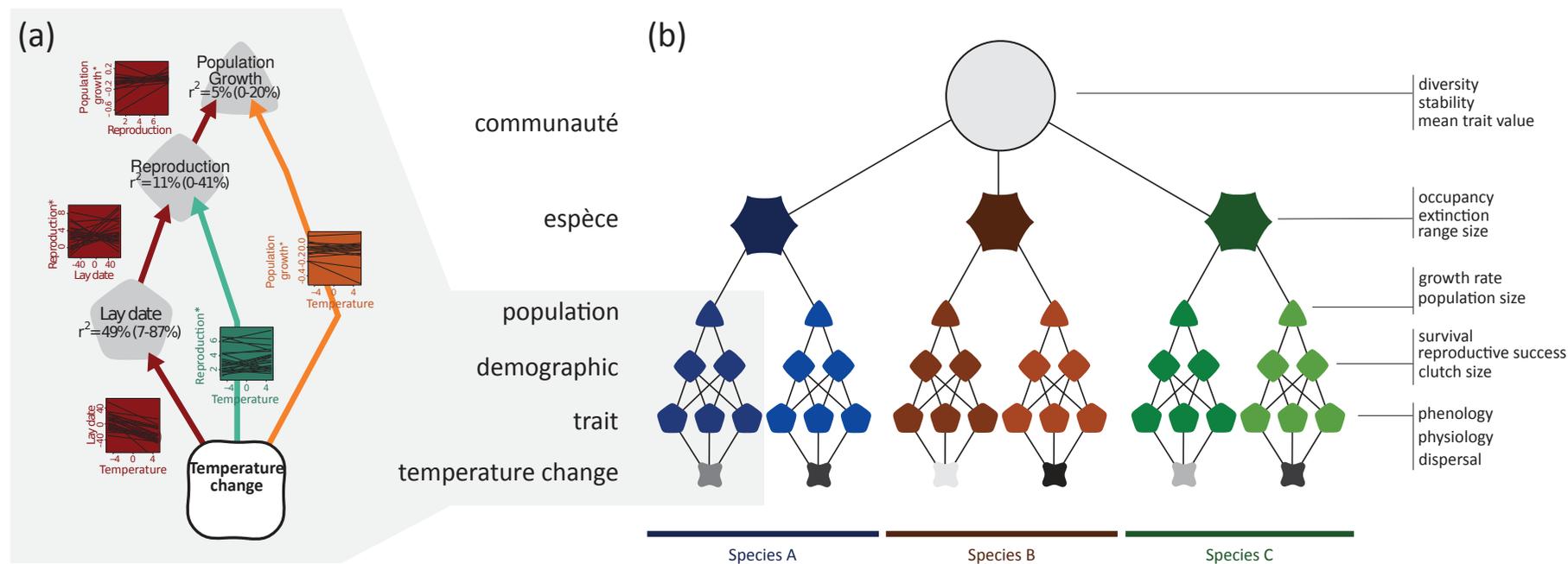
des individus, la dynamique d'une population ou l'aire de distribution d'une espèce. Étant donné son intensité et sa rapidité, on s'attend à ce que ce que le changement climatique affecte tous les niveaux d'organisation biologiques (Parmesan, 2006).

Bien que pour l'instant il n'existe que très peu d'évidences soutenant la possibilité d'extinctions d'espèces causées par le changement climatique (BOTKIN et al., 2007), plusieurs études suggèrent que ce dernier pourrait devenir une force majeure de déclin et d'extinction de la biodiversité dans les prochaines décennies (Leadley et al., 2010). Il est donc crucial pour la biologie de la conservation et l'écologie scientifique de pouvoir mesurer et comprendre les réponses de la biodiversité au changement climatique. C'est pourtant très compliqué.

**Bien que l'on sache mesurer des réponses à certaines échelles d'organisation (e.g impact sur la reproduction, sur la tendance de population, sur l'aire de distribution, sur la composition des communautés...), on ne comprend pas bien comment elles interagissent, et dans quelle mesure des effets mesurés dans certains niveaux d'organisation diffusent à travers les échelles d'intégration.**

### De la réponse individuelle, à la dynamique des populations et des communautés

Selon les capacités et les opportunités que les individus ont à leur disposition pour suivre leur zone de confort climatique, ces derniers seront plus ou moins affectés par les variations du climat. Ainsi, un grand nombre d'études se sont appliquées à mesurer l'impact des changements climatiques à tous les niveaux d'organisations (Parmesan, 2006), de leurs effets sur la valeur sélective des individus, sur les populations, les espèces, jusque dans les réseaux écologiques (Gilman et al., 2010, Walther, 2010) et au sein des écosystèmes (BOTKIN et al., 2007, Meyers and Bull, 2002). Cependant, ces études disparates se concentrent souvent sur des aspects particuliers de la réponse tels que la phénologie de la migration ou de la reproduction



**FIGURE 1.9** – Diffusion de la réponse des oiseaux au changement de température à travers les échelles d'organisation du vivant. **(a)** Schéma adapté de Mclean et al. 2016. Voies de réponses directes et indirectes par lesquelles les effets d'un changement de température vont diffuser à travers les niveaux d'intégrations, de la réponse phénologique jusqu'à la dynamique de population (résultats obtenus sur un ensemble de 27 espèces d'oiseaux). **(b)** Élargissement du *framework* aux échelles supérieures. Les réponses des différentes populations d'une même espèce s'ajoutent et interagissent à travers les événements d'extinctions locales et de colonisations pour former les variations d'aire de distribution à l'échelle de l'espèce. L'ensemble des réponses spécifiques interagissent de nouveau entre elles (interactions interspécifiques) pour créer la réponse de la communauté.

## Chapitre 1. Introduction Générale

(Cotton, 2003, Sherry et al., 2007), la physiologie (e.g. body size Ozgul et al., 2010), le comportement (e.g. thermoregulation Glanville and Seebacher, 2006), les traits d'histoire de vie (Clements et al., 2011, e.g. durée de la période de gestation) ou des déterminants démographiques tels que la survie et la reproduction (Leech and Crick, 2007).

Pourtant, ces études omettent la plupart du temps une vue plus intégrative de l'impact des variations climatiques à travers les différents niveaux d'organisation. D'une manière générale, le lien entre les réponses physiologiques ou phénologiques observées chez certaines populations et leur démographie restent flous (Wilson and Arcese, 2003, Ackerly, 2003, Pearce-Higgins et al., 2009, Ozgul et al., 2010, Plard et al., 2014). Par exemple, il a été montré qu'une avancée de la période de reproduction chez le bruant chanteur (*Melospiza melodia*) en réponse aux oscillations d'El Niño augmentait le succès reproducteur, mais n'avait pas d'impact mesurable sur la taille de ses populations (Wilson and Arcese, 2003). À l'inverse, Ozgul et al. (2010) ont montré que l'avancée de la date de sortie d'hibernation chez la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*) provoquait une augmentation brutale de la taille de ses populations (Ozgul et al., 2010).

**Les changements induits par le climat dans les traits phénotypiques ou les taux démographiques affectent la dynamique des populations chez certaines espèces, mais pas chez d'autres (Miller-Rushing et al., 2010, Reed et al., 2013, Dunn and Møller, 2014, Robinson et al., 2014). Cependant, on comprend mal la façon dont les réponses observées à différentes échelles d'organisation s'agencent, s'influencent, et diffusent d'un niveau à l'autre.**

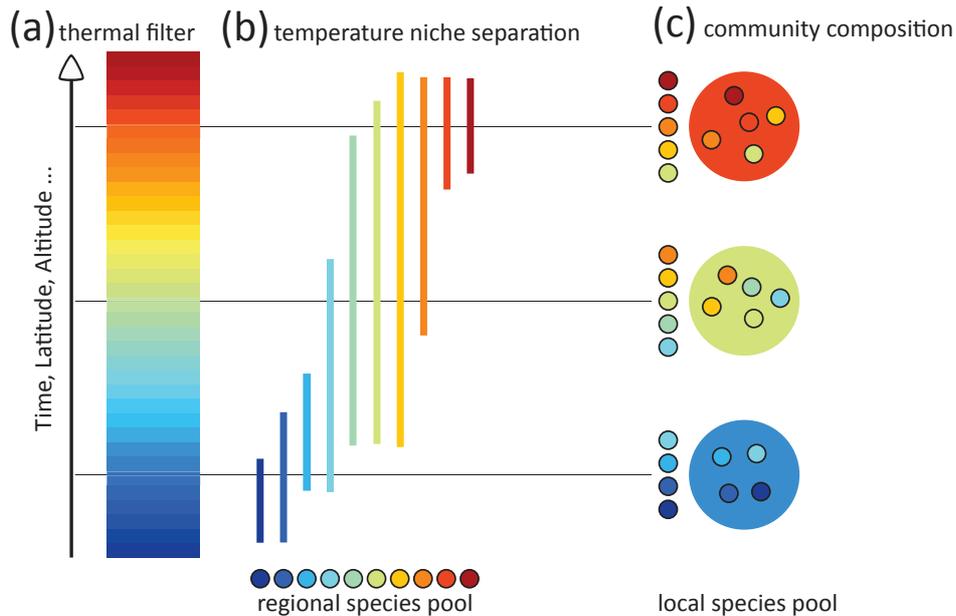
Dans un article paru récemment dans la revue *Ecology Letters*, McLean et al. (2016) proposent un cadre conceptuel (voir Figure 1.9) permettant de mieux comprendre et de prédire les situations dans lesquelles les changements phénotypiques et démographiques induits par les changements climatiques affectent la dynamique des populations concernées

(Ådahl et al., 2006, Morrison and Hik, 2007, Jongejans et al., 2010).

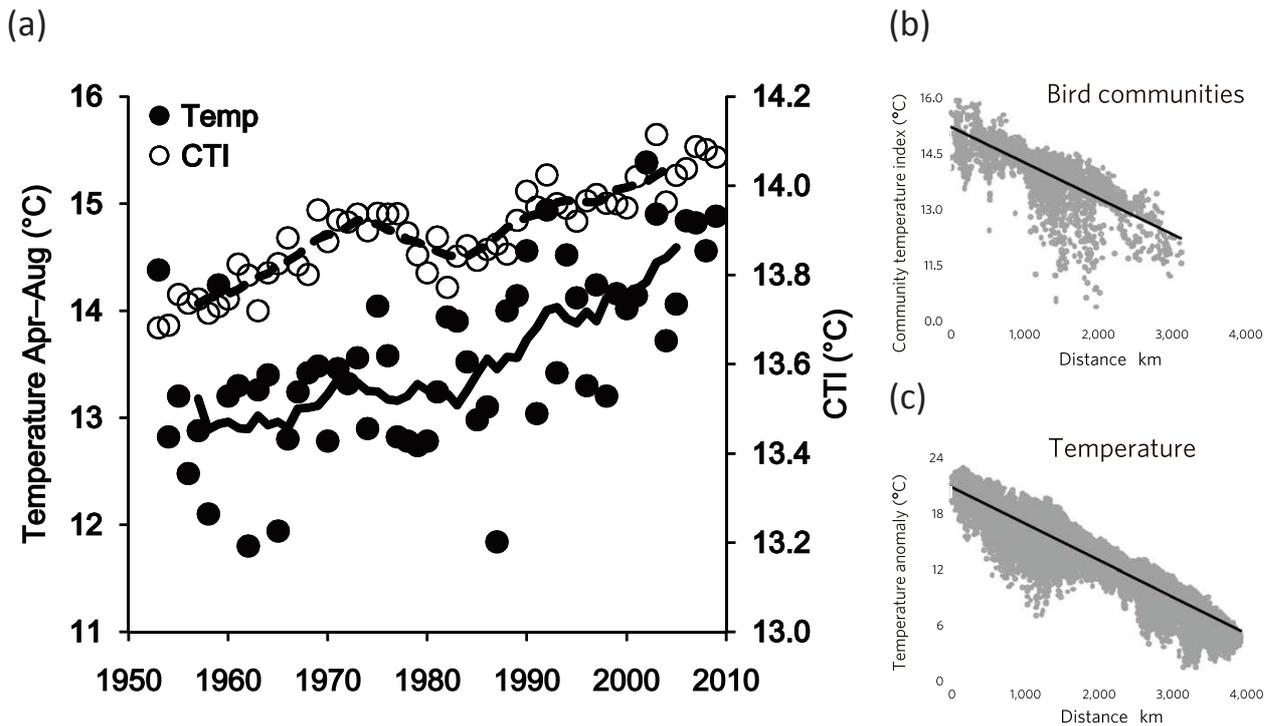
Dans ce cadre conceptuel, un changement climatique local influençant le niveau du trait peut faire varier le taux d'accroissement d'une population, et par effet de cascade sa dynamique (Jongejans et al., 2010). Ainsi, il est possible de décomposer les réponses démographiques observées et d'estimer les contributions des différents éléments sous-jacents. McLean et al. (2016) proposent cette approche comme un outil quantitatif et analytique puissant permettant de mesurer comment la dynamique des populations est affectée par les variations climatiques (Ådahl et al., 2006, Morrison and Hik, 2007, Jongejans et al., 2010). Je n'entrerai pas dans les détails techniques de cette étude, mais je vous propose d'utiliser ce travail comme un moyen de hiérarchiser les différentes réponses. Je pense d'ailleurs qu'il est intéressant d'élargir ce cadre conceptuel au niveau spécifique et communautaire, comme montré dans la Figure 1.9.

### Une mesure intégrative de la réponse des oiseaux à l'échelle des communautés

Bien qu'il soit discutable, le cadre conceptuel de McLean et al. (2016) nous offre la possibilité d'embrasser (même superficiellement) la complexité inhérente à l'étude de l'impact du changement climatique sur la biodiversité. Il nous montre aussi qu'en montant dans les niveaux d'organisation, nous perdons de l'information sur les mécanismes physiologiques et phénologiques qui déterminent les réponses de la biodiversité au changement climatique, tout en gagnant en inférences taxonomique, spatiale et temporelle. Dans les faits, les réponses décrites empiriquement au niveau des populations et des espèces apparaissent particulièrement idiosyncratiques, si bien qu'il est difficile d'en tirer des conclusions générales. Par exemple, un grand nombre d'espèces animales ont vu leur aire de distribution se déplacer vers les pôles ou en altitude en réponse à l'augmentation des températures dans les dernières années (Lenoir and Svenning, 2015). Cependant, la littérature scientifique montre aussi que les aires de distributions d'un grand nombre



**FIGURE 1.10** – Schéma explicatif. Le long d'un gradient thermique spatial, temporel ou altitudinal (a), 10 espèces appartenant au pool régional et avec des niches thermiques (STI) différentes (cercles, bleue = plus froid, rouge = plus chaud) vont être filtrées par la température (b). La taille des lignes verticales représente la largeur de la niche thermique. Le long du gradient, la composition des communautés mesurées à travers les STIs retrouvés dans le pool d'espèces local, ou CTI (couleur des grands cercles en c) est reliée à la valeur de la température correspondante sur le gradient thermique (c). Schéma inspiré de Bertrand et al. (2011)



**FIGURE 1.11** – (a) Variation temporelle du Community Temperature Index mesuré sur les communautés de passereaux (cercles blanc) de la Birdsong Valley en Suède et de la Température estivale moyenne (cercles noirs) en Suède Figure tirée de Lindström et al. (2012). (b) Variation spatiale du Community Temperature Index et de la Température moyenne (Mars–Septembre) en fonction de la latitude (du sud au nord) en Europe. Figure tirée de Devictor et al. (2012).

d'espèces ne répondent pas -ou peu- par rapport à ce qui est attendu par le déplacement des isothermes (Parmesan and Yohe, 2003, Gillings et al., 2015). Pour fournir des mesures quantitatives et agrégatives de la réponse d'un taxon ou d'une commu-

nauté, la biologie de la conservation peut se tourner vers l'écologie fonctionnelle. En prenant en compte les traits biologiques<sup>4</sup> des espèces plutôt que leur

4. descripteur quantitatif d'une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique d'un organisme qui affecte sa performance individuelle en réponse à un ou plusieurs

identité, la vision "fonctionnelle" de l'écologie permet de décrire le rôle des gradients environnementaux dans l'assemblage des communautés (McGill et al., 2006). Une des approches couramment utilisées par l'écologie fonctionnelle réside dans le calcul des moyennes de traits pondérées (*community-weighted mean*, CWM Section 2.2) qui permettent de décrire la composition d'une communauté au regard d'un trait spécifique, et d'estimer les dynamiques des assemblages d'espèces en réponse à un gradient ou un changement environnemental donné (Garnier et al., 2004, Violle et al., 2007, Louault et al., 2005, Quétier et al., 2007). Sur le plan théorique, une variations de la moyenne des valeurs d'un trait (CWM) dans une communauté nous indique une sélection vers des phénotypes<sup>5</sup> localement optimaux au regard du trait considéré en réponse à un changement environnemental déterminé.

**En choisissant un trait lié à une sensibilité spécifique des individus à une pression donnée, les CWMs produisent des indicateurs permettant de mesurer les variations de composition des communautés attribuables à des changements environnementaux particuliers comme le climat (Devictor et al., 2008b), l'exploitation humaine ou le changement d'utilisation des terres (Barnagaud et al., 2011, Kampichler et al., 2012).**

Afin d'étudier la réponse des communautés au changement climatique, il est donc nécessaire de calculer un trait spécifique nous renseignant sur les préférences thermiques des individus. Dans notre cas, ce trait est calculé à l'échelle de l'espèce (Violle et al., 2007) comme la moyenne des températures qui règnent sur son aire de distribution. Appelé Indice Thermique Spécifique (*Species Thermal Index* Devictor et al., 2008b, , STI)), ce trait exprimé en, °C discrimine les espèces le long d'un gradient de température qui correspond à leur optimum de température biologique (dans les faits, c'est plus compliqué que ça, e.g Barnagaud et al., 2012). Il est par conséquent relié au concept de niche

écologique décrit plus haut, et plus précisément à la projection de la niche thermique dans l'espace (voir Section 2.1). En calculant la moyenne des valeurs de STI des individus qui composent une communauté, l'Indice Thermique de Communautés (CTI, Devictor et al., 2008b) va nous permettre de refléter l'abondance relative entre les espèces adaptées aux climats chauds (celles avec un STI élevé) ou aux climats froids (STI faibles) à l'intérieur d'un assemblage d'espèces Figure 1.10.

Repartons de notre cadre conceptuel (Figure 1.9, McLean et al., 2016). Les individus soumis à un changement climatique rapide -par exemple des oiseaux- sont amenés à se déplacer dans l'espace, le temps ou à faire varier leur physiologie et leur comportement afin de suivre le déplacement de leur niche thermique. Leur capacité à apporter une réponse adaptée à la variation de température va déterminer leur succès reproductif à une année donnée. La somme des réponses individuelles au sein d'une population va potentiellement affecter sa dynamique et sa taille, voire mener à des événements d'extinction ou de colonisation locales (Figure 1.9). Les réponses de l'ensemble des populations d'une espèce donnée régiront quant à elles les variations de son aire de distribution à moyen terme, voire son extinction à plus long terme.

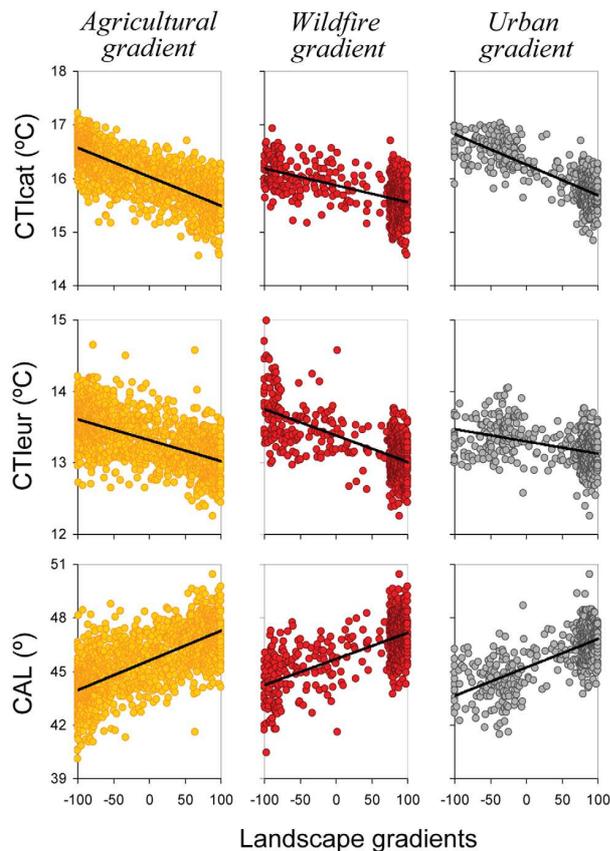
Dans leur ensemble, ces mécanismes de réponse spécifiques vont aussi influencer les caractéristiques des assemblages d'espèces. En effet, on peut prédire que l'impact net d'un changement de température sur les populations des espèces adaptées aux climats chauds soit positif, et au contraire négatif chez les espèces adaptées aux climats plus froids (Jiguet et al., 2007).

À l'échelle d'une communauté locale, cette réponse différentielle régie par un trait spécifique (comme le STI) devrait donc se traduire par l'augmentation relative de l'abondance des espèce à STI élevé (chaud) au détriment des espèces à STI bas (froids). Comme le CTI quantifie précisément cette abondance relative entre espèces « chaudes » ou « froides » au sein des communautés, il apparaît comme une mesure pertinente de la réponse générale d'un ensemble

facteurs environnementaux

5. l'ensemble des caractères observables d'un individu

d'espèce à des variations de températures à court, moyen ou long terme. Ce type d'indice a d'ailleurs été utilisé avec pertinence chez les oiseaux (Devictor et al., 2008b, 2012, Princé and Zuckerberg, 2015, Clavero et al., 2011, Godet et al., 2011, Jiguet et al., 2011, Kampichler et al., 2012, Lindström et al., 2013, Barnagaud et al., 2012, 2013, Roth et al., 2014) les insectes (Roth et al., 2014, Devictor et al., 2012), les plantes (Lenoir et al., 2013) et les poissons (Dulvy et al., 2008, Cheung et al., 2013).



**FIGURE 1.12** – Relation entre le CTI et trois gradients paysagers à l'échelle de l'Europe. Figure tirée de Clavero et al. (2011).

Bien que le CTI semble pertinent et qu'il ait été utilisé avec succès pour suivre la réponse de différents taxons au changement climatique à différentes échelles spatiales et temporelles, il n'est pas exempt de défauts. Une des plus vives critique formulée à son encontre réside dans sa capacité à être influencé par les effets additifs ou synergiques d'autres aspects des changements globaux tels que le changement d'utilisation des terres et les invasions biologiques (Clavero et al., 2011).

En effet, certains aspects climatiques de la niche

### 1.3. Mesurer les réponses de la biodiversité

tels que le STI peuvent être partiellement corrélés à d'autres aspects plus "écologiques" telle que la préférence d'habitat (Barnagaud et al., 2013). Ainsi certains travaux ont montré que les communautés forestières qui contiennent généralement plus d'espèces aux aires de distribution septentrionales étaient par conséquent dominées par des espèces aux préférences thermiques plus froides (Suárez-Seoane et al., 2002, Clavero et al., 2011). Par conséquent, une variation temporelle du CTI telle que celle mesurée en France chez les oiseaux nicheurs entre 1989 et 2006 pourrait résulter, du moins en partie, d'une variation des habitats à l'échelle nationale (Figure 1.11, Figure 1.12).

La seconde critique formulée à l'encontre de cet indicateur, et plus généralement à l'encontre des CWMs, réside dans son incapacité à identifier les espèces qui pilotent la réponse observée. Par exemple, une augmentation temporelle du CTI peut similairement résulter d'une diminution de l'abondance des espèces à faible STI, d'une augmentation des espèces à fort STI, ou bien être le fruit des deux tendances antagonistes. De la même façon, une absence de tendance du CTI peut cacher de fortes dynamiques marquées au niveau des espèces, qui s'annulent lors de l'agrégation au niveau de la communauté. Alors que nous bénéficions d'un indicateur pertinent qui résulte de la diffusion des réponses depuis les niveaux d'intégration inférieurs, il devient peu utile pour une biologie de la conservation souvent centrée sur l'identité des espèces.

Ces deux principales limitations énoncées à l'encontre du *Community Temperature Index* et de son utilisation relèvent plus largement d'une difficulté qui affecte un large pan de l'écologie scientifique : la question des échelles d'études et de leur interactions. Une grande partie des travaux menés pendant ma thèse et présentés dans ce mémoire reposent sur l'utilisation de cette mesure intégrative des communautés aux changements climatiques. Alors que ce CTI a été utilisé sur des échelles temporelles et spatiales bien définies, nous verrons que j'ai ici cherché à décomposer ces réponses dans l'espace, dans le temps, et à relier l'échelle des communautés aux dynamiques des espèces.

## Naviguer dans les échelles spatiales, temporelles et les niveaux d'organisation

### Une question d'échelle

Comme nous l'avons vu au cours de cette introduction, mesurer, comprendre et prédire les effets des changements globaux sur la biodiversité représente un casse-tête pour les écologues, en raison de leur idiosyncrasie et de leur complexité. Une des raisons principales à l'émergence de cette complexité vient de la multiplicité des échelles considérées dans l'espace, dans le temps et dans les niveaux d'organisation (McGill et al., 2015).

En effet, le développement rapide de l'écologie débuté au début du XXe siècle s'est accompagné d'une séparation graduelle de ses bases théoriques en différentes sous-discipline distinctes.

Alors qu'une spécialisation de l'écologie scientifique en différents domaines de recherche est probablement inévitable, ces scissions sont à l'origine de réels problèmes de communication et de considération au sein de la discipline. La séparation de ces sous-disciplines est compréhensible dans la mesure où elles s'intéressent à des niveaux d'organisation et des échelles spatiales et temporelles différentes. Elle est cependant nuisible à la science dans la mesure où elle représente un obstacle à l'unité et l'enrichissement mutuel des sous-disciplines. Dans le monde réel, un continuum existe entre les individus, les populations, les espèces, les communautés et les écosystèmes. Les processus mis en jeu dans leurs réponses aux changements environnementaux à l'échelle des individus impactent les niveaux supérieurs, et les dynamiques des niveaux supérieurs affectent en retour les niveaux inférieurs. Je pense que la réunification de ces perspectives est un défi scientifique important pour permettre à l'écologie de guider nos sociétés vers un développement de réponses appropriées à la crise écologique mondiale (Loreau, 2010).

Dans son papier séminal paru en 1992 dans la revue *Ecology* (Levin, 1992), S.A Levin soulignait

d'ailleurs :

*« the problem of pattern and scale is the central problem in ecology, unifying population biology and ecosystems science, and marrying basic and applied ecology. Applied challenges, such as the prediction of the ecological causes and consequences of global climate change, require the interfacing of phenomena that occur on very different scales of space, time, and ecological organization. »*

C'est un appel criant pour une prise en compte plus unifiée des échelles d'études et des processus qui y sont associés. Près de 25 ans plus tard, l'écologie scientifique et la façon dont nous la pratiquons ont profondément évolué, mais ce problème reste entier (Chave, 2013). Nous avons maintenant accès à une plus grande quantité de données à toutes échelles du temps et de l'espace, les capacités de calculs de nos ordinateurs ont augmenté exponentiellement et les techniques de détection et d'analyse de la biodiversité se sont démocratisées. Pourtant, la question des échelles est toujours une barrière importante, qui divise encore les études empiriques et conceptuelles (Loreau, 2010, Chave, 2013).

Traditionnellement, l'écologie des communautés s'est axée soit sur les processus locaux (Clements, 1936), soit sur des dynamiques régionales (MacArthur and Wilson, 1967). En 1987, Robert E. Ricklefs soulignait déjà l'importance de prendre en considération les différentes échelles spatiales et temporelles ainsi que leurs interactions (Ricklefs, 1987). La reconnaissance du rôle joué par les interactions locales et les processus régionaux dans la composition des communautés au sein d'un habitat local a été l'une des réalisations majeures des cinquante dernières années en écologie des communautés, notamment grâce à l'élaboration de la théorie des métacommunautés<sup>6</sup> (Leibold et al., 2004). Bien que cette approche ait récemment constitué une avancée majeure pour l'écologie des communautés, elle est pour l'instant restée limitée à des approches théoriques ou expérimentales. Par

6. un ensemble de communautés biotiques interconnectées par la dispersion des espèces qui les décomposent et y interagissent.

conséquent les études empiriques permettant de mettre en évidence les paradigmes conceptuels de cette théorie restent encore très limitées (Logue et al., 2011).

Ce cloisonnement historique dans les échelles spatiales et temporelles n'est pas le seul. L'écologie (au sens large) a historiquement scindé les niveaux d'organisation en différentes sous-disciplines : la dynamique des populations, l'auto-écologie, l'écologie des communautés et l'écologie des écosystèmes (Loreau, 2010). Une des causes de la tension entre les différents niveaux d'information réside dans la difficulté d'identifier les espèces qui contribuent à la dynamique des communautés. La difficulté à relier les dynamiques des communautés à celles des espèces a une fois de plus contribué à diviser les études empiriques et conceptuelles sur les changements globaux (Davey et al., 2012). D'une part, des approches au niveau communautaire attachées à décrire les tendances spatiales et temporelles de la diversité et de la composition. D'autre part, des approches au niveau des espèces qui se sont largement focalisées sur la manière dont les occurrences ou l'abondance d'espèces individuelles se répartissent le long des gradients environnementaux.

La question des échelles et de leurs interactions lance un défi d'envergure à l'écologie scientifique et à la biologie de la conservation dans un contexte de crise de la biodiversité.

*Pourquoi les conséquences des activités humaines sur la biodiversité sont si variables ?*

*Pourquoi diffèrent-elles tant au sein des échelles spatiales, temporelles et entre les niveaux d'intégration ?*

*Quels processus biologiques, affectés par quelles activités humaines, sont responsables de ces dépendances d'échelles ?*

**Une meilleure compréhension de la variation dans les réponses de la biodiversité, de leurs interactions et leurs déterminants à travers les échelles est cruciale. Elle permettrait de focaliser les stratégies de conservation**

**sur les mécanismes à l'origine de la perte de diversité et de l'homogénéisation biologique et sur les échelles spatiales les plus susceptibles de fournir les résultats souhaités.**

Ce défi lancé aux écologues ne nécessite pas seulement d'augmenter la qualité et la quantité des données dans l'espace et le temps, nos capacités de calculs ou nos méthodes d'analyses. Il nécessite un réel effort d'intégration conceptuelle dans la façon dont nous entreprenons la recherche en écologie. Pensons échelles ! Replaçons une observation réalisée à l'échelle locale dans son contexte régional et biogéographique, posons-nous systématiquement la question du rôle joué par les processus locaux dans nos études macro-écologiques, réfléchissons à l'impact pour l'écosystème d'une réponse décrite dans une population précise, réfléchissons à l'impact à long terme d'une variation à court-terme.

Tout au long de ces trois années, j'ai été constamment ramené à naviguer entre les échelles temporelles, spatiales et d'organisation. Dès mon projet de stage de Master, je me suis intéressé au lien entre les dynamiques des espèces et celles des communautés. J'ai été très rapidement frappé par la dynamique temporelle du climat dans la période 2001-2012, qui ne montrait aucune tendance linéaire, mais au contraire une augmentation puis une diminution de la température : il n'était alors plus question de considérer des changements à moyen et long terme du climat mais bien de s'intéresser aux variations à court-terme.

Enfin, la question de l'espace a rapidement pris un poids important dans mon travail. Je me suis vite rendu compte qu'en considérant des dynamiques temporelles à court-terme, les changements estimés à l'échelle nationale cachaient une variabilité spatiale très importante. D'une manière générale, la plupart des projets de recherches ayant été abordés pendant cette thèse se sont reportés, de près ou de loin, à cette question des échelles.

## Structure du mémoire

Les travaux réalisés pendant ces trois années de thèses auraient pu vous être présentés de différentes façons, mais c'est assez naturellement sous l'angle des échelles que j'ai choisi de les organiser. Selon trois dimensions primordiales en écologie le long desquelles les processus mis en jeux ainsi que les patrons de réponses observés peuvent varier en fonction de l'échelle d'étude. Loin de moi la prétention de relever le défi d'une unification des différentes sous-disciplines de l'écologie. J'ai seulement ici la volonté de replacer les différents travaux menés lors de ces trois années sous cet angle de vue.

Dans la première partie ([Chapitre 3](#)), je m'intéresserai à l'espace. La plupart des études ont assimilé le changement climatique et ses effets à une augmentation globale et uniforme de la température, tout en omettant sa variabilité spatiale. Pourtant, nous avons vu plus tôt qu'à ces échelles, les processus déterminant les variations induites par le climat sur la biodiversité peuvent être estompées ou bruitées par d'autres facteurs tels que la composition de l'habitat et les activités anthropiques. Nous savons aussi que les conséquences de ces changements climatiques peuvent être le résultat de variations individuelles, démographique ou communautaires en réponses aux variations locales des conditions climatiques, qui sont particulièrement hétérogènes au niveau régional et local ([Walther et al., 2002](#)). Par conséquent, rien ne nous indique que la distribution spatiale des variations de température dans le temps soit congruente avec les dynamiques des populations ou des communautés locales ([Walther et al., 2002](#)). Ainsi, relier la distribution spatiale des variations climatiques avec celles des communautés devrait nous fournir un test plus rigoureux des réponses communautaires aux changements climatiques. Dans la première partie, j'aborderai plus précisément les questions suivantes :

- *Les réponses des communautés d'oiseaux Français aux variations de températures sont-elles concordantes à travers les différentes échelles spatiales ?*
- *Dans quelle mesure l'étude des dynamiques*

*des communautés au niveau local peut nous renseigner sur le rôle du changement climatique dans l'homogénéisation biotique ?*

- *Quels sont les déterminants paysagers de la réponse des communautés d'oiseaux aux variations de températures locales en France ?*

C'est le temps qui sera au cœur de la seconde partie de ce mémoire. Alors que dans la partie précédente nous avons examiné les variations des températures au niveau local, ici ce sont les variations à court-terme des températures qui vont nous intéresser. En effet, entre les années 1970 et 2000, le changement climatique s'est avant tout caractérisé par une augmentation linéaire et constante des températures. Or entre 2000 et 2012, nous n'observons pas d'augmentation significative de la température, elle montre au contraire une hausse jusqu'en 2006 suivie d'une baisse entre 2006 et 2012 ([Coumou and Rahmstorf, 2012](#), [Held, 2013](#)). Il devient alors intéressant de chercher à identifier l'échelle de réponse temporelle des communautés et des espèces aux variations de températures :

- *Comment les variations à court-terme du climat affectent la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle des communautés d'oiseaux nord-américaines ?*
- *Dans quelle mesure les tendances de communautés sont elles reliées à des réponses démographiques à très court-terme*
- *Qu'est-ce que peuvent nous apprendre les tendances non-linéaires sur les capacités de résiliences de communautés ?*

La troisième partie de ce mémoire se focalisera sur les travaux réalisés dans le but de relier les dynamiques observées à l'échelle des communautés et avec celles des espèces. En effet, la dynamique d'un indicateur tel que le CTI ne nous donne pas accès aux détails de la dynamique des espèces qui sous-tendent ses variations. Or, les variations du CTI sont en partie façonnées par des processus déterminés par les niveaux d'organisation inférieurs. Pour répondre à ces questions, il est crucial de pouvoir recréer le lien entre la dynamique des communautés et les dynamiques des espèces qui

## 1.4. Naviguer dans les échelles

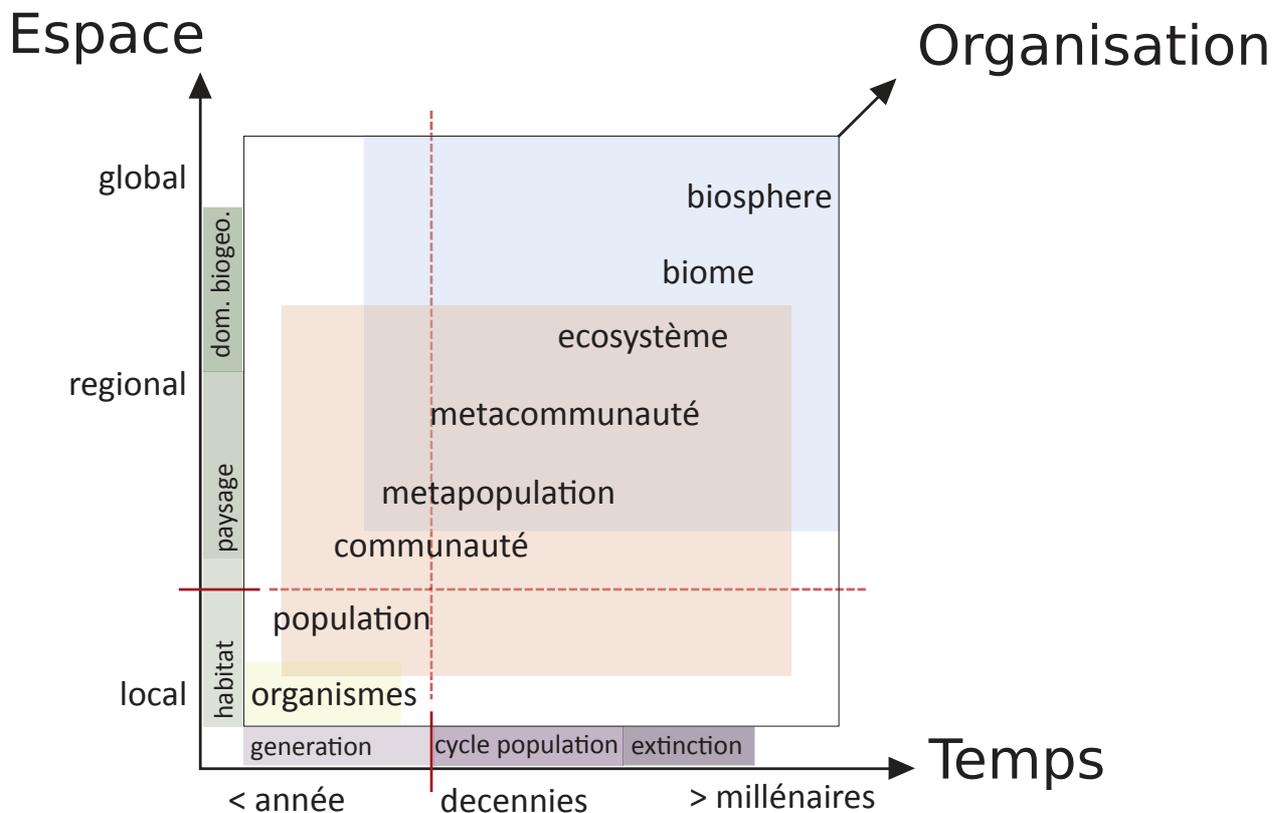
la composent. Nous proposerons ici une méthode d'estimation des contributions de chaque espèce à la variation temporelle du CTI, et nous montrerons comment elle peut mettre en évidence la perte de certaines espèces.

- *Comment mesurer les contributions des espèces qui forment la réponse de la communauté aux variations environnementales ?*
- *Quelles sont les caractéristiques des espèces qui contribuent à la reconfiguration thermique des communautés d'oiseaux en Suède ?*

Enfin, la dernière partie du mémoire réunira les trois échelles, en traitant non pas les interactions *dans* les échelles mais *entre* les échelles. Elle s'attellera à la confrontation entre les échelles spatiales et temporelles, à travers les niveaux d'organisation. Alors que l'écologie s'est grandement forgée sur une équivalence entre les patrons de réponse spatiaux et temporels, un grand nombre d'études suggèrent que la substitution du temps par l'espace n'est

que rarement pertinent. Cependant, aucune étude n'a pour l'instant cherché à comprendre ce que pouvait nous apprendre cette divergence entre réponses spatiale et temporelle. Nous verrons qu'en calculant cette divergence, nous pouvons estimer le retard de réponse de la biodiversité par rapport aux changements environnementaux, et ainsi estimer les dettes et les crédits de la biodiversité en terme d'abondance et/ou de richesse spécifiques. J'aborderai les questions suivantes :

- *Dans quelles mesure les divergences entre les dynamiques de la biodiversité dans l'espace et dans le temps peuvent nous permettre d'estimer les dettes et les crédits ?*
- *Peut-on retrouver les empreintes de ces dettes et crédits dans les dynamiques et la diversité des communautés ?*
- *La distribution spatiale des dettes et crédits est elle reliée à l'influence des activités humaines sur les écosystèmes ?*



**FIGURE 1.13** – Schéma conceptuel des liens entre échelles en écologie : le temps (axe x), l'espace (axe y) et les niveaux d'organisation (axe z) séparent différents domaines de recherches tels que la physiologie (fond jaune), l'écologie (fond rouge) et la biogéographie (fond bleu). Des barrières importantes (traits rouges) existent dans chacune de ces échelles et impacte notre analyse des effets des changements globaux sur la biodiversité. Dans ce mémoire, je m'intéresserai successivement à ces trois échelles, en naviguant d'un côté et de l'autre de chaque barrière.



## CHAPITRE 2

# Données et Méthodes d'analyses générales

---

### Sommaire

---

<b>2.1</b>	<b>Données</b> . . . . .	<b>29</b>
2.1.1	De l'intérêt des sciences participatives . . . . .	29
2.1.2	De la forêt, au savoir, à la société : un voyage de la donnée à travers science . . . . .	29
2.1.3	Données de suivi des oiseaux nicheurs . . . . .	33
2.1.4	Données climatiques . . . . .	34
2.1.5	Données d'habitat . . . . .	34
<b>2.2</b>	<b>Analyses</b> . . . . .	<b>35</b>
2.2.1	Caractériser un assemblage d'espèce : les moyennes pon- dérées de communautés . . . . .	35
2.2.2	La fenêtre glissante . . . . .	35

---



## Données

### De l'intérêt des sciences participatives

Tout au long de ma thèse, j'ai eu la chance (pour ne pas dire le privilège) de travailler sur des données issues d'un programme de science participative florissant. Les sciences participatives, aussi appelées science citoyennes, consistent en premier lieu en une participation de citoyens bénévoles dans la collecte de données destinées à être utilisées dans des projets de recherche. De part leur capacité à récolter un grand nombre de données sur de larges échelles spatiales et temporelles, les programmes de science participative augmentent l'envergure à laquelle la recherche peut être effectuée et autorise l'investigation de processus qui agissent aux échelles macro-écologiques comme aux échelles locales. Par conséquent, les données qui en sont issues sont au cœur de la recherche empirique en écologie des changements globaux, et ont notamment permis l'émergence de l'écoinformatique.

Mais ceci n'est qu'une facette des sciences citoyennes. Ces dernières permettent aussi de créer un lien fort entre science et société. Tout citoyen peut contribuer, par sa réflexion, ses connaissances, son temps ou son implication, à des projets scientifiques et ainsi collaborer avec le monde institutionnel de la recherche pour créer un nouveau savoir et une nouvelle culture scientifique. Tout en effectuant des activités à la fois intéressantes et utiles, ces chercheurs bénévoles acquièrent de nouvelles connaissances et compétences, ainsi qu'une meilleure compréhension du travail scientifique. Finalement, ces pratiques en réseaux, ouvertes et transdisciplinaires, améliorent les interactions science-société-politique et favorisent une recherche plus démocratique et plus ouverte. J'aime présenter ce fonctionnement comme un cercle vertueux (Figure 2.1). C'est particulièrement vrai pour les sciences naturalistes et la recherche en écologie des changements globaux qui sont, pour la première une des sciences les plus pratiquées par les amateurs à travers le monde, et pour l'autre un domaine de recherche intrinsèquement lié à des choix politiques et sociétaux.

### De la forêt, au savoir, à la société : un voyage de la donnée à travers science

L'article qui suit a été écrit pour le magazine *Billebaude* en collaboration avec Anne Demalleray, mais il n'a finalement jamais été publié. Dans le cadre de la recherche en écologie des changements globaux, cet article de vulgarisation s'attache à faire découvrir une des façons dont la connaissance scientifique se crée. Pour cela nous suivons un voyage de la donnée, à partir de sa création jusqu'à sa valorisation.

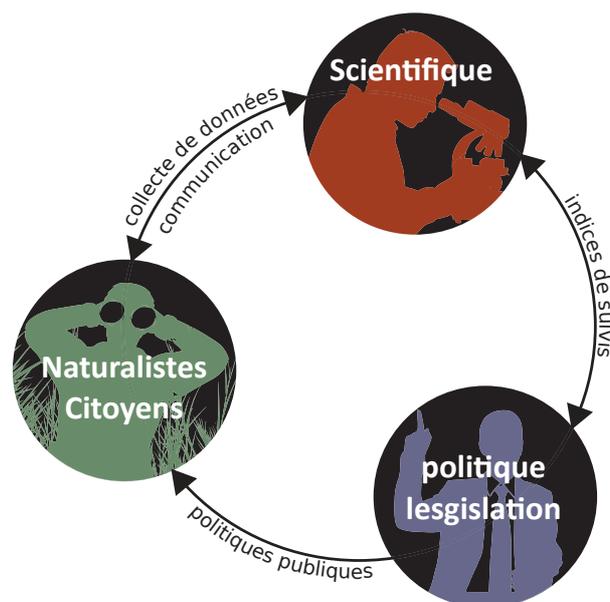


FIGURE 2.1 – Le cercle vertueux des sciences participatives relie naturalistes, chercheurs et décideurs politiques

# De la forêt, au savoir, à la société un voyage de la donnée à travers science

« Biodiversité : une espèce sur six menacée d'extinction par les changements climatiques » titre le Monde.fr le 3 mai 2015. Ce titre alarmant, qui reporte les résultats d'une étude américaine publiée dans la revue Science quelques jours plus tôt, sonne comme une mise en garde. Une lecture attentive de l'article nous révélera les conditions bien spécifiques sous lesquelles une telle catastrophe pourrait avoir lieu, mais aussi les incertitudes qui y sont associées. Pour le profane, il sera néanmoins difficile de saisir les tenants et aboutissants de l'étude rédigée en anglais scientifique avec un jargon particulièrement technique. Bien entendu le but de la presse non spécialisée n'est pas de s'étendre sur les détails de l'étude, mais bien de reporter son message principal. Au diable la paresse ! Essayons de comprendre comment peut-on affirmer « qu'une espèce sur six est menacée d'extinction à cause du changement climatique » !

Depuis plus de dix ans, la recherche scientifique a mis en évidence de nombreuses conséquences du changement climatique sur la biodiversité : déplacements d'aires de distribution des espèces, déplacements des dates de migration, désynchronisations des chaînes alimentaires ou encore redistribution spatiale et recomposition des communautés. Si certains éléments de la phrase précédente ne vous sont pas étrangers, c'est bien que les avancées de la recherche menée sur ces questions viennent nourrir la connaissance commune que nous entretenons tous. Néanmoins, la passerelle entre la sphère scientifique et le reste de la société reste difficile à franchir. Par manque de communication tout d'abord, puisque la place laissée à l'actualité scientifique dans les médias reste négligeable, mais aussi par manque de compréhension. Alors que les grandes avancées scientifiques sont relayées par la presse, on a rarement vu un article s'attarder sur le cheminement qui débouche sur la publication de tels résultats. Ainsi, la recherche scientifique apporte beaucoup de réponses, mais en soulève aussi un certain nombre.

Par quelle construction amène-t-on la nature à nous dévoiler ses secrets ? Comment « passe t-on » de l'observation à la publication en passant par la donnée, et la construction d'un résultat. La recherche scientifique ne « dévoile rien » mais une chaîne d'acteurs et de collaborations sont nécessaires à la construction d'une découverte scientifique. Chaque maillon intègre son savoir et ses connaissances comme ses approximations et sa subjectivité. Pourquoi ne pas partir sur le terrain, à travers France, et remonter la chaîne d'acteurs qui relie la nature au journal ? En voiture.

## Dans la Forêt



Aux alentours de 6 heures du matin, l'agitation est déjà palpable chez les oiseaux qui peuplent la forêt de chênes verts. Huppes, geais, fauvettes et passereaux en tout genre jouent de leur chant le plus mélodieux pour défendre leur territoire. Ce matin, leurs trilles ne tombent pas dans l'oreille d'un sourd, elles ont même un auditoire particulièrement intéressé. Oreille affûtée et mémoire mobilisée, l'ornithologue expérimenté va reconnaître une à une toutes les espèces qu'il pourra voir ou entendre dans les cinq minutes à venir. Sans exception, il notera scrupuleusement l'identité de tous les individus qu'il sera capable de détecter, avant de passer au point d'écoute suivant. C'est ici que tout commence : dès la première ligne remplie dans son carnet, le naturaliste vient de transformer une observation en « donnée ». Ce point d'écoute n'est que le premier de la matinée : il sera répété dans les divers habitats adjacents afin de pouvoir échantillonner de façon représentative les oiseaux qui habitent un paysage que l'ornithologue « créateur de données » va s'efforcer de parcourir.

Mais ce matin, notre ornithologue n'est pas le seul à s'être levé avant l'aube. De nombreux autres amateurs, partout en France, ont fait la même démarche. Sûrement un peu par plaisir, mais surtout parce qu'ils sont volontaires pour participer au suivi temporel des oiseaux communs (STOC) de France. C'est là que chaque ligne de données prend toute sa richesse. Depuis 1989, le printemps venu, plusieurs centaines de volontaires n'hésitent pas à donner de leur temps pour ce programme de suivi. C'est bien l'ensemble de ces efforts d'échantillonnage réalisés sur plus de deux mille sites et leur répétition dans le temps qui vont permettre de suivre les populations d'oiseaux sur de nombreuses années. Toutes ces informations, rigoureusement reportées dans les carnets des naturalistes selon un protocole bien précis, seront regroupées dans une « base de données » au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

# A paris, 55 rue Buffon

C'est au Centre de Recherches par le Bagueage des Populations d'Oiseaux (CRBPO), qui a mis en place et coordonne le programme STOC, que les données provenant de la France entière sont traitées. Malgré toute l'application des participants au programme, les erreurs de saisies sont inévitables. Avant qu'elles puissent être exploitées, un long travail de nettoyage devra être entrepris par l'équipe du Muséum en charge de cette tâche. Chaque année, les données de l'ensemble des volontaires devront être vérifiées, épurées, et organisées avant de nourrir encore un peu plus la base de données pré-existante. Mais les oiseaux ne sont pas les seuls à être scrupuleusement suivis à travers le pays. Depuis plusieurs années, le Muséum National d'Histoire Naturelle a mis en place de nombreux observatoires de la biodiversité. Ils s'appuient sur un réseau d'observateurs, spécialistes (comme pour le STOC) ou sur de simples curieux, qui suivent des protocoles plus ou moins contraignants et font eux aussi remonter leurs données jusqu'au Muséum. Oiseaux, papillons, plantes, chauve-souris ou libellules... de nombreux groupes taxonomiques bénéficient de ces programmes de sciences participatives.

Depuis le CRBPO, ces données sont redistribuées vers des organismes de recherche à travers toute la France pour être de nouveau décortiquées et utilisées par d'autres scientifiques. Elles permettront de mener des études précises afin de déchiffrer les réponses des espèces d'oiseaux aux changements climatiques par exemple.



## Dans le laboratoire

Après tous les efforts pour sortir de la forêt et nettoyer la base de données, comment quantifier la réponse de la biodiversité aux changements climatiques ? Cette question s'est imposée comme un des champs de recherches phares de l'écologie scientifique depuis une dizaine d'années. Mais ce champ de recherche ne se fait pas tout seul, il résulte de la construction de nouvelles méthodes d'analyse motivée à la fois par une nécessité politique que par une opportunité scientifique. D'une part les décideurs veulent pouvoir construire un récit légitime sur le futur de la biodiversité et les conséquences des changements en cours. D'autre part, un réchauffement climatique est une opportunité sans précédent pour les scientifiques d'étudier, d'un point de vue théorique, l'effet d'un changement environnemental à grande échelle sur les écosystèmes. On comprend ainsi rapidement l'intérêt de mettre en place des suivis de grande envergure : la variabilité du vivant est telle qu'il est nécessaire de décrire et quantifier les effets du changement climatique sur un grand nombre d'espèces et sur les échelles spatiales et temporelles les plus grandes / importantes ? possibles.

Une de ces méthodes consiste à modéliser l'aire de distribution d'une espèce en particulier. Les espèces ne sont pas réparties de façon aléatoire sur notre planète, mais leur distribution est façonnée par un grand nombre de facteurs biologiques et environnementaux. Parmi eux, le climat est déterminant. Ainsi, en reliant les variations de l'abondance d'une certaine espèce dans l'espace et dans le temps aux variations climatiques grâce à des modèles statistiques, il est possible de prédire comment l'abondance de l'espèce en question et sa distribution dans l'espace seront affectées par les changements climatiques à venir. La base de données récoltée par nos ornithologues constitue ainsi une source d'information capitale. Avec ces informations précises et répétées, il est désormais possible de quantifier la réponse des oiseaux aux changements climatiques. Attention toutefois ! De telles approches sont dites corrélatives, ce qui signifie qu'elles ne font que mettre en relation des observations, sans pouvoir expliquer les mécanismes qui les sous-tendent. Ainsi, leur capacité à « prédire » la réponse des espèces dans le futur avec fiabilité reste discutable. On comprendra par exemple aisément que si seul l'effet du climat est pris en compte alors on risque de passer à côté d'autres facteurs déterminants comme l'interaction entre les espèces ( qui mange qui ?, qui profite ou nuit à qui?).

# Pour le journal

« des nains sur des épaules de géants », voilà ce que l'on découvre en entrant dans le laboratoire. La science ne s'est jamais séparée de cette métaphore, et il est vrai que toute avancée technique ou scientifique ne fait qu'ajouter un minuscule caillou en haut de la montagne de connaissances sur laquelle elle repose. Afin que tous puissent bâtir sur la même montagne, le fonctionnement de la recherche scientifique est basé sur des normes, des institutions et une certaine communication. Dans ce système, la publication d'un article dans une revue scientifique est érigée en Graal suprême et la valorisation d'une étude ne peut s'y soustraire. Même la réputation d'un chercheur est estimée à partir du nombre de ses publications, et du nombre de fois ou d'autres publications citent ses articles. Et si la publication dans une revue spécialisée est la condition sine qua non à la reconnaissance d'une étude, elle est aussi un réel chemin de croix. La rédaction de l'article elle-même obéit à d'immuables canons qui ne laissent aucune place à la fantaisie : introduction, matériels et méthodes, résultats puis discussion, le tout dans un anglais scientifique rigoureux. Après la rédaction, qui nécessite de nombreux échanges entre chercheurs, vient le moment de la soumission de l'article à un journal scientifique. Il est alors primordial pour le chercheur de bien choisir la revue dans laquelle il soumettra son article, qui doit correspondre à une ligne éditoriale bien précise. Mais toutes les revues ne se valent pas ! Là aussi, une métrique vient classer les journaux en fonction du nombre de citations de leurs articles. Publier dans une « bonne » revue, c'est s'assurer qu'on sera lu par un grand nombre de chercheurs. Ainsi plus les journaux sont considérés comme importants, plus leur niveau d'exigence est élevé. Et c'est là que tout se complique. Pour juger d'un article, l'éditeur devra tout d'abord juger d'un rapide coup d'œil si le manuscrit soumis se conforme à la ligne éditoriale de la revue, puis s'il trouve que les résultats présentés sont suffisamment intéressants et nouveaux pour être publiés. Si c'est le cas, il choisira alors trois ou quatre autres scientifiques spécialistes du domaine pour se pencher en détail sur l'article soumis, et récolter leur avis et critiques sur l'étude. Si elle est jugée convaincante, souvent après de nombreuses modifications demandées par les pairs, elle pourra enfin être acceptée pour publication. En principe, ce système d'évaluation par les pairs, le « peer-review », assure une certaine fiabilité des travaux publiés. Cependant, des failles existent et bien qu'elles soient aujourd'hui connues, des résultats erronés mais aussi des articles totalement absurdes peuvent être publiés. Ces derniers cas restent heureusement minoritaires et sont le plus souvent sans réelles conséquences.

De la donnée à la publication, l'étude scientifique est un travail de longue haleine, qui prend souvent plusieurs mois, voire plusieurs années. Mais la part des travaux qui parviendront à quitter la sphère scientifique pour être partagé par les médias grands publics est minime. Seules les avancées les plus importantes ou les plus sensationnelles, seront relayées dans la presse. Mais attention ! Les articles de vulgarisation restent des résumés des articles originaux : ils traduisent, synthétisent, résument, et simplifient la science pour la rendre accessible à un plus large public. Pourtant, la simplification à outrance et le sensationnalisme tant prisés des grands quotidiens ne servent pas toujours l'intérêt du message scientifique. Malgré leur légitimité et leur nécessité, trop d'articles se font tapageurs, et contribuent parfois à une mésinformation de la société. Notre voyage le long de la construction du résultat nous montre que la pratique de la science est une chaîne de construction complexe, qui ne peut être séparée de la politique, des convictions et des valeurs portées par ses membres. On se rend compte que l'objectivité, érigée comme un des fondements de la science, se comprend mieux comme la recherche d'un récit acceptable par tous. Ce récit est obtenu grâce à des méthodes d'objectivation mais ne décrit pas une réalité absolue et indépendante de nos représentations qui se transforment et se croisent à chaque maillon. La volonté politique à l'origine du programme de science participative permettant de récolter les données, le partage de ces éléments avec certains chercheurs, les questions auxquelles elles permettront de répondre et le choix des médias de relayer ou non certains résultats au grand public sont des étapes qui participent, autant que la découverte proprement dite du chercheur, à bâtir ce récit. Étrangement, l'image du savant solitaire, cheveux hirsutes et blouse froissée, maniant tubes à essais ou encore retranché au milieu de tableaux noirs blanchis de craie reste de mise. En réalité, la recherche scientifique est bien différente : c'est un projet de collaboration et d'échange entre les phénomènes et les humains qui se veut à la fois destructeur et constructeur de connaissances.

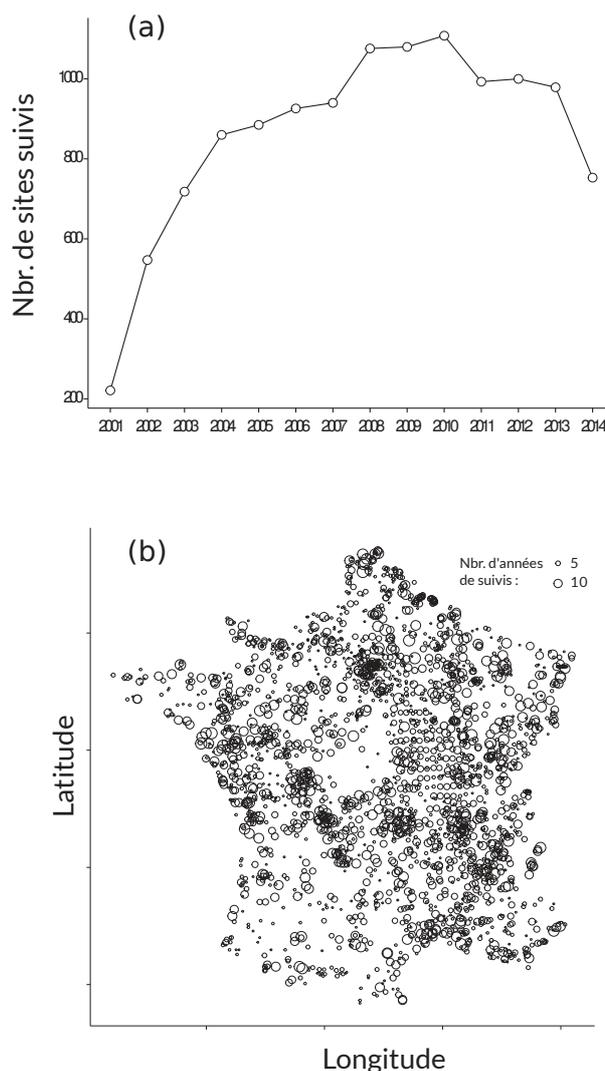
## De retour vers la société

## Données de suivi des oiseaux nicheurs

La majeure partie des données utilisées dans les différents projets structurant ma thèse reposent sur l'analyse des données issues de sciences participatives, et le plus souvent du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC). Le STOC est un programme de science participative initié en 1989 et coordonné par Frédéric Jiguet au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Ce programme a pour objectif le suivi spatial et temporel de l'abondance des populations d'oiseaux communs en France. Il a été pensé comme une méthode de production d'indices de la dynamique de l'abondance de différentes espèces d'oiseaux communs. Ces données standardisées sont donc indispensables à la mise en place stratégies de protection de la nature, mais peuvent aussi être mobilisées pour répondre à un grand nombre de questions scientifiques théoriques ou appliquées.

En pratique, un observateur désirant participer au programme se voit attribuer un carré par de  $2 \times 2$  km dans les 10 km autour d'un lieu de son choix, ainsi que d'un carré de remplacement au cas où le premier carré serait inaccessible. À l'intérieur de ce carré, l'observateur répartit 10 points de comptage de manière homogène et proportionnellement aux habitats présents, sur lesquels il effectue deux relevés de 5 minutes chaque printemps, espacés d'au moins 4 semaines d'intervalle, avant et après la date charnière du 8 mai. Tous les oiseaux vus et entendus sont notés, et un relevé de l'habitat est également effectué selon un code utilisé dans d'autres pays européens et adapté pour la France. Les relevés oiseaux et habitat sont réitérés chaque année par le même observateur, aux mêmes points et aux mêmes dates, si les conditions météorologiques sont favorables.

Le réseau national fonctionne sur la base de coordinations locales qui assurent une liaison entre la coordination nationale et les observateurs. Il faut noter que lors de son début en 1989, les sites suivis étaient choisis par les observateurs, ce qui pouvait amener un biais en faveur des zones préférées par les volontaires. En 2001, le programme a été modifié,



**FIGURE 2.2** – (a) Nombre de sites STOC suivis par année, entre 2001 et 2014. (b) Distribution spatiale des sites STOC suivis entre 2001 et 2014. La taille des cercles est proportionnelle au nombre d'années de suivi de chaque site.

et l'attribution des carrés se fait par un tirage au sort qui assure une bonne représentativité des paysages suivis (zones urbaines, milieux agricoles, forêts). Plus de détails sur le protocole de comptage peuvent être trouvés en annexe<sup>1</sup> ([Chapitre E](#)). La refonte du protocole et l'animation du réseau insufflée en 2001 par Frédéric Jiguet a permis au réseau d'observateurs de fortement se mobiliser depuis cette date, en atteignant plus de 1000 sites suivis en 2010 ([Figure 2.2](#)).

Une des particularités du STOC tient dans la répartition dense et homogène des sites d'échantillonnage sur le territoire en comparaison à d'autres suivi

1. NB : le document original est écrit avec la typographie Comic sans MS

comme le North American Breeding Bird Survey. Cette distribution nous a notamment permis d'estimer des dynamiques temporelles à l'échelle locale sur l'ensemble du territoire, chose rarement possible avec d'autres programmes de suivi de la biodiversité.



FIGURE 2.3 – Extrait du blog l'Avventura. Quel Animal êtes vous? <http://lavventura.blog.lemonde.fr/2015/04/20/quel-animal-etes-vous/>

## Données climatiques

Les données climatiques à l'échelle locale sont issues du système d'analyse SAFRAN, qui étudie huit paramètres météorologiques au pas de temps horaire : le vent à 10 mètres, la température de l'air et l'humidité relative à 2 mètres, la nébulosité, les rayonnements solaires visibles et infrarouges, ainsi que les précipitations liquides et solides. Ce système d'analyse s'appuie sur l'ensemble des observations disponibles du réseau d'observations français (BDCLIM) ainsi que sur les analyses de modèles atmosphériques (i.e Arpège). Il a pour particularité de produire des analyses sur des zones climatiques homogènes qui prennent en compte l'altitude (résolution verticale de 300 mètres), puis de les interpoler sur une grille régulière de 8×8km (8585 mailles). Ce système d'analyse a été récemment validé (Quintana-Seguí, 2008). Cette étude a permis de confirmer sa pertinence en matière d'analyse climatique, particulièrement pour les précipitations et la température de l'air. Lors de nos travaux, nous avons plus spécifiquement utilisé les données de température moyennes mensuelles ainsi que les précipitations solides et liquides cumulées pour chaque mois. Afin de faire correspondre la grille SAFRAN (8×8km) avec la grille STOC (2×2km), nous avons assigné à chaque carré STOC la maille SAFRAN la plus proche.

## Données d'habitat

Comme nous le verrons plus tard, certains projets de ma thèse analysent l'effet de la composition et de la structure des habitats sur la capacité des oiseaux à répondre aux variations de températures. Afin de pouvoir estimer ces métriques, nous avons utilisé les données géographiques issues du programme CORINE Land Cover (Co-ORDinated INformation on the Environment, EEA, 2010). Ce programme a été créé par la Communauté européenne (CE) comme un moyen de compiler des informations environnementales de manière standardisée et comparable à travers l'Europe. La première version couvrait l'année de référence 1990, puis des versions ultérieures couvrant les années 2000, 2006 et 2012 ont été mises à disposition. Elle revêt un intérêt particulier pour les études en écologie puisqu'elle privilégie l'occupation biophysique du sol à son utilisation et classe la

nature des objets (cultures, forêts, surfaces en eau...) plutôt que leur fonction socio-économique. Cette distinction est réalisée à partir d'images satellites (i.e Landsat, SPOT) par photo interprétation humaine. Grâce à ces particularités, CORINE est par ailleurs devenue une source de données clé pour informer la politique et la planification environnementale au niveau national et européen.

## Analyses

### Caractériser un assemblage d'espèce : les moyennes pondérées de communautés

Comme nous l'avons vu précédemment, un des grands défi lancé aux écologues est de discerner l'impact des différentes facettes des changements globaux. En écologie des communautés, cette quête a rapidement conduit au développement de plusieurs approches prometteuses. Celles-ci reposent sur l'estimation des variations spatio-temporelles de moyennes pondérées de communautés (*Community Weighted Mean*, CWM). Ces CWM mesurent directement la variation de l'abondance relative des espèces en regard d'un trait d'intérêt bien précis (Lepš et al., 2011). Grâce à l'utilisation de traits reliés à une sensibilité spécifique de l'espèce à une pression donnée, les CWMs fournissent des indices spécifiquement construits pour suivre les changements dans la composition des communautés essentiellement induites par certains aspects des changements globaux.

Un CWM est la moyenne de la distribution locale d'un trait dans une communauté. Considérant une communauté de  $N$  individus et  $R$  espèces, avec  $p_i$  l'abondance relative des espèces  $i$  et  $t_i$  la valeur moyenne du trait d'une espèce  $i$ , le CWM est défini comme :

$$CWM = \sum_{i=1}^R p_i t_i \quad (2.1)$$

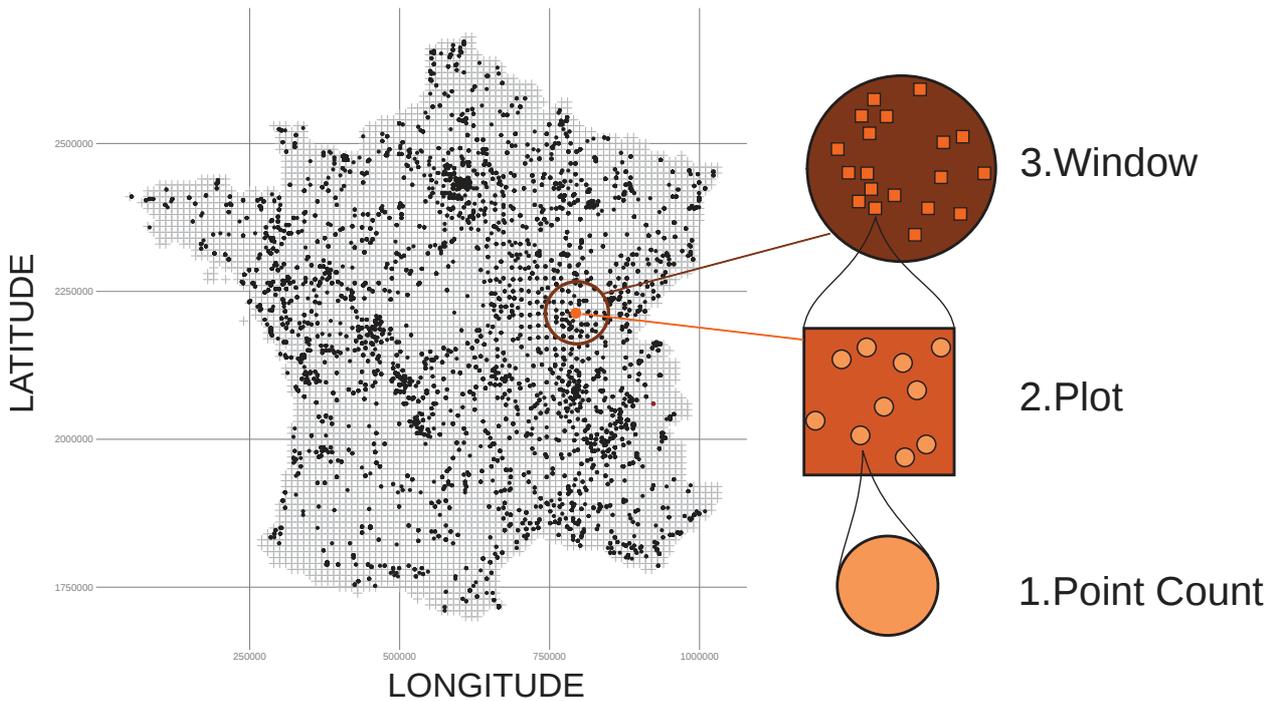
Les CWMs sont des paramètres fonctionnels de la communauté (à savoir des indicateurs agrégés à

partir de l'information au niveau de la population, tel que défini dans Violle et al. (2007). Ils peuvent être considérés comme la statistique la plus simple pour décrire le milieu d'interaction, définie comme le pool de stratégies locales concomitantes dans un assemblage donné (McGill et al., 2006). Lors de ma thèse, j'ai eu l'occasion d'utiliser ce type de métrique afin de mesurer l'impact de certains changements environnementaux sur les communautés d'oiseaux tels que le changement d'utilisation des terres (CSI, Devictor et al., 2008c). Le CTI (Section 1.3.2) est un CWM particulier qui nous renseigne sur la valeur moyenne d'un trait appelé Indice thermique Spécifique (STI) au sein d'une communauté et reflète l'abondance relative des espèces adaptées au climat chaud (ie, ceux qui ont un haut STI) ou froid (ceux qui faible STI).

### La fenêtre glissante

L'analyse en fenêtre glissante a été particulièrement utilisée lors des projets présentés dans ce mémoire. Comme nous le verrons plus tard de nombreux projets de cette thèse nécessitaient de « territorialiser » des tendances temporelles afin de prendre en compte la variabilité locale des changements climatiques et de leurs conséquences sur les oiseaux. Estimer avec pertinence et précisions des variations temporelles d'une métrique quelconque nécessite toutefois une certaine quantité de données, trop souvent indisponible à de très petites échelles spatiales. Par exemple, la durée de suivi d'un site STOC est variable (en moyenne 5 années consécutives, Figure 2.2) et la stochasticité environnementale et démographique ajoutée aux variations d'échantillonnage peuvent grandement bruite les mesures. Afin d'estimer des tendances temporelles climatiques ou biologiques tout en palliant à cette variabilité intrinsèque au modèle d'étude et au programme de suivi, j'ai repris et développé une approche de fenêtre glissante (Devictor et al., 2010b).

Le principe est de calculer la tendance temporelle d'une métrique donnée dans une fenêtre spatiale centrée sur un site particulier. Le but est d'inclure



**FIGURE 2.4** – Échelle de définition des données. Les oiseaux sont échantillonnés par des points d'écoute selon un protocole standardisé. Dix points d'écoute sont réalisés dans chaque carré de  $2 \times 2$  km. Les tendances temporelles locales sont calculées dans une fenêtre glissante de 80 km de rayon contenant au moins 20 sites.

suffisamment de sites suivis pendant suffisamment d'années dans cette fenêtre pour permettre une estimation fiable de la tendance sur la période d'étude. La tendance estimée est ensuite attribuée au site sur laquelle la fenêtre est centrée. Le même processus est ensuite répété pour chaque site. Cette approche est un moyen simple pour résumer les tendances locales issues des dynamiques régionales (Gaucherel, 2007, Gaucherel et al., 2008).

Dans les faits, chaque site de suivi est consécutivement défini comme le centre d'un cercle de rayon donné (ici 80 km) qui doit au moins 20 sites (Figure 2.4). Il faut cependant noter deux éléments importants induits par l'utilisation de cette méthode.

Premièrement, le rayon du cercle ainsi que le nombre de sites dans chaque fenêtre résulte d'un compromis entre une résolution spatiale suffisamment fine et un nombre de fenêtres suffisamment élevé pour couvrir la zone d'étude. Cependant, il est important de s'assurer que ce choix n'affecte pas les résultats obtenus, c'est pourquoi nous avons ainsi réalisé des contre-analyses en faisant varier la taille de la fenêtre glissante (Chapitre 2). Deuxièmement, les tendances temporelles ne sont pas estimées avec

une taille d'échantillon constant puisque le nombre de sites pris en compte dans chaque fenêtre dépend de leur densité de répartition spatiale. Cette variabilité est prise en compte dans les analyses subséquentes en pondérant les estimations de chaque fenêtre par le nombre d'observations sur lesquelles elles sont basées. De plus, pour s'assurer de cette variation d'échantillonnage n'a pas d'effet qualitatif sur nos résultats, nous réalisons systématiquement une contre-analyse en fixant le nombre de sites par un échantillonnage aléatoire de 20 sites dans chaque fenêtre. D'une manière générale, les résultats issus de cette contre-analyse sont qualitativement identiques mais logiquement plus bruités en raison de l'impact de la stochasticité sur des échantillons réduits.





## CHAPITRE 3

### Dans l'espace. Changement global ou variations locales ?

---

Les effets des activités anthropiques sur la biodiversité ne sont pas uniformes, mais varient fortement à travers les échelles spatiales. Alors que les réponses globales sont maintenant bien documentées, les conséquences de l'influence humaine aux échelles locales semblent bien plus variables et bien moins prédictibles. Elles sont pourtant cruciales. D'une part, le lien entre les variations de la diversité et le fonctionnement des écosystèmes y est prépondérant ; d'autre part c'est à l'échelle des habitats et des paysages que nos actions de conservation de la nature peuvent être menées pour enrayer les effets néfastes des activités anthropiques. Concernant le changement climatique, un grand nombre de réponses ont été documentées soit aux échelles macroécologique, soit aux échelles locales. Seulement, une étape *sinequanone* à la compréhension des réponses de la biodiversité au changement climatique est de déterminer comment les processus locaux façonnent les patrons de réponse aux échelles macroécologiques. D'une manière générale, je pense qu'une meilleure compréhension de la variation des réponses de la biodiversité et de ses déterminants à travers l'espace est cruciale. Elle devrait, en principe, aider à concentrer nos stratégies de conservation vers les processus menaçant la diversité aux échelles les plus susceptibles de fournir les résultats souhaités.

Dans cette première partie, j'ai cherché à estimer et prendre en compte l'hétérogénéité spatiale de la réponse locale des communautés d'oiseaux au changement climatique. À travers la "re-localisation" des réponses et des pressions qui les façonnent, j'ai (1) abordé les conséquences locales d'une reconfiguration thermique des assemblages d'oiseaux et (2) testé la capacité du réseau d'aires protégées à faciliter la réponse de l'avifaune. Enfin, (3) j'ai poussé l'étude des réponses locale en étudiant le déplacement thermique des communautés afin d'estimer localement le retard spatial que peuvent accumuler les oiseaux, et tester l'effet des caractéristiques du paysage sur cette dette climatique.



## La spatialisation de la réponse thermique des communautés d'oiseaux révèle ses conséquences fonctionnelles.

### Pourquoi ?

La congruence spatiale entre les changements climatiques et leurs conséquences sur la composition des assemblages d'espèces ont rarement été étudiées à de fines échelles spatiales et sur de grandes surfaces. La plupart des études ont en effet assimilé le changement climatique et ses effets à une augmentation globale et uniforme de la température tout en omettant sa variabilité spatiale. Nous avons pourtant vu que les impacts des changements globaux sont le résultat de réponses individuelles, démographiques ou communautaires à des variations des conditions climatiques qui sont particulièrement hétérogènes aux niveaux régional et local (Ackerly et al., 2010). Par conséquent, le lien entre la distribution spatiale des variations de température et celle des réponses des dynamiques des populations ou des communautés est encore incertain à l'échelle locale (Walther et al., 2002). Dans ce projet de recherche, j'ai donc étudié la réponse du CTI aux variations de températures à différentes échelles (nationale, régionale, locale) sur une période de 12 ans.

En parallèle à la perte d'espèces au niveau global, l'homogénéisation biotique est une des grandes conséquences des changements globaux sur la biodiversité à toutes les échelles spatiales (Section 1.1). En effet, plusieurs études ont montré que les assemblages d'espèces comprenaient de plus en plus d'espèces généralistes et de moins en moins d'espèces spécialistes en habitat (Clavel et al., 2011, Le Viol et al., 2012, Monnet et al., 2014). Cette réponse bien documentée laisse cependant un grand nombre de questions sans réponse, car certains aspects importants de l'effet des changements globaux sur les assemblages d'espèces restent peu compris (Brook et al., 2008). Une des inconnues

### 3.1. Spatialisation de la réponse thermique et conséquences fonctionnelles

majeures réside dans l'importance des différents aspects des changements globaux (climatiques, espèces invasives, changement d'utilisation des terres) dans la crise de la biodiversité. Par exemple, on ne sait pas dans quelle mesure la perte des espèces spécialistes au profit des généralistes est due au changement d'utilisation des terres, ou si elle est influencée par les variations climatiques (Davey et al., 2012). Comme je l'ai précédemment évoqué, je pense que le manque de considération des interactions et des interdépendances des différentes échelles dans l'espace affecte notre capacité à identifier les déterminants et les conséquences du changement climatique à l'échelle locale. Grâce à notre analyse en fenêtre glissante (Section 2.2), j'ai ici cherché à estimer la distribution spatiale des changements temporels à l'échelle locale. Cette approche nous a permis de confronter un grand nombre de dynamiques locales contrastées, et par conséquent de tester plus rigoureusement le lien entre la réponse des oiseaux au climat et ses conséquences sur le processus d'homogénéisation biotique.

J'ai principalement abordé les deux questions suivantes :

(1) *Est-ce que les tendances temporelles du CTI et du climat sont reliées à travers les échelles spatiales ?*

Plusieurs études suggèrent que le CTI est efficace pour mesurer la recomposition des communautés induite par le climat à différentes échelles. On s'attend à ce que la dynamique du CTI soit une réponse fine de la communauté à des variations climatiques locales. On devrait par conséquent observer des structures spatiales hétérogènes mais étroitement concomitantes aux différentes échelles.

(2) *Dans quelle mesure les réponses locales des communautés induites par le climat (variation du CTI) sont liées à l'homogénéisation biotique ?*

Le changement climatique affecte différemment la dynamique des espèces en fonction de traits spécifiques tels que la taille de sa niche ou ses capacités de

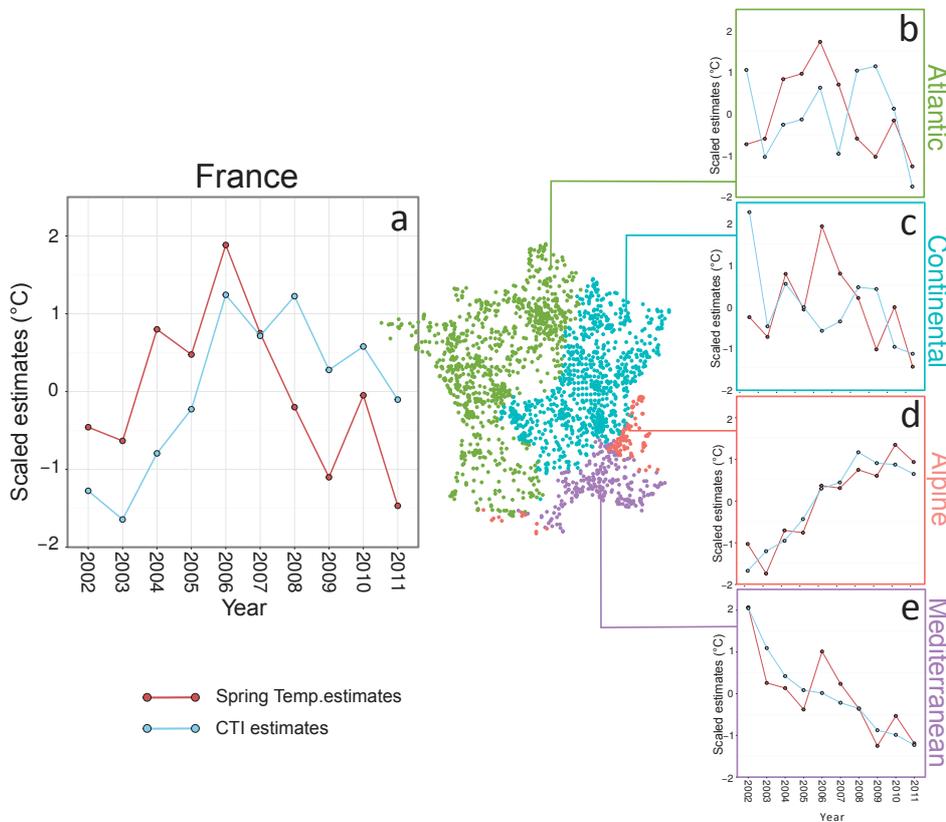
dispersion (Jiguet et al., 2007, Pöyry et al., 2009). Au-delà de l'ajustement de l'abondance relative des espèces en fonction de leur préférence climatique, les variations du climat pourraient appliquer des filtres supplémentaires dans le processus d'assemblage des communautés. On s'attend plus spécifiquement à une diminution de la proportion relative des espèces spécialistes en habitat et/ou fonctionnellement originales<sup>1</sup> au sein des communautés résultant de leur réponse locale aux variations de température (Davey et al., 2012).

### Comment ?

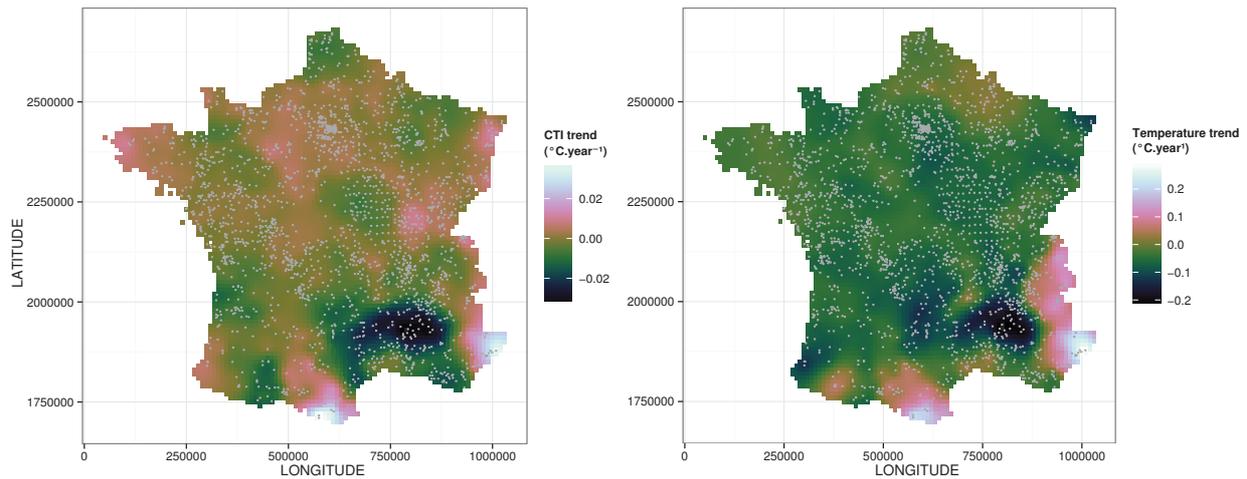
Afin de tester ces prédictions, j'ai utilisé les données issues du STOC couplées aux données climatiques SAFRAN (Section 2.1). Pour chaque couple site-année, j'ai calculé la température et les précipitations printanières ainsi que le CTI des communautés d'oiseaux locales (Section 1.4, Section 2.2). J'ai ensuite estimé leurs variations temporelles à l'échelle

nationale, à l'échelle du domaine biogéographique et à l'échelle locale entre 2001 et 2012. Afin de répondre à la question (1), j'ai confronté, pour chaque échelle spatiale, les variations temporelles du CTI et de la température printanière grâce à des modèles statistiques prenant en compte les possibles sources de biais inhérentes à notre analyse (effet du site, effet du domaine biogéographique, autocorrélation spatiale et temporelle). Pour répondre à la question (2), j'ai estimé la variation temporelle locale de deux autres CWMs (Section 2.2) basés sur deux traits qui décrivent l'ampleur de la niche écologique des espèces selon deux visions de la niche (Section 1.2) : la spécialisation en habitat qui nous renseigne sur la taille de la niche Grinellienne (*Community Specialization Index* Julliard et al., 2006, CSI), et l'originalité fonctionnelle qui nous renseigne sur la spécialisation Eltonienne (*Community Functional Index* Godet et al., 2015, CFI) des espèces. Nous avons enfin testé le lien entre les variations temporelles locales du CTI et celles du CSI puis du CFI.

1. i.e qui portent des valeurs de traits peu communes



**FIGURE 3.1** – Estimations annuelles du CTI (lignes bleues) et de la température printanière (lignes rouges) à l'échelle nationale (a, un panneau gris), et pour les domaines biogéographiques Atlantique (b, panneau vert), Continental (c, panneau bleu), Alpin (d, panneau rouge) et Méditerranéen (e, panneau violet). «Scaled Estimates» se réfèrent aux valeurs annuelles centrées réduites du CTI et de la température printanière estimées par un modèle statistique prenant en compte les structures d'autocorrélation spatiale et temporelle des données.



**FIGURE 3.2** – Interpolations spatiales des tendances locales de la température printanière (à gauche) et du CTI (à droite). Chaque point représente le centre d’une fenêtre. Du sombre au clair, les couleurs indiquent la valeur du changement (négatif vers positif).

### Quels résultats ?

À l’échelle nationale, nous n’avons pas observé de tendance linéaire marquée de la température ou du CTI sur la période considérée (2001 à 2012). Les variations spécifiques des différentes zones biogéographiques françaises ont quant à elles montré des tendances qualitativement contrastées (i.e augmentation forte dans le domaine alpin, alors que ces tendances diminuent fortement dans la région méditerranéenne, Figure 3.1).

À l’échelle locale, les fluctuations de températures et les dynamiques de communautés se sont révélées très variables mais finement congruentes dans l’espace (Figure 3.2). Cependant, des analyses plus poussées nous ont permis de montrer que la réponse des communautés aux variations de température était non-linéaire. En effet, le CTI ne semblait pas montrer de réponse jusqu’à un certain seuil dans l’intensité des variations thermiques ( $0,05^{\circ}\text{C}\cdot\text{an}^{-1}$ ), au-dessus duquel un changement de composition communautaire fort était systématiquement observé.

On peut tirer deux conclusions de ces premiers résultats. Tout d’abord, la corrélation frappante entre les variations locales à court terme du CTI et de la température montre que l’avifaune répond aux variations de température au niveau local, et que l’indicateur utilisé (CTI) est pertinent et suffisamment sensible pour mesurer l’impact du changement

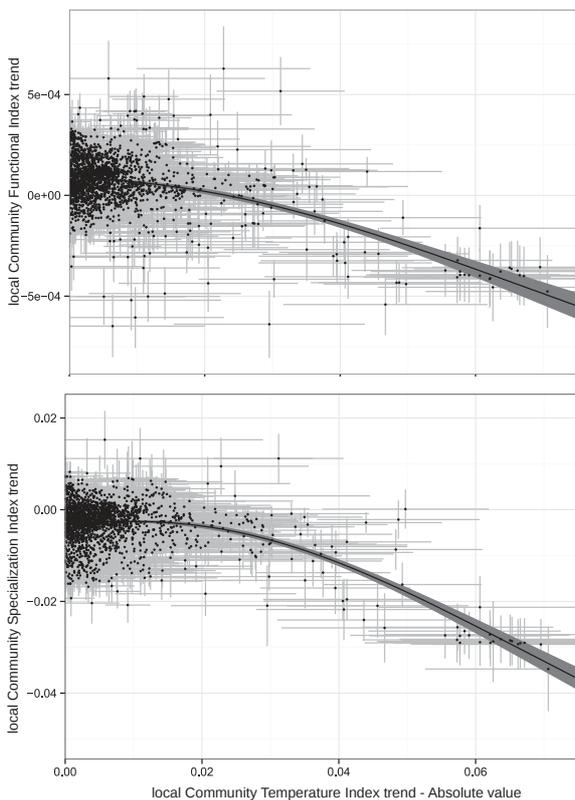
climatique sur les oiseaux. Il semble donc que les tendances observées aux échelles supérieures (Devictor et al., 2012) résultent en grande partie de processus locaux déterminés par les variations locales de la température. La forte corrélation locale observée entre les variations temporelles du CTI et de la température printanière permet aussi d’écarter certaines critiques à son encontre.

Comme nous l’avons vu dans l’introduction (Section 1.3.2), le CTI pourrait être confondu avec d’autres gradients environnementaux que la température (Clavero et al., 2011). Il est ici peu probable que des gradients d’urbanisation ou d’agriculture soient à l’origine des variations du CTI observées, tant elles sont congruentes avec celles de la température. Néanmoins, cela ne signifie pas que dans certains cas les changements d’habitats n’affectent pas le CTI, comme dans le sud-ouest du pays où la variation du CTI ne correspond pas du tout à la variation de température (Figure 3.2).

De plus, la relation non-linéaire que nous avons documentée suggère que la dynamique de population des oiseaux n’est pas graduellement affectée par les variations de températures. Lorsque ces dernières sont faibles, elles ne semblent pas déclencher de réponse mesurable dans l’abondance relative des espèces. Le fait que la diffusion de l’impact des variations de températures dans les différents niveaux d’organisation ne soit pas monotone (Section 1.4) pourrait expliquer ce résultat. Avant de voir leurs

populations affectées, les oiseaux semblent pouvoir « résister » aux variations de température par différents moyens tels que le déplacement de leur phénologie, des changements de leur physiologie voire des adaptations comportementales et évolutives. Ainsi, les oiseaux n'auraient pas forcément besoin d'ajuster leur distribution dans l'espace lorsque les variations de températures restent faible.

Alors que le retard du CTI par rapport aux changements de température a été précédemment interprété comme une saturation de la réponse spatiale (les oiseaux ne parviennent pas suffisamment vite à suivre le changement climatique, nos résultats permettent de reconsidérer cette interprétation. Il est en effet possible que le retard documenté soit -tout du moins en partie- dû à une certaine résistance des oiseaux aux faibles changements de température.



**FIGURE 3.3** – Relation entre les tendances temporelles locales calculées dans chacune des 2102 fenêtre de 85 km de rayon) du CTI (axe Y) et de la température (axe X). Les points représentent les estimations du changement (coefficient de pente), les lignes horizontales et verticales indiquent les erreurs standard associées à ces estimations.

Nos résultats ont aussi montré que la réponse thermique des communautés était liée à une diminution significative de l'abondance relative des spécialistes en habitat et des espèces fonctionnellement

originales (Figure 3.4). Lors de la recombinaison thermique des communautés (variations du CTI) déclenchée par des variations substantielles de la température, les communautés sont enrichies en espèces généralistes en habitat et fonctionnellement communes au détriment des espèces plus spécialistes et originales.

Il semble que ces résultats reflètent l'interaction entre plusieurs aspects du processus d'homogénéisation biotique. Alors que la perte d'espèces généralistes a souvent été associée au changement d'utilisation des terres, peu d'études ont tenté de l'expliquer par les variations du climat. Nous avons ici montré que les variations de température pourraient imposer un filtre environnemental supplémentaire sur les espèces en fonction de leur spécialisation. Alors que l'effet du changement climatique sur l'homogénéisation taxonomique des communautés avait précédemment été mis en évidence par Davey et al. (2012) à l'échelle nationale, nos résultats confirment que le changement climatique contribue à l'homogénéisation fonctionnelle des communautés, et que ces processus sont -en partie- déterminés à l'échelle locale.

De manière générale, notre étude suggère que les réponses des communautés et des écosystèmes au CC sont susceptibles d'être mieux expliquées par les variations spatiales locales que par les tendances moyennes mondiales ou nationales. Par conséquent, naviguer entre les échelles spatiales peut nous éclairer sur les processus mis en jeu dans les réponses et les conséquences des changements climatiques sur la biodiversité.

**Article original : Gaüzère et al. (2015)**

**Gaüzère P., Jiguet F., and Devictor V. (2015).** Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences. *Global Change Biology*, 21(9) :3367-3378.

Voir [Section B.3](#)

### 3.2. Les aires protégées tamponnent l'impact du changement climatique sur les oiseaux.

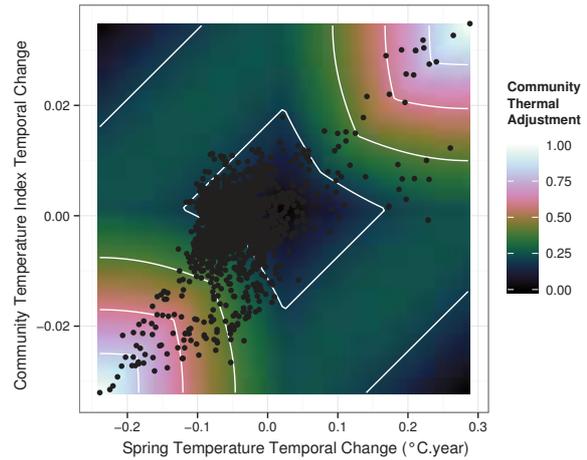
## Les aires protégées tamponnent l'impact du changement climatique sur les oiseaux.

### Pourquoi ?

Les aires protégées (PA) sont la base de nos stratégies de conservation de la nature. Elles jouent par conséquent un rôle clé dans l'atténuation des pressions anthropiques sur la biodiversité (Rodrigues et al., 2004, Coetzee et al., 2014). Alors que le changement climatique moderne perturbe la distribution géographique des conditions climatiques locales (Section 1.2, Section 2.1) et oblige les espèces à déplacer leur aire de répartition, (Thomas and Lennon, 1999, Parmesan and Yohe, 2003, Section 1.3), les PA sont par définition fixes et délimitées dans l'espace. Les déplacements d'aires de distributions induits par le changement climatique pourraient par conséquent chasser les populations protégées en dehors des aires de conservation (Araújo et al., 2011). Le cas échéant, les populations concernées seraient exposées à des menaces supplémentaires (Hannah and Midgley, 2007, Coetzee, 2009, Hole et al., 2009), ce qui mettrait nos stratégies de conservation en échec.

Cependant, on peut considérer cette question autrement. On sait aussi que les écosystèmes protégés sont plus résistants aux changements climatiques que ceux endommagés par des perturbations humaines (Srivastava and Vellend, 2005, Malhi et al., 2008), et que les PA promeuvent les événements de colonisation depuis et vers les zones non protégées (Thomas et al., 2012). Dans cette optique, nos aires protégées pourraient jouer un rôle important pour limiter les impacts négatifs du CC sur la biodiversité, et garderaient donc leur utilité.

Cette question est très débattue au sein de la communauté scientifique : dans un contexte de changement climatique, les PA sont-elles vouées à l'inutilité, ou restent-elles un outil indispensable pour la conservation de la biodiversité ? C'est une question cruciale pour la biogéographie de la conservation (Whittaker et al., 2005) puisqu'elle devrait définir



**FIGURE 3.4** – Changement temporel du CTI (axe y) par rapport à la variation temporelle de la température printanière moyenne (axe x). Comme dans la figure 3.3, les points noirs représentent le coefficient de pente de la tendance temporelle linéaire calculée sur la période 2001-2012. La couleur de fond représente la répartition des valeurs de l'indice d'Ajustement Thermique des Communautés (CTA) en fonction des changements temporels du CTI et de la température; du sombre vers le clair pour l'augmentation des valeurs de CTA.

l'avenir de nos stratégies de protection de la nature. Or, la capacité des aires protégées à atténuer les effets du changement climatique sur la biodiversité a rarement été testée (Mawdsley et al., 2009). Je me suis par conséquent intéressé à ce sujet, en posant les trois questions suivantes :

(1) *Est-ce que l'ajustement thermique des communautés d'oiseaux est lié à la proportion d'aires protégées dans une zone donnée ?*

Comme dit plus haut, il a été montré que les PA pourraient faciliter la réponse spatiale des oiseaux et des papillons au changement climatique. On peut donc s'attendre à une corrélation plus fine entre variations du CTI et de la température dans les zones fortement protégées.

(2) *Est-ce que les espèces qui tirent profit des PA sont moins impactées par les changements de température en termes de tendance de population ?*

D'une manière générale, les mesures de protection qui limitent les perturbations environnementales permettent aux écosystèmes protégés d'être plus résistants aux changements climatiques que les écosystèmes endommagés par des perturbations humaines (Srivastava and Vellend, 2005, Malhi

et al., 2008). Nous prédisons donc que les espèces qui bénéficient des PA devraient être moins négativement impactées que les autres par les variations de températures.

*(3) Est-ce que cette atténuation est plus efficace chez les espèces les plus vulnérables aux changements globaux ?*

Les aires protégées sont conçues pour les espèces vulnérables aux changements globaux, leur effet devrait donc être plus important sur ces dernières.

### Comment ?

Afin de tester notre prédiction (1) nous avons repris les données et le schéma analytique précédemment présenté (Section 3.1 pour estimer les variations temporelles locales du CTI et de la température printanière grâce à notre méthode de fenêtre glissante (Section 2.2) entre 2001 et 2012. Les valeurs ainsi estimées nous ont permis de calculer, pour chaque fenêtre, un indice d'ajustement thermique (*Community Thermal Adjustment, CTA*) qui correspond grossièrement à la différence entre la variation de la température et celle du CTI (Figure 3.4).

Ce CTA est égal à 0 lorsque les variations du CTI ne correspondent pas au changement de température, ou lorsque ce changement est nul. Il est égal à 1 pour une variation du CTI parfaitement ajustée à la plus forte variation de température mesurée en France sur la période d'étude (Figure 3.4).

Nous avons enfin testé la relation entre le CTA et la proportion de la surface de chaque fenêtre qui est classée comme zone protégée.

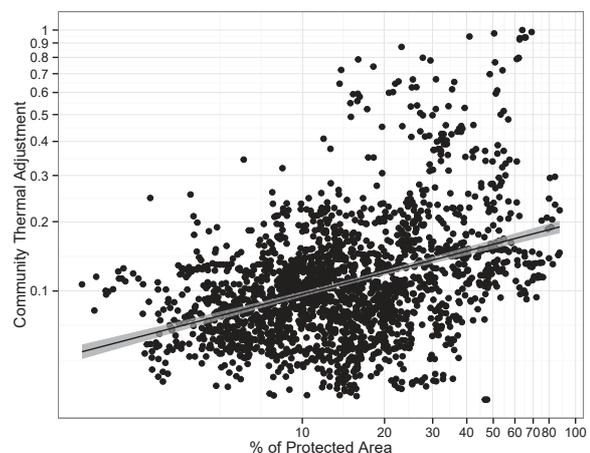
Afin de tester la prédiction (2), nous avons d'abord estimé l'effet de la variation de température et de la proportion d'aires protégées sur la tendance temporelle de l'abondance de chaque espèce dans chaque région. Nous avons finalement confronté ces estimations (effet de la température, effet des PAs) afin de voir si les espèces dont l'effet des PAs sur leur tendance de population est positif sont moins impactées par la variation de température que les autres.

Enfin, pour répondre à la question (3), nous avons estimé l'interaction entre la relation de la question (2) et trois caractéristiques connues pour prédire la vulnérabilité des oiseaux aux changements globaux (Julliard 2003) : le STI (*Species Temperature Index*) qui résume la niche climatique moyenne (Jiguet et al., 2007, Section 1.3), le SRI qui résume la taille de l'aire de distribution d'une espèce (Godet et al., 2015) et le poids moyen des individus de l'espèce, qui résume sa stratégie d'histoire de vie (Owens and Bennett, 2000).

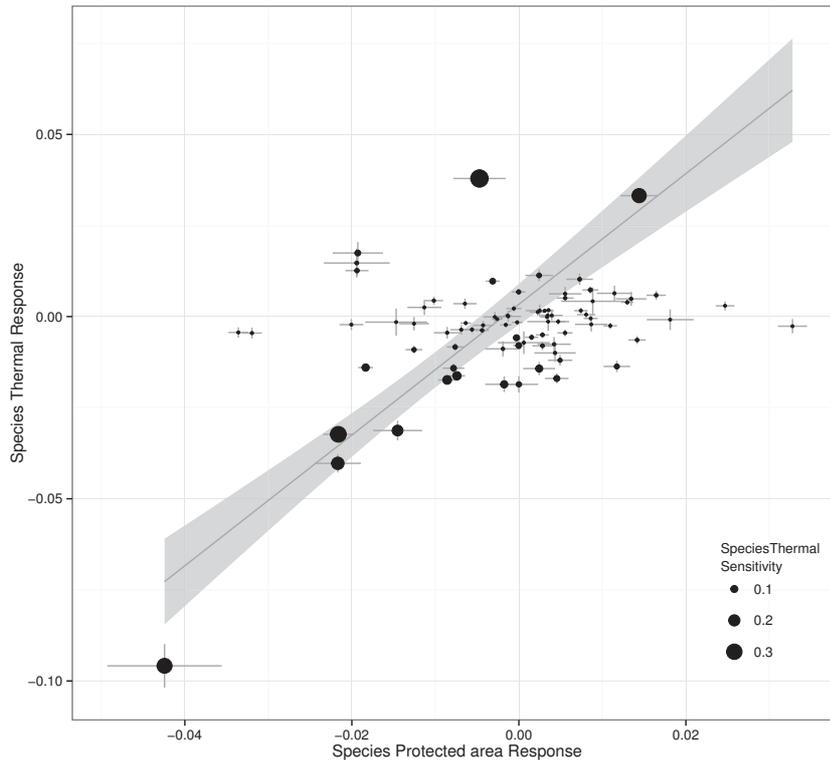
### Quels résultats ?

Nos analyses ont montré (1) que le CTA augmente avec la proportion de PA dans une région donnée, indiquant que les communautés situées dans les zones les plus protégées semblent plus en mesure de suivre les changements de température en termes de composition thermique. Cet effet est probablement lié au fait que les aires protégées facilitent la colonisation locale des espèces depuis et vers les PA ; processus lui-même probablement facilité par les caractéristiques intrinsèques des zones de conservation (milieux plus diversifiés, plus naturels. . .) plus que par les actions de conservation en elles-mêmes.

À l'échelle des espèces, nos résultats montrent (2)



**FIGURE 3.5** – Relation entre l'indice d'Ajustement Thermique des Communautés (CTA) et la proportion d'aires protégées dans chaque fenêtre circulaire de 85km de rayon. La pente représente la relation linéaire entre les deux variables, la partie grise l'entourant indique l'erreur standard qui y est associée.



**FIGURE 3.6** – Relation entre la réponse thermique (i.e effet des changements de température sur la tendance de population locales de l'espèce, axe y) et la réponse aux aires protégées de l'espèce (i.e effet de la proportion d'aires protégée sur les tendances de populations locales, axe x). La taille des points indique la sensibilité de l'espèce aux variations climatiques (part de la variance de la tendance de population expliquée par les variations climatiques). Les barres horizontales et verticales correspondent à l'erreur standard associée à chaque estimation. La pente indique la relation linéaire entre les deux variables et la partie grisée l'erreur standard associée à cette estimation.

que plus une espèce bénéficie des aires protégées, moins elle est vulnérable aux changements de température (Figure 3.6). Enfin, (3) les PA étaient également plus efficaces pour atténuer l'impact du changement climatique sur les oiseaux plutôt rares et septentrionaux. Pour faire simple, les aires protégées semblent tamponner les effets négatifs des fortes variations de températures sur les tendances de population, et cet effet tampon est d'autant plus fort chez les espèces les plus vulnérables aux changements globaux.

Que ce soit à l'échelle des espèces ou des communautés d'oiseaux, nous avons ici fourni plusieurs résultats concordants qui nous semblent indiquer une réelle diminution des impacts du changement climatique dans les zones les plus protégées. Cette étude plaide donc pour l'idée selon laquelle nos stratégies de conservation restent pertinentes pour préserver la biodiversité en régime de changements climatiques. D'une manière générale, ce travail montre une nouvelle fois que descendre dans les échelles spatiales nous permet de mieux comprendre les réponses et les

conséquences du CC sur les oiseaux communs (voir Section 3.1), mais aussi d'examiner la façon dont les caractéristiques locales de l'environnement peuvent influencer ses réponses. Nous verrons dans la prochaine partie comment nous pouvons pousser notre navigation encore plus loin pour investiguer la façon dont les caractéristiques du paysage peuvent influencer la réponse de l'avifaune.

#### Article original : Gaüzère *et al.* (2016)

**Gaüzère P.**, Jiguet F., and Devictor V. (2016). Can protected areas mitigate the impacts of climate change on bird's species and communities? *Diversity and Distribution*, 26(6) :625-637.

Voir Section B.2

## L'effet de la topographie et de la diversité de l'habitat sur la dette climatique des oiseaux.

### Pourquoi ?

Dans les deux études précédentes, je me suis intéressé aux variations de température et à leurs conséquences sur la réorganisation des espèces au sein des communautés. Dans l'introduction générale, nous avons vu que les températures avaient une répartition bien précise dans l'espace Section 1.2, et qu'un changement dans la valeur de température se manifestait par un déplacement de la distribution des températures dans l'espace Section 1.3. Par exemple, il fait en moyenne 1°C de plus à Orléans qu'à Beauvais. Si le climat se réchauffe d'1°C en France, on peut considérer qu'il se déplace de 250km vers le Nord.

ON CONSTATE QUE LES ESPÈCES "CHAUVRES" - THERMOPHILES COMME LE BRYANT ZIZI (!) - PROLIFÈRENT AU DÉPENS DES ESPÈCES "FROIDES" - THERMOPHOBES COMME LE POUILLON FÉTIS OU LA MÉSANGE ROYALE.



EN 20 ANS, LES COMMUNAUTÉS SE SONT DÉPLACÉES DE 100 KILOMÈTRES, CELLES QUI HABITAIENT ORLÉANS SONT AUJOURD'HUI À RAMBOUILLET.

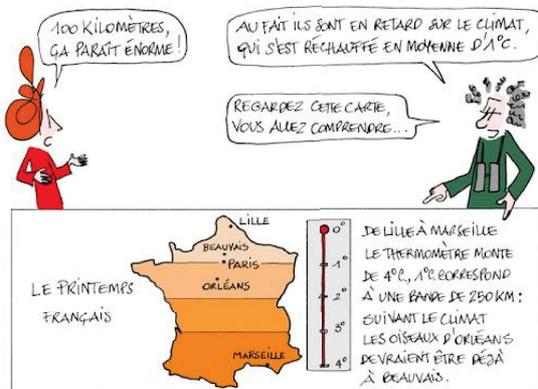


FIGURE 3.7 – Extrait du blog L'Avventura de Fiamma Luzzati. Quel Animal êtes vous ? <http://lavventura.blog.lemonde.fr/2015/04/20/quel-animal-etes-vous/>

Lorsque l'on étudie les réponses de la biodiversité au changement climatique dans l'espace, il devient alors intéressant de considérer le déplacement des isothermes plutôt que la valeur brute du changement de température. En effet, ce déplacement du climat peut être calculé comme le ratio entre le changement de température dans le temps ( $^{\circ}\text{C}\cdot\text{an}^{-1}$ ) et son gradient spatial ( $^{\circ}\text{C}\cdot\text{km}^{-1}$ ) et s'exprime donc en  $\text{km}\cdot\text{an}^{-1}$ . C'est bien une vitesse de déplacement du climat que l'on mesure. De nombreuses études se sont intéressées à cette vitesse du changement climatique (*the velocity of climate change*, Loarie et al., 2009), et ont récemment tenté de relier le déplacement des aires de distributions des espèces avec les déplacements d'isothermes.

Cependant, ces réponses spécifiques apparaissent souvent idiosyncratiques et peu cohérentes avec les observations climatiques. À l'échelle de la communauté, il nous est possible de calculer le déplacement du CTI dans le temps et de le comparer au déplacement des températures (Devictor et al., 2008b). Ainsi, le retard spatial des oiseaux accumulé au fil du temps sur le climat peut être mesuré comme la différence entre la vitesse de déplacement des températures et du CTI. Cette différence correspond à la distance entre le déplacement de la niche thermique des oiseaux observée et celui attendu par le déplacement du climat sur une période donnée. Elle est appelée « dette climatique » (Devictor et al., 2008b).

Nous venons de voir que l'étude des variations locales du climat est une approche intéressante pour mieux identifier les pressions et réponses de la biodiversité au CC. Cependant, le déplacement du CTI dans l'espace et la dette climatique n'ont pour l'instant été étudiés qu'aux échelles continentale et nationale. Il y a pourtant fort à parier que les caractéristiques locales de l'environnement (et plus particulièrement du paysage) jouent un rôle majeur dans la régulation de cette dette climatique. Par exemple, la topographie du terrain est directement reliée au gradient de température, car les températures chutent rapidement avec l'altitude. Étant donné que ce gradient de température rentre dans le calcul du déplacement des isothermes, la vitesse du changement climatique est inférieure en montagne qu'en plaine (Loarie et al., 2009). Il est donc