

Conditions climatiques et succès de reproduction du lagopède alpin

Claude Novoa, Aurélien Besnard*, Jean François Brenot & Laurence N. Ellison

*EPHE, Laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, Université de Montpellier – 34095 Montpellier Cedex 5

Contexte de l'étude

La question de l'impact des changements climatiques sur les populations d'oiseaux est devenue un des thèmes majeurs de la recherche en ornithologie. Bien que de nombreuses études ont démontré les effets du réchauffement global sur les modifications d'aire de répartition ou sur la chronologie des dates de migration ou de reproduction, les effets sur la démographie des espèces ont été bien moins étudiés (Moss *et al.*, 2001 ; Crick, 2004). Prédire les conséquences démographiques des changements climatiques nécessite au préalable une meilleure compréhension des relations entre climat et traits d'histoire de vie des populations d'oiseaux (Saether *et al.*, 2004 ; Sandercock *et al.*, 2005). Ceci s'avère particulièrement vrai pour les espèces vivant dans des conditions environnementales extrêmes, celles-ci devant être logiquement les premières à souffrir du réchauffement global (Martin, 2001). Parmi ces espèces, le lagopède alpin (*Lagopus muta*), espèce inféodée aux toundras arctiques et alpines, représente un cas d'étude intéressant. Sur le plan démographique, les populations de lagopède alpin situées en limite sud de l'aire de répartition (Alpes et Pyrénées) se caractérisent par une très faible productivité, contrastant avec celle bien supérieure des populations plus nordiques (Ellison & Léonard, 1996). Ces différences entre populations alpines et arctiques de lagopède alpin soulèvent plusieurs questions. Les conditions météorologiques en période estivale permettent-elles d'expliquer les échecs de reproduction régulièrement observés dans les Alpes comme dans les Pyrénées ? En quoi les conditions environnementales au moment de la reproduction sont-elles différentes au nord de l'aire de répartition ? Enfin, peut-on déceler un changement dans les variables climatiques déterminantes du succès de la reproduction de l'espèce au cours de la période récente ? Une étude, réalisée à différentes échelles spatiales, tente de répondre à ces différentes questions.

Relations climat-succès de reproduction au niveau local

Méthodes

Le succès de la reproduction du lagopède alpin, défini comme le nombre de jeunes par adulte, a été déterminé annuellement de 1997 à 2005, à l'aide de comptages au chien d'arrêt réalisés début août. Les relations entre cet indice de reproduction et les conditions météorologiques ont été analysées sur deux périodes : la période de ponte-incubation (1) et la période des éclosions (2). Les dates correspondant à ces périodes ont été définies chaque année en considérant les quatre semaines avant la date médiane des éclosions pour la période 1, et les quatre semaines après pour la période 2. Quatre variables météorologiques ont été retenues : hauteur de pluie (H), nombre de jours de pluie (N), et

températures moyennes des minimales ($T^{\circ} \text{min}$) et des maximales ($T^{\circ} \text{max}$). L'enregistrement en continu des hauteurs de neige à partir d'une station « nivose » de Météo France nous a permis d'estimer annuellement la date de début de déneigement (déneig), définie comme la date d'apparition du sol nu au niveau de la station. L'indice annuel du succès de la reproduction a été modélisé à l'aide d'une régression de Poisson, avec le nombre d'adultes déclaré en variable « *offset* », et en considérant neuf variables explicatives : les quatre variables météorologiques sur chacune des deux périodes et la variable déneigement.

Résultats

La phénologie des éclosions a sensiblement varié au cours de ces neuf années, en relation semble-t-il avec les dates de déneigement. Ces dernières ont varié du 28 mars pour la plus

précoce, en 1998, au 10 juin pour la plus tardive, en 2004. En règle générale, un déneigement précoce a été associé avec une saison de reproduction avancée et un bon indice du succès de la reproduction. Notons toutefois que malgré une forte variabilité dans la date de début de déneigement, les dates des premières éclosions n'ont varié que de trois semaines, ce qui suggère que même lors d'années à déneigement tardif, les poules de lagopède ne peuvent pas trop déplacer leur « fenêtre » de reproduction.

De 1997 à 2005, le succès de la reproduction du lagopède alpin sur le massif du Canigou a varié de 0,08 à 0,72 jeune par adulte. Le modèle qui explique le mieux les variations inter-annuelles du succès de la reproduction est celui incluant les effets conjugués de la date de déneigement, des précipitations au moment des éclosions et de l'interaction entre ces deux variables

Tableau 1 : Modélisation du succès la reproduction du lagopède alpin à partir des variables météorologiques (régression de Poisson) : déneig = date de déneigement ; H = hauteur des précipitations ; N = nombre de jours de pluie ; T°max et T°min = température moyenne maximale et minimale ; 1 et 2 font respectivement référence aux périodes de ponte-incubation et d'éclosion. Le meilleur modèle est celui présentant la plus petite valeur d'AIC et une différence d'AIC avec le modèle suivant > 2. Ce modèle traduit les effets conjugués de la date de déneigement, de la pluie au moment des éclosions et de l'interaction entre ces deux variables (seuls les cinq premiers modèles sont présentés).

Modèles	Variance	Paramètres	AIC	delta AIC
déneig + H2 + déneig*H2	44,44	4	52,60	--
déneig + N2 + déneig *N2	46,86	4	54,86	2,42
déneig + H2	49,15	3	55,15	2,71
déneig	51,72	2	55,72	3,28
déneig + Tmin1	50,20	3	56,20	3,76

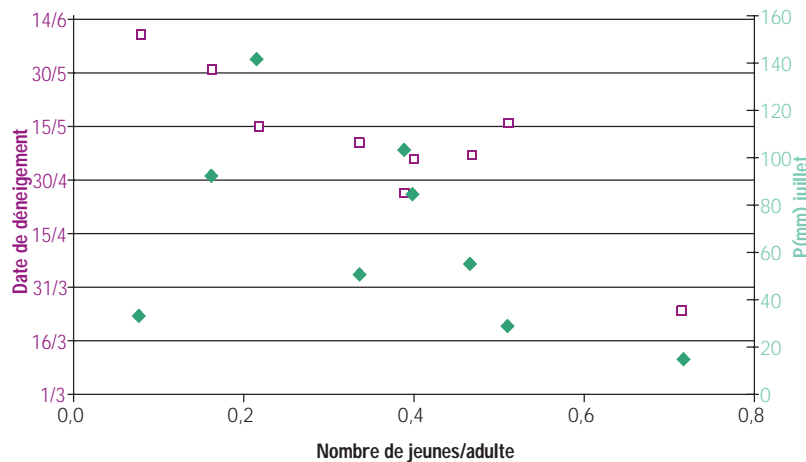


Figure 1 : Relation entre le succès de la reproduction du lagopède alpin, la date de déneigement et les hauteurs de précipitation en période d'éclosion, de 1997 à 2005 sur le massif du Canigou (Pyrénées orientales).

(tableau 1 et figure 1). Les résultats de la modélisation suggèrent également un effet synergique entre déneigement et précipitations, à savoir que l'effet négatif des précipitations en période d'éclosion est d'autant plus marqué que le déneigement est plus tardif (figure 2).

Un déneigement précoce favoriserait les conditions d'alimentation des poules en période de pré-ponte, ce qui se traduirait à son tour par une meilleure qualité des pontes et de viabilité des poussins. Les résultats de notre étude confortent donc l'idée que la condition physique des poules avant la ponte est un facteur déterminant du succès de la reproduction du lagopède alpin, une hypothèse déjà largement évoquée chez cette espèce (Moss & Watson, 1984 ; Steen & Unander, 1985). Notre étude souligne aussi le rôle non négligeable des conditions climatiques en période d'éclosion, notamment de la pluie,

alors que l'effet de ces facteurs semble moins déterminant dans les populations de lagopède alpin plus nordiques (Watson *et al.*, 1998). Une explication

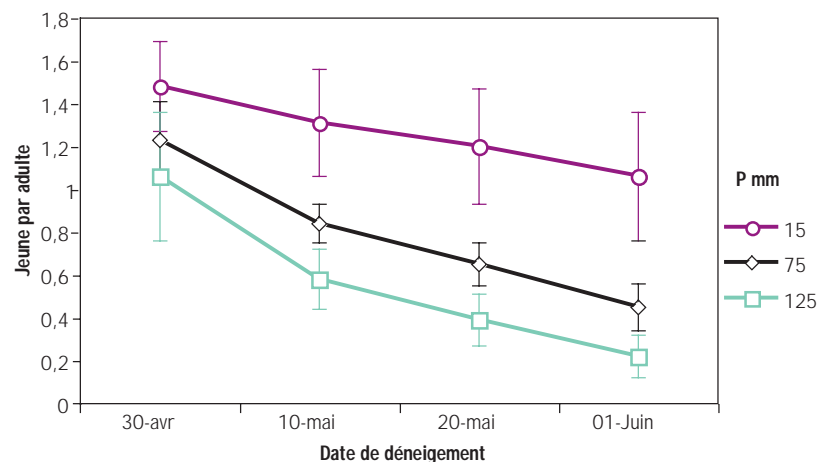


Figure 2 : Estimations du succès de la reproduction du lagopède alpin dans les Pyrénées orientales (nombre de jeune par adulte ± sd) en fonction de quatre dates de déneigement et de trois niveaux de précipitations en période d'éclosion. (Valeurs fournies par le meilleur modèle).

pourrait être que l'effet des mauvaises conditions climatiques serait accentué en zone alpine, certains événements climatiques comme les orages de grêle ou les chutes de neige n'étant pas rares même en été. Ce dernier résultat nous a conduit à comparer les conditions climatiques régnant en période de reproduction, en différents points de l'aire de répartition du lagopède alpin.

Relations climat-succès de reproduction au niveau continental

Nous avons collecté des données météorologiques sur dix sites occupés par le lagopède alpin et répartis le long d'un gradient latitudinal depuis les Pyrénées (42° N) jusqu'au Spitzberg (78° N). Sept de ces sites correspondent à des zones d'études pour lesquelles des données sur les âge-ratios des populations en été sont également disponibles. Les températures moyennes et les hauteurs moyennes de pluie en période d'incubation et d'éclosion ont été collectées (moyennes calculées sur des périodes de 18 à 40 ans selon les sites). Seuls les résultats relatifs aux précipitations en période d'éclosion ont été rapportés ici, cette variable étant apparue, avec la date de déneigement, comme déterminante du succès de la reproduction. Les résultats de cette comparaison montrent que les précipitations en période d'éclosion diminuent du sud au nord de l'aire de répartition. De plus, la variabilité de précipitations, qui

peut être considérée comme un indice de la stochasticité environnementale, diminue également avec la latitude (figure 3). Parallèlement à ce gradient pluviométrique, les âge-ratios observés en été au sein de ces populations de lagopède suivent eux un gradient inverse, c'est-à-dire qu'ils augmentent avec la latitude. Faute de données disponibles sur les dates moyennes de déneigement sur la plupart des sites, une telle comparaison n'a pas été possible pour cette variable.

Les conditions climatiques en période d'éclosion, en particulier les hauteurs de pluie et leur variabilité, sont donc vraisemblablement un élément important pour expliquer la plus forte productivité des populations nordiques de lagopède alpin, mais ce n'est certainement pas le seul. En effet, une autre différence tout aussi déterminante, concerne la taille moyenne des pontes : 5,5 à 8 dans les Alpes, les Pyrénées et l'Écosse, 6,5 à 11,7 en Alaska, en Islande et au Spitzberg. La relation positive entre la taille des pontes et la latitude est un trait assez général chez les oiseaux, pour lequel plusieurs hypothèses ont été émises. L'allongement important de la longueur des jours favoriserait la disponibilité des ressources alimentaires pour les poules avant la ponte. D'autres auteurs ont suggéré aussi qu'un risque plus faible de prédation sur les nids aux latitudes septentrionales favoriserait des tailles de ponte plus élevées. À une exception près, nos données sur les taux de réussite des nids, estimés à partir des suivis de poules équipés d'émetteur dans les Alpes et les Pyrénées, sont comparables à celles rapportées pour les populations nordiques (Novoa *et al.*, 2005). L'hypothèse de meilleures conditions d'alimentation des poules au printemps dans les habitats nordiques serait donc *a priori* une hypothèse à privilégier pour expliquer l'accroissement de la taille des pontes dans les populations septentrionales de lagopède alpin.

Changements climatiques : des effets déjà perceptibles ?

Pour le lagopède alpin, la conséquence la plus attendue du réchauffement

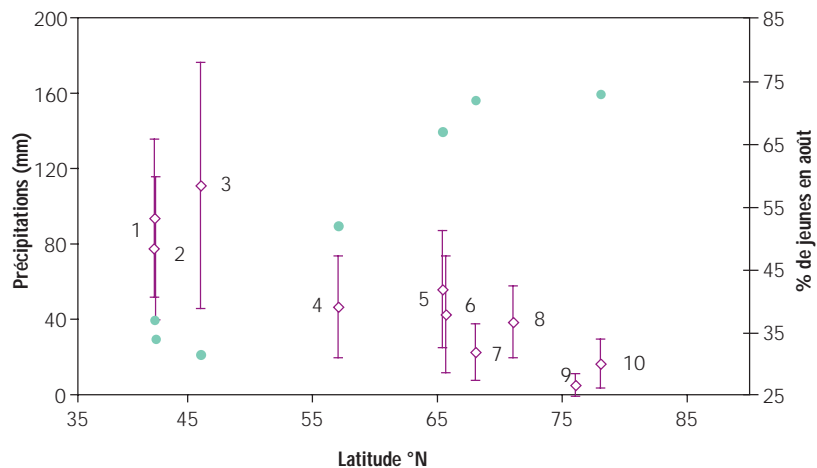


Figure 3 : Évolution des précipitations moyennes en période d'éclosion (losanges ± sd) et des pourcentages de jeunes lagopèdes observés au mois d'août dans la population (cercles) en fonction de la latitude des sites occupés par le lagopède alpin. 1 : Canigou (42.3°N – 2,180 m – Pyrénées orientales), 2 : Estany Gento (42.4°N – 2,145 m – Pyrénées Centrales Ibériques), 3 : Codelago (46°N – 1,870 m – Alpes italiennes), 4 : Braemar (57°N – 340 m – Écosse), 5 : Central (65.3°N – 280 m – Alaska), 6 : Tassilaq (65.6°N – 50 m – Groenland SE), 7 : Cambridge Bay (68°N – 23 m – Nunavut, Canada), 8 : Nordkapp (71°N – 33 m – Norvège), 9 : Danmarshavn (76°N – 11 m – Groenland NE), 10 : Ny-Alesund (78°N – 8 m – Spitzberg). Les valeurs d'âge-ratio ne sont pas disponibles sur les sites n° 6, 8 et 9.

climatique devrait être un relèvement altitudinal des étages de végétation et donc, à terme, un rétrécissement de l'étage alpin sur les massifs montagneux les moins élevés. Les effets sur les paramètres démographiques, et notamment sur le succès de la reproduction, sont moins évidents. Le réchauffement des températures printanières devrait logiquement favoriser un déneigement plus précoce, ce qui, à terme, représente un point plutôt positif pour le succès de la reproduction de l'espèce. Cependant, la grande variation de la date de début de déneigement observée au cours de notre période d'étude suggère que le déneigement est une variable complexe qui ne dépend pas que des températures printanières. Si l'absence de données anciennes sur les dates de déneigement ne permet pas d'analyser leur tendance au cours de la période récente, il est par contre possible de le faire pour les hauteurs de précipitations en période d'éclosion.

C'est ce que nous avons fait au niveau pyrénéen en utilisant les données de quinze stations météorologiques, situées au pied des zones à lagopède à des altitudes comprises entre 1 000 et 1 640 m. Les précipitations

de juillet (période d'éclosion) ont été analysées sur la période 1980-2003 à l'aide d'un modèle linéaire généralisé, en considérant les variables site, année et altitude de la station. De façon attendue, les précipitations ont fortement varié entre les sites ($F = 3,42$, $ddl = 14$, $p < 0,01$), et ont été plus importantes sur les stations du centre-ouest de la chaîne que sur celles de l'est ($F = 17,40$, $ddl = 1$, $p < 0,01$). Les précipitations ont également varié d'une année sur l'autre ($F = 18,38$, $ddl = 23$, $p < 0,01$), avec une tendance à la hausse significative sur la période 1980-2003 ($F = 9,96$, $ddl = 1$, $p < 0,01$). En l'absence d'interaction entre le site et l'année, on peut considérer que cette augmentation des précipitations en juillet a été générale sur l'ensemble des Pyrénées. Cependant, compte tenu que les hauteurs de précipitations ont été plus importantes au centre et à l'ouest des Pyrénées, on peut penser que l'impact négatif de cette hausse sur le lagopède alpin a été encore plus marqué sur cette partie de la chaîne. Ces résultats sont à mettre en parallèle avec les observations de terrain qui suggèrent un net recul de l'espèce sur les parties centrale et occidentale de la chaîne au cours de ces dernières années.

Conclusions et perspectives

La faible productivité des populations méridionales de lagopède alpin (Alpes et Pyrénées) est probablement un trait d'histoire de vie caractéristique de ces populations, qui s'oppose à la productivité plus élevée observée au nord de l'aire de répartition. Pour ces populations alpines, les conditions météorologiques régulièrement défavorables en période de reproduction se traduisent par des échecs chroniques de la reproduction, échecs qui devraient être compensés par un allongement de leur « contribution reproductrice totale » (*reproductive lifespan*). Par conséquent, on peut s'attendre à ce que les compromis entre succès de la reproduction et survie des adultes diffèrent entre populations de lagopède alpin du sud au nord de l'aire de répartition. Des estimations de taux de survie sur différentes populations de lagopède alpin situées le long d'un gradient alpin-arctique sont maintenant nécessaires pour vérifier un tel postulat.

Remerciements

Ce travail a largement bénéficié de l'aide sur le terrain de Jérôme Sentilles, de Jean Resseguier, et de celle de nombreux étudiants. I. Afonso Jordana, J. Noilhan, L. Rotelli, B. Sittler, T. Storaas, N.G. Yoccoz, le Centre d'Études de la Neige de Météo-France et la Réserve Naturelle de Mantet ont facilité la collecte des données météorologiques. Nous tenons également à remercier Olivier Gimenez (CEFE-CNRS) de son aide précieuse sur les analyses statistiques.

BIBLIOGRAPHIE

- Crick H.Q. (2004) – The impact of climate change on birds. *Ibis* 146 (Suppl. 1) : 48-56.
- Ellison L.N. & P. Leonard (1996) – Validation d'un critère d'âge chez le lagopède alpin *Lagopus mutus* et sexe et âge ratios dans des tableaux de chasse des Alpes et des Pyrénées. *Gibier Faune Sauvage* 13 : 1495-1509.
- Martin, K. (2001) – Wildlife communities in alpine and sub-alpine habitats. *In* : Johnson D.H. and O'Neil T.A. (Managing Directors), *Wildlife – habitat relationships in Oregon and Washington*, Oregon State University Press, Corvallis, Oregon : 285-310.
- Moss R. & A. Watson (1984) – Maternal nutrition, egg quality and breeding success of Scottish ptarmigan *Lagopus mutus*. *Ibis*, 126 : 212-220.
- Moss R., Oswald J. & D. Baines (2001) – Climate Change and breeding success : decline of the Capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 70 : 47-61.
- Novoa C., Ellison L., Desmet J.F., Miquet A., Sentilles J & F. Sarrazin (2005) – Lagopède alpin : démographie et impact des activités humaines. Convention MEDD-ONCFS 2002-2004, rapport final. 48 p.
- Saether B.E., Sutherland W.J. & S. Engen (2004) – Climate influences on avian population dynamics. *Advances Ecol. Res.*, 35 : 186-209.
- Sandercock B.K., Martin K. & S.J. Hannon (2005) – Life history strategies in extreme environments : comparative demography of arctic and alpine ptarmigan. *Ecology* 86 : 2176-2186.
- Steen J.B. & S. Unander (1985) – Breeding biology of Svalbard rock ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. *Ornis Scand.* 16 : 191 – 197.
- Watson A., Moss R. & S. Rae (1998) – Population dynamics of Scottish rock ptarmigan cycles. *Ecology*, 79 : 1174-1192.

ABSTRACT

Weather conditions and reproductive success of Rock Ptarmigan

Claude Novoa, Aurélien Besnard, Jean François Brenot & Laurence N. Ellison

■ Understanding the effects of climate on avian life history traits is essential if we wish to predict the demographic consequences of expected climatic changes. We investigated the influence of weather conditions on the reproductive success of Rock Ptarmigan *Lagopus muta* in the eastern French Pyrenees, one of the southernmost areas inhabited by the species. Reproductive success was estimated in early August from 1997 to 2005, by counting adults and well-grown chicks with pointing dogs. We considered the following weather variables in June and July from pre-laying to hatching : mean monthly minimum and maximum temperatures, monthly rainfall and number of days with rain. Each spring, we also recorded the date of snowmelt, defined as the end of the period of continuous snow cover. The number of young per adult in August counts varied from 0.08 to 0.72. Reproductive success was positively associated with early appearance of snow-free ground, with annual dates of snowmelt varying from 28 March to 10 June. Using Poisson regression and Akaike's Information Criterion, we selected the best model explaining the effect of weather on the proportion of young in August. The best predictive variables were date of snowmelt, rainfall during hatching and the interaction between these two variables. Hence, both pre-laying and hatching weather conditions influenced reproductive success of Rock Ptarmigan in the eastern French Pyrenees. At a continental scale, reproductive success of alpine populations of Rock Ptarmigan is consistently lower than that of northern populations. This difference in productivity may be partly correlated with climatic conditions observed along an arctic-alpine gradient, the amount and variation of rainfall being greater in alpine areas than elsewhere in the species' range. The significant increase in rainfall observed during the dates of hatching from 1980 to 2003 throughout the Pyrenees may partially explain the negative trends observed recently in Rock Ptarmigan populations.