



Journal of Alpine Research | Revue de géographie alpine

98-4 | 2010

La montagne, laboratoire du changement climatique

Impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins : comment les mettre en évidence et les prévoir ?

Nigel G. Yoccoz, Anne Delestrade et Anne Loison



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/rga/1279>

DOI : 10.4000/rga.1279

ISSN : 1760-7426

Éditeur

Association pour la diffusion de la recherche alpine

Référence électronique

Nigel G. Yoccoz, Anne Delestrade et Anne Loison, « Impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins : comment les mettre en évidence et les prévoir ? », *Revue de Géographie Alpine / Journal of Alpine Research* [En ligne], 98-4 | 2010, mis en ligne le 26 janvier 2011, consulté le 02 mai 2019. URL : <http://journals.openedition.org/rga/1279> ; DOI : 10.4000/rga.1279

Ce document a été généré automatiquement le 2 mai 2019.



La *Revue de Géographie Alpine* est mise à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins : comment les mettre en évidence et les prévoir ?

Nigel G. Yoccoz, Anne Delestrade et Anne Loison

- 1 Le climat alpin a déjà changé ces dernières décennies, et les changements à venir seront encore plus importants (Beniston, 2009). Mais le climat n'est pas seul à changer – les pratiques agricoles et forestières, le tourisme, les dépôts atmosphériques azotés, l'arrivée d'espèces invasives, entre autres – sont autant de facteurs qui sont susceptibles d'affecter les écosystèmes alpins. Cette double complexité de la nature des changements, qui ne sont pas que climatiques, et du fonctionnement des écosystèmes rend difficile la prédiction (Boîte 1) des conséquences des changements globaux sur la structure et les fonctions des écosystèmes (biodiversité, répartition géographiques des espèces, cycle biogéochimiques). Ces dernières années ont cependant vu des développements rapides de modèles prédictifs. Notre objectif ici ne sera pas de revoir ce qui est connu de l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes alpins – même si nous ferons appel à un certain nombre de résultats publiés – mais plutôt de nous projeter dans un avenir proche, de poser un certain nombre de questions et d'apporter quelques éléments de réponse: quelle stratégie de recherche adopter si l'on veut affiner ces projections ? Autrement dit, de quelles données, de quels modèles avons-nous besoin?

Boîte 1. Scénarios, projections, prédictions, prévisions, vérification, validation... : un petit glossaire

- 2 À quoi ressembleront les écosystèmes alpins dans 50 ans ? Une telle question fait appel à de nombreuses disciplines (climatologie, sciences sociales, économie, écologie, statistiques pour n'en citer que cinq) qui ont chacune développé leur propre vocabulaire. Pour un statisticien, un modèle fait des prédictions – rien de magique, il s'agit simplement d'appliquer le modèle à de nouvelles données, et ces prédictions peuvent

concerner le futur, une autre région ou le passé. Sous l'hypothèse que la structure et les paramètres du modèle sont valides pour ces nouvelles observations, il est alors possible de calculer l'incertitude des prédictions. Dans le domaine des sciences sociales, il est souvent illusoire de développer des approches prédictives où l'incertitude peut être quantifiée, et l'utilisation de scénarios est fréquente, par exemple dans le cadre du GIEC. Ces scénarios correspondent à des schémas simplifiés de l'évolution de nos sociétés, et n'ont pas de vraisemblance ou probabilités qui leur sont attachées. Ils projettent souvent dans l'avenir les évolutions récentes, avec des changements qui sont fonction de choix économiques très grossiers. De même (mais souvent en se basant sur des modèles numériques très complexes), les modèles climatologiques projettent dans l'avenir ce qui est connu du climat aujourd'hui, tout en modifiant certaines variables (comme le taux de CO₂) en fonction des scénarios économiques. Le terme de prévisions est souvent utilisé pour des prédictions qui ne sont pas à long terme, comme en météorologie ou en économie, mais ce qui est long terme dépend de la discipline : 10 jours pour les prévisions météo journalières, quelques années au plus en économie. Mais toute prédiction ou prévision devrait être validée. Cela est possible pour des prévisions météorologiques – et est fait de manière routinière et de plus en plus élaboré, en tenant compte en particulier des coûts des erreurs de prévisions (Casati *et al.*, 2008), mais difficile s'il s'agit de 2060 pour le climat. Il reste alors deux possibilités : valider les modèles dans une autre région, par exemple en construisant un modèle prédictif de la répartition des espèces en Suisse et le valider en Autriche (Randin *et al.*, 2006), ou le valider dans le passé, par exemple en comparant la reconstruction du climat à l'aide d'un modèle climatique et celle obtenue grâce à des proxy tels que pollen et macrofossiles (Kaspar *et al.*, 2005). Une telle validation ne permet pas de vérifier un modèle – en d'autres mots, « tous les modèles sont faux, mais certains sont utiles » (Box *et al.*, 2005), un modèle peut être valide ou utile pour faire des prédictions même si l'on sait que certaines parties du modèle sont de mauvaises approximations de l'écologie des espèces.

- 3 Faire des prédictions implique le plus souvent d'utiliser des modèles quantitatifs, reliant par une série d'équations ce qui devrait changer – le climat, entre autres – et des variables mesurant ce qui nous intéresse ici : la répartition ou l'abondance des espèces (par exemple, où survivra le lagopède alpin dans 100 ans), ou des aspects plus fonctionnels (par exemple, la production primaire végétale ou la résilience des écosystèmes face à des événements extrêmes comme une sécheresse analogue à celle de 2003, très prononcée dans les Alpes (Rébetez, 2004)). Ces modèles se situent le long d'un axe avec d'un côté des modèles purement numériques ne faisant pas appel à des mécanismes biologiques, de l'autre des modèles mécanistes, partant d'effets connus au sein des écosystèmes et les projetant dans le temps (Morin et Thuiller, 2009). Les premiers modèles peuvent être très performants pour décrire le présent, mais ne permettent souvent pas d'analyser les causes des changements en cours. Les utiliser pour se projeter dans le futur peut être délicat. Il est aussi plus attractif de comprendre plutôt que de simplement prédire, mais il peut être nécessaire, surtout dans une perspective de gestion à court terme, de prédire au mieux, dans l'attente de meilleures connaissances, relativement lentes à acquérir, sur les mécanismes. L'art est d'arriver à combiner ces deux approches – inclure les mécanismes quand ils sont importants et connus avec assez de précision pour donner lieu à des prévisions fiables, et décrire le reste par des approches numériques, mais répondant à des critères statistiques rigoureux (Gallien *et al.*, 2010). L'option de construire des modèles « réalistes » incluant tous les mécanismes

possibles n'est pas viable parce que l'énorme complexité et incertitude de tels modèles les rendraient sans intérêt (Oreskes, 2003).

- 4 Nous considérons dans cet article 3 niveaux de réponse aux changements climatiques : individu, population et écosystème (Stenseth *et al.*, 2002). Ces trois niveaux dépendent l'un de l'autre, et nous verrons par exemple que les effets sur les écosystèmes peuvent être déduits directement des effets sur les individus. Mais dans la mesure où les données et les modèles sont différents entre ces niveaux, nous avons conservé cette distinction. Les exemples pris – phénologie, répartition et interactions trophiques – ne sont pas exhaustifs, mais ils sont révélateurs des défis posés.

Phénologie

- 5 C'est un des phénomènes les plus directement associés à la température, même si d'autres facteurs peuvent jouer (photopériode) : nous voyons que les premières feuilles ou fleurs apparaissent plus tôt lors d'un printemps chaud. Cet avancement des saisons a été décrit à travers le monde (Menzel *et al.* 2006 ; Morissette *et al.*, 2009), et la montagne n'y échappe pas (Ziello *et al.*, 2009). Mais la neige peut modifier l'influence directe des températures de l'air: les plantes ne peuvent commencer leur développement avant la fonte de la neige (Wipf et Rixen, 2010). Une augmentation des précipitations hivernales peut alors, si elle se traduit par une augmentation du manteau neigeux, compenser en partie l'effet du réchauffement printanier. D'autre part, certaines espèces, comme les oiseaux migrateurs, sont influencées par ce qui se passe sur leurs zones d'hivernage ou de migrations, donc en plaine ou plus au sud, et peuvent donc se retrouver décalées par rapport aux plantes, arrivant alors « trop tôt » par rapport à la disponibilité des ressources alimentaires (Inouye *et al.*, 2000). Si au contraire, leur décision de se reproduire ou de changer de plumage (lagopède) dépend d'abord de la photopériode, ils risquent de se reproduire trop tard.
- 6 De nombreux modèles ont été développés reliant phénologie des plantes et différentes composantes du climat – températures au printemps, mais aussi températures en hiver parce que certains arbres en particulier ont besoin d'être « au frais » avant de commencer leur développement (Chuine, 2000). Ces modèles peuvent être complexes mathématiquement et nécessitent des données de température détaillées, permettant de calculer à l'échelle de la journée la somme des températures supérieures à un seuil de développement (degrés-jour). Ces modèles ont été établis en plaine – peu de choses sont connues en montagne, et encore moins à l'étage alpin. Ceci s'explique par l'origine des données de phénologie, le plus souvent associées à des jardins botaniques ou des stations météorologiques, fort peu nombreux dans les régions alpines, et à des espèces qui n'atteignent pas de hautes altitudes (beaucoup sont des arbres, et des feuillus : Menzel *et al.*, 2006). Ainsi, la grande majorité des études publiées sur les changements de la phénologie en Europe ou en Amérique du Nord ne concernent que les régions de plaine, et l'influence de la neige n'y est presque jamais analysée ou même discutée.
- 7 C'est dans cette perspective que le CREA a mis en place Phénoclim, réseau de stations d'observations de la phénologie et de la température, couvrant les Alpes françaises, et débordant sur nos voisins suisses et italiens. Comme Phénoclim n'a démarré qu'en 2005, il n'est pas possible de construire un modèle prédictif de l'évolution de la phénologie dans les 20 ou 50 prochaines années, comme cela a été fait dans d'autres régions. Mais les premiers résultats, utilisant les gradients altitudinaux pour identifier les facteurs

climatiques influençant les dates importantes (comme le débourrement ; voir Vitasse *et al.*, 2009), semblent indiquer que la neige, de par son influence sur la température du sol et le démarrage de la croissance, joue un rôle important. Les arbres démarrent bien sûr plus tard en altitude, mais le délai observé dans la phénologie est plus important que le simple effet de la décroissance de la température avec l'altitude : certaines espèces ont en effet besoin d'une plus forte accumulation de degrés-jours pour atteindre un stade tel que le débournement des bourgeons. Le réchauffement printanier (particulièrement prononcé sur certaines régions alpines; www.meteosuisse.ch) n'influencera donc pas seulement la phénologie par un effet direct, mais aussi par un effet indirect lié à la diminution du manteau neigeux. Nous pensons que le développement de modèles phénologiques intégrant l'enneigement est essentiel en milieu alpin. Dans la mesure où les climatologues développent des modèles prédictifs de l'enneigement (Beniston, 2009), cette information pourra être incorporée.

- 8 Les plantes ne sont bien sûr pas les seuls organismes à voir leur cycle de vie modifié par les changements climatiques en cours. Les dates de mises-bas des marmottes ou chamois, les dates de ponte des oiseaux, ou les dates de vol des papillons sont autant de paramètres qui sont affectés par le climat mais à des degrés divers : si les papillons sont a priori plus sous l'influence directe des températures printanières ou estivales, la date de mise-bas d'un chamois est soumise à des influences plus complexes (par exemple parce que la reproduction se fait à l'automne). De même l'arrivée des oiseaux migrateurs sera sous l'influence du climat, mais souvent loin de leur zone de nidification (Jonzén *et al.*, 2006). Que ces cycles de vie soient sous des influences diverses ouvrent donc la possibilité de modifications des interactions entre espèces, un point que nous détaillons plus bas.
- 9 Nous savons aujourd'hui que les changements phénologiques représentent une des réponses les plus rapides aux changements climatiques, mais que ces réponses sont très diverses d'un groupe d'organismes à l'autre. De plus les zones alpines présentent des particularités (enneigement, espèces migratrices ou en hibernation/diapause) qui n'ont jusqu'à maintenant pas ou peu été prises en compte dans les modèles. L'absence de données en zone alpine explique en partie le peu d'intérêt pour l'élargissement des modèles à cette zone au fonctionnement plus complexe, mais différentes études et réseaux devraient permettre de mieux comprendre les spécificités alpines.

Répartition

- 10 Ces 20 dernières années ont vu un essor considérable des modèles permettant de prédire la répartition des espèces en fonction du climat (Thuiller *et al.*, 2009). Comme plusieurs équipes jouant un rôle important dans ces travaux étudient les espèces alpines, nous en savons relativement beaucoup sur celles-ci. La répartition des plantes alpines est souvent fortement associée au climat. La limite supérieure de la forêt, et donc des espèces d'arbres qui la constitue, est peut-être l'exemple qui vient le premier à l'esprit. Malheureusement, c'est aussi un excellent exemple de l'influence humaine à travers l'utilisation des terres : dans les Alpes, la limite de la forêt aujourd'hui est en dessous de ce que le climat permettrait, une conséquence connue du pâturage. Une étude dans les Alpes suisses a montré que l'essentiel de la remontée observée de la limite de la forêt est dû à une utilisation moindre des zones d'altitude, et que le réchauffement en cours n'y a encore que peu contribué (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007).

- 11 Les modèles de répartition, souvent appelés modèles de niche, sont conceptuellement assez simples : d'une part des variables prédictives, représentant de préférence des variables climatiques ayant une influence directe sur les organismes, d'autre part des données de répartition des espèces, issues d'atlas ou d'inventaires. Une multitude de modèles statistiques existent permettant de relier ces données (voir BIOMOD ; Thuiller *et al.*, 2009). De nombreux travaux ont comparé ces modèles sans qu'il ne se dégage un consensus : ce n'est pas parce qu'un modèle est meilleur pour décrire la répartition d'une espèce aujourd'hui qu'il est meilleur pour prédire les changements à venir. Ce problème est bien connu en climatologie – les modèles décrivant au mieux les températures et précipitations moyennes observées aujourd'hui ne sont pas les meilleurs pour décrire les changements observés par exemple depuis 30 ou 50 ans (Räisanen, 2007). Malheureusement, nous ne disposons en général pas d'informations assez détaillées sur la répartition des espèces au cours du XX^e siècle pour réaliser de telles comparaisons.
- 12 Les travaux sur la répartition géographique d'espèces alpines concernent d'abord les plantes, parce que les données disponibles sont souvent de meilleure qualité (les données sur les insectes en milieu alpin sont par exemple très fragmentaires). La répartition des plantes alpines est bien décrites par des variables climatiques, telles que températures du mois le plus froid (gel) et le plus chaud (qui peut limiter la croissance, en particulier pour des espèces ligneuses), évapotranspiration, précipitations estivales. Le réchauffement attendu pour les 50 ou 100 prochaines années (de l'ordre de +4 à +6°C pour les températures estivales sur les Alpes) se traduit donc par une remontée, souvent très importante, des aires de répartition – souvent de l'ordre de 500 à 1000 mètres (Randin *et al.*, 2009). Mais plusieurs facteurs peuvent invalider ces projections : 1) les modèles ajustés aux données actuelles font une hypothèse d'équilibre entre climat et répartition, c'est-à-dire que la répartition observée correspond au climat d'aujourd'hui. Par exemple l'absence d'une espèce dans une partie de son aire n'est pas due au fait qu'elle n'a pas eu le temps de la coloniser. La plupart des prédictions font de même l'hypothèse que les plantes peuvent « suivre » les changements climatiques, c'est-à-dire se disperser instantanément dans de nouveaux habitats favorables. Même si cela paraît raisonnable sur de courtes distances, cela peut être difficile si cela suppose de pouvoir « sauter » d'un massif à un autre, ou si les changements sont rapides : inclure la dispersion peut donc modifier ces prédictions (Engler *et al.*, 2009). 2) Les environnements alpins sont hétérogènes sur de courtes distances, alors que de nombreux modèles utilisent des mailles grossières (10x10 ou 50x50 km). Le climat moyen sur de telles surfaces ne permettra pas de décrire cette hétérogénéité, et l'utilisation de données à plus petite échelle (100x100 m ou moins) résulte dans des répartitions futures différentes (Randin *et al.*, 2009). 3) Les facteurs climatiques ne sont pas les seuls à influencer la répartition des plantes – l'utilisation des terres (pâturage), la gestion des grands herbivores, les apports azotés sont des facteurs pouvant aussi jouer un rôle, mais il est difficile d'une part de prédire leur évolution à moyen terme, d'autre part de comprendre leur influence.
- 13 Un autre facteur limitant les modèles prédictifs est la qualité des données, aussi bien climatiques que de répartition des espèces. Comme pour les études phénologiques, nous ne disposons que de peu de stations alpines, et les modèles utilisent des données climatiques interpolées à partir de ces stations (Zimmermann et Kienast, 1999). Même si ces interpolations rendent compte des structures majeures (gradient altitudinal ou zone externe-interne dans les Alpes), elles gommant les hétérogénéités locales associées à la topographie complexe du massif alpin. Les données de répartition sont souvent aussi

fragmentaires, et ont été échantillonnées suivant des critères flous. Les modèles de répartition obtenus à partir de telles données peuvent différer fortement de ceux obtenus à partir de données issues de plans d'échantillonnage rigoureux (Albert *et al.*, 2010).

- 14 Chez les oiseaux et mammifères, la répartition est en premier lieu influencée par l'habitat plutôt que directement par le climat. Un oiseau comme le chocard à bec jaune dépend directement de la présence de falaises pour nicher et de pelouses alpines pour se nourrir. Si la répartition des falaises n'est pas affectée par le climat, celle des pelouses alpines évolue bien en fonction du climat (remontée de la forêt), mais également en fonction de l'évolution des pratiques pastorales (colonisation par le rhododendron par exemple). Les effets du changement climatique sur la répartition des animaux sont donc difficiles à mettre en évidence s'ils n'intègrent pas les effets directs et indirects (via les habitats) du climat. Ceci peut expliquer l'absence de changements majeurs dans la répartition altitudinale des oiseaux dans les Alpes italiennes (Popy *et al.*, 2010).
- 15 Chez les mammifères, l'évolution de la répartition a été moins envisagée sous l'angle des changements climatiques que les plantes (voir par exemple Levinsky *et al.*, 2007). Certaines espèces sont limitées par des facteurs climatiques – c'est sans doute le cas de la limite inférieure de la répartition de la marmotte, et la longueur de l'enneigement est un facteur important pour certaines espèces. Mais pour prendre un exemple concret où l'habitat plus que le climat détermine la répartition, le campagnol des neiges, un petit rongeur que l'on peut rencontrer dans les Alpes jusqu'à près de 4 000 m d'altitude, est bien mal nommé et en tout cas pas du tout contraint par la neige puisqu'il se trouve aussi sur les rivages de l'Adriatique en Croatie ! Sa répartition est associée à la présence de pierriers avec des blocs relativement gros, et ceux-ci ne se trouvent que dans certaines zones de montagne. L'influence directe du climat a joué un rôle relativement mineur sur l'évolution récente des effectifs et de la répartition des grands mammifères, particulièrement en Europe. En effet, l'influence indirecte du climat sur les habitats, l'utilisation des terres et la gestion de la faune (chasse) ont eu des effets beaucoup plus importants. Les grands herbivores ont été chassés intensivement jusqu'au milieu du XX^e siècle pour leur viande, leur trophée, et en tant que compétiteurs des herbivores domestiques. Ce n'est qu'à la suite d'une réflexion générale sur la situation de la flore et de la faune que des parcs nationaux, puis des plans de chasse hors des zones protégées, ont permis aux effectifs d'augmenter et à leur répartition géographique de s'étendre. Il est donc difficile d'évaluer dans quelle mesure le climat a joué un rôle direct dans la situation actuelle comme la forte densité des grands herbivores de montagne ou l'augmentation des cervidés et leur présence de plus en plus haute en altitude. Les études de dynamique des populations confirment que les différentes espèces réagissent différemment à l'enneigement, à la phénologie du printemps, à la sécheresse estivale. Alors que le chamois n'est sensible qu'aux années d'enneigement exceptionnel, bouquetin et chevreuil répondent négativement à des enneigements plus « moyens ».
- 16 En continuant le suivi croisé de la progression de la répartition et celui des processus limitant localement les populations, il deviendra possible d'identifier les rôles respectifs des influences directes (enneigement, rigueur hivernale, température estivale) et indirectes (qualité et phénologie des ressources) sur les évolutions géographiques et numériques des différentes espèces. Il est en particulier important de comprendre les mécanismes démographiques qui provoquent l'extinction des espèces à basse altitude, et ceux permettant la colonisation des espèces à de plus hautes altitudes – ces mécanismes étant a priori différents. Pour les plantes par exemple, la compétition peut être le facteur

responsable de l'extinction des populations à basse altitude, alors que la température et la dispersion limitent la colonisation à haute altitude (Zimmermann *et al.*, 2009). Nous ne disposons cependant que de très peu d'espèces pour lesquelles les mécanismes de colonisation et d'extinction sont connus.

Ecosystèmes et interactions trophiques

- 17 L'étude des écosystèmes se fait suivant deux approches, une première qui s'intéresse d'abord aux flux d'énergie et de matières (p.e. C et N), une autre qui s'intéresse aux interactions entre espèces, et en particulier celles qui définissent le réseau trophique de l'écosystème. Nous nous restreindrons ici à cette deuxième approche, et tout particulièrement aux interactions entre plantes et herbivores (« herbivorie »), et entre herbivores et carnivores (« prédation »). Tout comme les effets directs et indirects du climat sur la démographie des espèces, les changements de concentrations de CO₂ peuvent avoir des effets directs (sur la croissance des plantes et leur assimilation du carbone, *i.e.* les flux de matière dans l'écosystème) et indirects (via leur résistance aux herbivores ; Lau et Tiffin, 2009) sur les écosystèmes, et cette distinction est d'abord simplificatrice.
- 18 Le climat peut influencer les interactions trophiques d'abord via les changements de phénologie. Pour un herbivore – un chamois aussi bien qu'une chenille – la qualité et la quantité de la végétation change souvent rapidement au cours du printemps/été. Si la quantité augmente progressivement pour atteindre un maximum au milieu de l'été, la qualité est souvent bien meilleure tout au début de la croissance des plantes. Une chenille, ou un jeune cabri auront donc une bien meilleure croissance si celle-ci se déroule au moment où cette qualité est la plus grande. L'originalité des milieux alpins est la possibilité pour certains organismes mobiles de suivre ces changements de phénologie, par exemple en remontant en altitude au cours du printemps (Albon et Langvatn, 1992). Ils peuvent ainsi compenser une phénologie plus précoce. Par contre des espèces moins mobiles, et ne répondant pas aussi vite que la végétation au réchauffement, peuvent se retrouver décalées par rapport à leurs ressources alimentaires. Ce mécanisme peut en fait jouer dans les deux sens, en fonction de l'altitude. Certaines espèces semblent calées sur la phénologie de leurs ressources uniquement pour un certain régime de température et enneigement caractéristiques d'une altitude – le réchauffement fera alors monter cette bande « optimale » pour les herbivores. C'est ce qui semble se produire avec un ravageur des bouleaux dans les zones sub-alpines des montagnes du nord de la Norvège : son impact se fait sentir maintenant surtout à la limite supérieure de la forêt, avec potentiellement un impact important sur la progression en altitude de la forêt (Hagen *et al.*, 2007). A l'opposé, un ravageur du mélèze, une tordeuse, a vu ses pullulations disparaître pour la première fois en 1 200 ans en Engadine, sans doute suite à un décalage entre son cycle de vie et celui du mélèze (Esper *et al.*, 2007).
- 19 La prédation – d'un loup sur un chamois, ou d'une hermine sur un campagnol – peut également être directement influencée par le climat, tout particulièrement par les conditions d'enneigement (Stenseth *et al.*, 1998). Ceci est d'autant plus le cas lorsqu'un prédateur a accès à des proies dont la sensibilité aux conditions d'enneigement diffère : un chamois, grâce à sa membrane interdigitale, se déplacera plus vite sur la neige qu'un chevreuil ou un mouflon, qui s'enfonceront dans la neige molle ou profonde. Outre les différences que cela occasionne sur leurs dépenses énergétiques liées au déplacement, ces

capacités différentes de locomotion sur la neige influence aussi directement le risque de prédation. A contrario, les grands prédateurs pourraient donc bénéficier d'un fort enneigement hivernal, et pâtir du raccourcissement de la durée d'enneigement en hiver. La dynamique de recolonisation des grands prédateurs dans les Alpes est rapide actuellement, favorisée par l'abondance des proies qu'ils peuvent y trouver. Si les changements climatiques ne sont probablement pas la cause majeure de la dynamique d'expansion géographique actuelle des grands prédateurs, ils affectent les populations de proies (effectifs, abondance relative des différentes espèces) et sont donc susceptibles de jouer un rôle complexe, mais important sur la dynamique des populations de grands prédateurs. Afin d'identifier les différents processus, seuls des études conjointes des différents niveaux trophiques, des plantes aux prédateurs en passant par les grands herbivores, permettront de distinguer les effets directs du climat de ceux dépendant des relations trophiques entre espèces.

- 20 Comprendre l'impact du climat sur les interactions trophiques est difficile car ces interactions sont souvent variables dans l'espace – par exemple la synchronie entre herbivores et plantes évoquée plus haut – et les variables climatiques qui ont un impact écologique, par exemple la qualité de la neige, ne sont pas mesurées directement et doivent être reconstruites, souvent avec une grosse incertitude, à partir d'autres paramètres météorologiques tels que température et précipitation. De même, la neige est difficile à manipuler expérimentalement (à l'opposé de la température ou de la concentration de CO₂), même si quelques études ont commencé à le faire, mais à de petites échelles (quelques m² ; Van Der Wal *et al.*, 2000 ; Wipf et Rixen, 2010). Il n'est donc pas très étonnant que peu d'études aient montré de manière convaincante l'impact direct de la neige sur des interactions telles que la prédation, qui jouent à des échelles souvent plus grandes (Garrott *et al.*, 2009).

Conclusions et perspectives

- 21 Par définition ou presque, le climat détermine où se trouvent les écosystèmes alpins – toute modification du climat entraînera par conséquent un déplacement de ces écosystèmes, et leur disparition si les espèces ne peuvent pas suivre (par dispersion) leur niche climatique ou si cette niche sort des limites altitudinales des régions concernées (Thuiller *et al.*, 2005 ; Randin *et al.*, 2009). Les premiers modèles reliant répartition des espèces et climat, principalement appliqués avec succès aux plantes, ont permis d'identifier les paramètres climatiques les plus importants, températures estivale et hivernale mais aussi évapotranspiration. La qualité des prédictions de ces modèles a pu être estimée sur le terrain soit en les utilisant pour rechercher de nouvelles populations pour des plantes rares (p.e. le chardon bleu dans les Alpes suisses (Guisan *et al.*, 2006), soit en les transposant entre régions alpines (Randin *et al.*, 2006)). Les résultats variables de ces tests montrent que les modèles de répartition demandent à être affinés, en y incluant des mécanismes au niveau des individus et des populations, les interactions trophiques entre espèces ou les capacités de réponse des espèces (Hoffmann et Willi, 2008). L'intégration de ces mécanismes dans des modèles décrivant l'impact du climat et des changements climatiques demande cependant des données acquises de manière cohérente (i.e., qui peuvent être comparées sur des échelles spatiales et temporelles similaires), et prenant compte de la forte variabilité spatiale des conditions environnementales des écosystèmes alpins. A l'heure actuelle, le réseau d'observations et

d'expériences ne couvre qu'une faible partie de cette variabilité et ne permet en général pas de généraliser les résultats obtenus à l'ensemble des écosystèmes alpins. De plus, un tel réseau devrait intégrer des mesures du manteau neigeux, comme sa dureté (Yoccoz et Ims, 1999 ; Kausrud *et al.*, 2008) et sa perméabilité pour les échanges respiratoires, qui permettent de mieux comprendre le rôle de la neige dans le fonctionnement des écosystèmes. Construire un tel réseau, combinant observations/expérimentations intensives de certains mécanismes et suivis extensifs permettant de valider les prédictions issues d'études intensives, devrait être un objectif majeur si nous voulons être à même de mieux prédire à quoi ressembleront les écosystèmes alpins dans 50 ou 100 ans, et si nos modes de gestion sont à même d'orienter leur évolution vers des objectifs souhaitables.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERT CH, YOCCOZ NG, EDWARDS TC, GRAHAM CH, ZIMMERMANN NE, THUILLER W., 2011. – “Sampling in ecology and evolution – Bridging the gap between theory and practice”. *Ecography*.
- ALBON SD, LANGVATN R., 1992. – “Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate”. *Oikos*, 65, pp. 502-513.
- BENISTON M., 2009. – *Changements climatiques et impacts*. Lausanne, Suisse. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.
- BOX GEP, HUNTER JS, HUNTER WG., 2005. – *Statistics for experimenters. Design, innovation, and discovery*. Hoboken, New Jersey. Wiley-Interscience, John Wiley & Sons.
- CASATI B, WILSON LJ, STEPHENSON DB, NURMI P, GHELLI A, POCERNICH M, DAMRATH U, EBERT EE, BROWN BG, MASON S., 2008. – “Forecast verification: current status and future directions”. *Meteorological Applications*, 15, pp. 3-18.
- CHUINE I., 2000. – “A unified model for budburst of trees”. *Journal of Theoretical Biology*, 207, pp. 337-347.
- ENGLER R, RANDIN CF, VITTOZ P, CZAKA T, BENISTON M, ZIMMERMANN NE, GUISAN A., 2009. – “Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter?” *Ecography*, 32, pp. 34-45.
- ESPER J, BUNTGEN U, FRANK DC, NIEVERGELT D, LIEBHOLD A., 2007. – “1200 years of regular outbreaks in alpine insects”. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, pp. 671-679.
- GALLIEN L, MUNKEMULLER T, ALBERT CH, BOULANGEAT I, THUILLER W., 2010. – “Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here?” *Diversity and Distributions*, 16, pp. 331-342.
- GARROTT RA, WHITE PJ, WATSON FGR, EDS., 2009. – *The ecology of large mammals in Central Yellowstone: Sixteen years of integrated field studies*. Elsevier.
- GEHRIG-FASEL J, GUISAN A, ZIMMERMANN NE., 2007. – “Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment?” *Journal of Vegetation Science*, 18, pp. 571-582.

- GUISAN A, BROENNIMANN O, ENGLER R, VUST M, YOCCOZ NG, LEHMANN A, ZIMMERMANN NE., 2006. – “Using niche-based models to improve the sampling of rare species”. *Conservation Biology*, 20, pp. 501-511.
- HAGEN SB, JEPSEN JU, IMS RA, YOCCOZ NG., 2007. – “Shifting altitudinal distribution of outbreak zones of winter moth *Operophtera brumata* in sub-arctic birch forest: a response to recent climate warming?” *Ecography*, 30, pp. 299-307.
- HOFFMANN A, WILLI Y., 2008. – “Detecting genetic response to environmental change”. *Nature Reviews Genetics*, 9, pp. 421-432.
- INOUE DW, BARR B, ARMITAGE KB, INOUE BD., 2000. – “Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species”. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, pp. 1630-1633.
- JONZÉN N. ET AL., 2006. – “Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds”. *Science*, 312, pp. 1959-1961.
- KASPAR F, KUHL N, CUBASCH U, LITT T., 2005. – “A model-data comparison of European temperatures in the Eemian interglacial”. *Geophysical Research Letters*, 32, art. n°. L11703.
- KAUSRUD KL. ET AL., 2008. – “Linking climate change to lemming cycles”. *Nature*, 456, pp. 93-97.
- LAU JA, TIFFIN P., 2009. – “Elevated carbon dioxide concentrations indirectly affect plant fitness by altering plant tolerance to herbivory”. *Oecologia*, 161, pp. 401-410.
- LEVINSKY I, SKOV F, SVENNING JC, RAHBEK C., 2007. – “Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals”. *Biodiversity and Conservation*, 16, pp. 3803-3816.
- MENZEL A. ET AL., 2006. – “European phenological response to climate change matches the warming pattern”. *Global Change Biology*, 12, pp. 1969-1976.
- MORIN X., THUILLER W., 2009. – “Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change”. *Ecology*, 90, pp. 1301-1313.
- MORISSETTE JT. ET AL., 2009. – “Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century”. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, pp. 253-260.
- ORESKE N., 2003. – “The role of quantitative models in science”. In Canham CD, Cole JJ, Lauenroth WK, eds. *Models in ecosystem science*. Princeton: Princeton University Press, pp. 13-31.
- POPY S., BORDIGNON L., PRODON R., 2010. – “A weak upward elevational shift in the distributions of breeding birds in the Italian Alps”. *Journal of Biogeography*, 37, pp. 57-67.
- RÄISANEN J., 2007. – “How reliable are climate models?” *Tellus Series a-Dynamic Meteorology and Oceanography*, 59, pp. 2-29.
- RANDIN CF, DIRNBOCK T, DULLINGER S, ZIMMERMANN NE, ZAPPA M, GUISAN A., 2006. – “Are niche-based species distribution models transferable in space?” *Journal of Biogeography*, 33: pp. 1689-1703.
- RANDIN CF, ENGLER R, NORMAND S, ZAPPA M, ZIMMERMANN NE, PEARMAN PB, VITTOZ P, THUILLER W, GUISAN A., 2009. – “Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence”. *Global Change Biology*, 15, pp. 1557-1569.
- REBETEZ M., 2004. – “Summer 2003 maximum and minimum daily temperatures over a 3300 m altitudinal range in the Alps”. *Climate Research*, 27, pp. 45-50.

STENSETH NC, FALCK W, CHAN K-S, BJØRNSTAD ON, O'DONOGHUE M, TONG H, BOONSTRA R, BOUTIN S, KREBS CJ, YOCCOZ NG., 1998. – “From patterns to processes: phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle”. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, pp. 15430-15435.

STENSETH NC, MYSTERUD A, OTTERSEN G, HURRELL JW, CHAN KS, LIMA M., 2002. – “Ecological effects of climate fluctuations”. *Science*, 297, pp. 1292-1296.

THUILLER W, LAVOREL S, ARAUJO MB, SYKES MT, PRENTICE IC., 2005. – “Climate change threats to plant diversity in Europe”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, pp. 8245-8250.

THUILLER W, LAFOURCADE B, ENGLER R, ARAUJO MB., 2009. – “BIOMOD, a platform for ensemble forecasting of species distributions”. *Ecography*, 32, pp. 369-373.

VITASSE Y, PORTE AJ, KREMER A, MICHALET R, DELZON S., 2009. – “Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology”. *Oecologia*, 161, pp. 187-198.

WIPF S, RIXEN C., 2010. – “A review of snow manipulation experiments in Arctic and alpine tundra ecosystems”. *Polar Research*, 29, pp. 95-109.

YOCCOZ NG, IMS RA., 1999. – “Demography of small mammal in cold regions: the importance of environmental variability”. *Ecological Bulletins*, 47, pp. 137-144.

ZIELLO C, ESTRELLA N, KOSTOVA M, KOCH E, MENZEL A., 2009. – “Influence of altitude on phenology of selected plant species in the Alpine region (1971-2000)”. *Climate Research*, 39, pp. 227-234.

ZIMMERMANN NE, KIENAST F., 1999. – “Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach”. *Journal of Vegetation Science*, 10, pp. 469-482.

ZIMMERMANN NE, YOCCOZ NG, EDWARDS TC, MEIER ES, THUILLER W, GUISAN A, SCHMATZ DR, PEARMAN PB., 2009. – “Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species”. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, pp. 19723-19728.

RÉSUMÉS

Les écosystèmes alpins vont être grandement influencés par les changements climatiques à venir, mais d'autres facteurs, tels que l'utilisation des terres ou les espèces invasives, pourront aussi jouer un rôle important. Le climat peut influencer les écosystèmes à différents niveaux, et nous en décrivons certains, en mettant l'accent sur les méthodes utilisées et les données disponibles. Le climat peut d'abord modifier la phénologie des espèces, comme la date de floraison des plantes ou la date d'éclosion des insectes. Il peut ensuite affecter directement la démographie des espèces (survie, reproduction, dispersion) et donc à terme leur répartition. Il peut enfin agir sur les interactions entre espèces – le couvert neigeux par exemple modifie le succès de certains prédateurs. Une caractéristique des écosystèmes alpins est la présence d'un manteau neigeux important et pourtant l'influence de la neige reste relativement mal connue, en particulier pour des raisons logistiques. Même si nous avons fait des progrès importants dans le développement de modèles prédictifs, surtout pour ce qui est de la répartition des plantes alpines, il reste à mettre en place des réseaux d'observations et d'expériences permettant de mieux tenir compte de la variabilité des écosystèmes alpins et des interactions avec le climat.

Alpine ecosystems will be greatly impacted by climatic change, but other factors, such as land use and invasive species, are likely to play an important role too. Climate can influence ecosystems at several levels. We describe some of them, stressing methodological approaches and available

data. Climate can modify species phenology, such as flowering date of plants and hatching date in insects. It can also change directly population demography (survival, reproduction, dispersal), and therefore species distribution. Finally it can effect interactions among species –snow cover for example can affect the success of some predators. One characteristic of alpine ecosystems is the presence of snow cover, but surprisingly the role played by snow is relatively poorly known, mainly for logistical reasons. Even if we have made important progress regarding the development of predictive models, particularly so for distribution of alpine plants, we still need to set up observational and experimental networks which properly take into account the variability of alpine ecosystems and of their interactions with climate.

INDEX

Mots-clés : biodiversité, écosystème, modélisation, phénologie, population

Keywords : biodiversity, ecosystem, modelling, phenology