

1 **Le Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* en Suisse romande : victime du** 2 **réchauffement climatique ?¹**

3

4 Pierre - Alain Ravussin et Daniel Arrigo

5

6 [chapeau] Après son installation dans l'ouest de la Suisse à la fin des années 1960, le Gobemouche noir a connu
7 une phase d'expansion durant une quinzaine d'années. Depuis lors, ses populations marquent le pas. Ce travail
8 analyse les données de suivi de deux populations en mettant en évidence l'influence du réchauffement climatique
9 qui se révèle un facteur essentiel à prendre en compte pour la survie de cette espèce dans nos régions.

10

11 Dans le débat d'idées suscité par les effets du réchauffement climatique, l'une des conséquences les plus
12 fructueuses aura peut-être été de stimuler la recherche sur les implications que cette modification radicale des
13 conditions de vie provoque sur les espèces vivantes et les réponses que ces dernières peuvent y apporter. Parmi
14 les diverses conséquences envisageables, figurent entre autres la modification de l'aire de répartition ou de la
15 distribution altitudinale, ainsi que des changements dans le déroulement des étapes du cycle annuel.

16 Les oiseaux représentent des bioindicateurs particulièrement intéressants pour l'analyse des conséquences des
17 modifications climatiques. On les trouve pratiquement dans tous les milieux. Leur répartition, au moins dans nos
18 régions, est connue très précisément. Pour nombre d'espèces, des paramètres tels que l'effectif nicheur ou la
19 densité ont été déterminés précisément, souvent depuis des décennies et les moindres modifications, portant sur
20 les nicheurs comme sur les migrants sont bien documentées.

21 La tentation de vouloir associer les modifications récentes de statut de certaines espèces au phénomène du
22 réchauffement climatique global est grande, d'autant que, l'expérimentation étant impossible à envisager vu le
23 nombre de paramètres entrant en ligne de compte, seules des données d'ordre corrélatives peuvent
24 généralement être fournies.

25 Le Gobemouche noir s'est d'emblée taillé sa part de célébrité dans ce débat suite à la publication en 2001 dans
26 la prestigieuse revue scientifique « Nature » d'un article de Christiaan Both et Marcel Visser (2001). Pour ces
27 auteurs néerlandais, l'arrivée du Gobemouche noir en Europe est en grande partie commandée par des
28 phénomènes endogènes (hormones, ...), eux-mêmes dirigés par la saison, alors que le réchauffement climatique
29 qui affecte en particulier l'Europe implique un développement plus précoce des populations de proies dont
30 dépend dans une large mesure le développement de ses jeunes. La présence du Gobemouche noir qui vient se
31 reproduire dans nos contrées serait ainsi retardée par rapport aux conditions qui prévalaient il y a quelques
32 décennies. Plus familièrement, dans ses territoires de reproduction européens, le Gobemouche noir arriverait en
33 retard pour le repas.

34 Cette espèce présente des qualités particulières pour intervenir dans ce débat. En premier lieu, elle adopte
35 facilement les nichoirs artificiels, au point que, dans les secteurs qui en sont équipés, la nidification en cavité de

¹ Version actualisée d'une communication présentée lors du colloque interrégional d'ornithologie le 10 mars 2007 à Fribourg

36 pic demeure l'exception. On peut donc facilement suivre l'effectif des couples nicheurs et mesurer des
37 paramètres tels que la grandeur ou la date de ponte, le taux d'éclosion, le succès d'élevage, etc. Sa biologie a
38 fait l'objet de quantités de recherches et est maintenant très bien connue (Lundberg & Alatalo 1992). Avec la
39 Mésange charbonnière *Parus major*, c'est probablement l'espèce d'oiseau la plus étudiée en Europe.
40 Contrairement aux mésanges, c'est un migrateur au long cours qui hiverne en Afrique de l'ouest essentiellement
41 au nord du golfe de Guinée (Cramp & Simmons 1993). Il arrive dans nos régions au mois d'avril et rejoint ses
42 quartiers d'hiver africains en août-septembre. Sa présence dans ses territoires de nidification est donc courte et,
43 contrairement à la plupart des espèces de passereaux, l'espèce n'a qu'une ponte annuelle dont la grandeur est
44 relativement limitée, généralement entre 5 et 7 oeufs.

45 En Suisse romande, quelques populations de Gobemouche noir font l'objet d'un suivi détaillé depuis de
46 nombreuses années. A Baulmes VD (46°47N, 6°32E), au pied sud du massif du Jura, à 650 m d'altitude l'étude
47 a démarré en 1980 et sur la rive nord du lac de Neuchâtel, à Onnens VD et Corcelles-près-Concise VD (46°83N,
48 6°70E), la recherche a débuté en 1986. Ces suivis à long terme fournissent des données uniques permettant
49 d'analyser l'influence de la modification du climat sur l'évolution de certains paramètres de la biologie du
50 Gobemouche noir. C'est le but de ce travail qui s'attache à confronter les données météorologiques et
51 phénologiques à l'évolution de la population et à la nidification du Gobemouche noir en Suisse romande. Les
52 milieux dans lesquels sont installés les nichoirs, ainsi que les méthodes suivies dans le contrôle des populations
53 ont déjà fait l'objet de descriptions détaillées dans des articles antérieurs (Ravussin & Neet 1995, Ravussin & al
54 2007).

55

56 **Le réchauffement global et son influence**

57 Le réchauffement global ou réchauffement climatique global se manifeste par une augmentation de la
58 température moyenne des océans et de l'atmosphère à l'échelle mondiale sur de nombreuses années.
59 L'émergence de ce concept date de la fin du XXe siècle. Ses premières mentions ont été mises en doute et
60 parfois violemment critiquées, mais, petit à petit, des données de plus en plus précises ont confirmé l'existence
61 d'un réchauffement climatique à l'échelle mondiale. Ces tendances ont été décrites, puis développées par le
62 Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) qui produit régulièrement des rapports
63 auxquels participent plus de 2500 scientifiques provenant de plus de 130 pays (www.ipcc.ch).
64 Pour la Suisse, nous disposons de données de température et de précipitations issues de nombreuses stations
65 de mesure depuis 1864. Ces données, fournies par le site de Météo suisse (www.meteosuisse.ch) permettent
66 d'apprécier l'évolution de la situation. La Figure 1 présente la température moyenne printanière (mars, avril et
67 mai) en Suisse entre 1864 et 2010. La valeur de référence est calculée à partir de la moyenne des années 1961-
68 1990. Ce graphe fait bien ressortir l'alternance de printemps plus chauds (en rouge) et plus froids (en bleu) que
69 cette moyenne et leur succession apparemment sans tendance bien marquée jusque dans les années 1940. Une
70 première série de printemps successifs particulièrement chauds est notée entre 1940 et 1950. Mais le
71 phénomène le plus remarquable est leur généralisation et leurs maximas de 1985 à 2010.
72 L'effet du réchauffement climatique est compliqué à mettre en évidence. Une modification de l'aire de répartition

73 d'une espèce, de son abondance, ou de ses dates de reproduction ou de passage peut être attribuée à ce
74 phénomène, mais il est en général très difficile d'isoler ce facteur d'autres influences, comme la modification de
75 l'habitat ou des ressources trophiques par exemple, susceptibles d'intervenir dans la biologie d'une espèce. On
76 dispose pourtant actuellement de données robustes montrant par des tendances générales la réalité du
77 phénomène. Les aires de répartition ont pu être analysées de manière détaillée dans des groupes pour lesquels
78 elles sont bien connues. C'est le cas par exemple des Lépidoptères (papillons). En Grande Bretagne, en étudiant
79 35 espèces de papillons sédentaires, la limite de l'aire de répartition de 63% d'entre eux s'est déplacée de 35 à
80 240 km plus au nord (Parmesan & *al.* 1999). Les « Atlas des oiseaux nicheurs » ont également servi de base à
81 de telles analyses. Toujours en Grande Bretagne, Thomas & Lennon (1999) ont utilisé les cartes de répartition
82 des deux atlas disponibles, le premier issu des recensements de 1968-72 et le second de 1988-91. Sur un panel
83 d'espèces bien ciblées, ils concluent que celles à répartition méridionale ont en moyenne gagné 19 km en
84 direction du nord, alors que les espèces à répartition boréale ne montrent pas de modification particulière de leur
85 limite sud. A l'échelle mondiale, une méta-analyse très fouillée (Parmesan & Yohe 2003) examinant de manière
86 statistique les tendances de plus de 1700 espèces animales et végétales de nombreux taxons et de diverses
87 régions, montre un déplacement significatif moyen de 6,1 km par décennie vers les pôles des aires de répartition.
88 L'autre aspect fondamental de l'influence du réchauffement climatique est son effet sur les phénophases. La
89 phénologie étudie l'apparition d'événements périodiques déterminée par les variations saisonnières du climat. La
90 phénologie végétale par exemple, étudie, au cours des saisons, les phénomènes périodiques de croissance et de
91 développement des plantes, comme le déploiement des feuilles, la floraison et la coloration des feuilles en
92 automne (Brügger & Vassela 2003). On dispose en Suisse de nombreuses données dont certaines sont établies
93 sur le très long terme. L'apparition de la première feuille du marronnier officiel est relevée à Genève depuis 1808
94 et la date de floraison des cerisiers dans la campagne de Liestal BL depuis 1894. Des indications beaucoup plus
95 vastes existent depuis l'avènement du « Réseau phénologique suisse » au début des années 1950 (données de
96 MétéoSuisse). On sait très bien qu'il peut exister des différences importantes d'une année à l'autre dans le
97 développement de la végétation. Ce développement peut être par exemple favorisé par une température
98 anormalement douce au premier printemps, mais ensuite un retour du froid peut, plus tard limiter le
99 développement d'espèces dont la floraison ou le débourrage des feuilles sont plus tardifs. Les très nombreuses
100 données issues du « Réseau phénologique suisse » sont prises en compte et synthétisées dans ce qu'on appelle
101 « l'indice du printemps » . Il s'agit d'une mesure statistique fondée sur différentes plantes et différents stades de
102 développement. La Figure 2 montre comment l'indice du printemps a évolué de 1950 à 2010. Ce graphique
103 montre des fluctuations sans tendances particulières entre 1950 et 1978. Entre 1978 et 1988, les années tardives
104 dominant clairement alors que c'est l'inverse entre 1989 et 2003. Globalement, les observations phénologiques
105 effectuées en Suisse depuis 1951 démontrent une nette tendance à l'apparition plus précoce des phases
106 printanières de développement de la végétation durant ces dernières décennies (Schneiter *et al.* 2002) et Defila
107 & Schneiter (2005) ont par exemple pu montrer que le débourrage des feuilles au printemps s'est accéléré de 18
108 à 20 jours sur le Plateau suisse entre 1950 et 2000.

109 Le développement de la végétation a une importance capitale pour certaines espèces d'insectes dont les larves

110 se développent à un moment précis du débourrage des feuilles par exemple. L'apparition du stade convenable
111 peut être plus ou moins précoce suivant les années, mais aussi la durée du stade favorable peut être modulée
112 par l'évolution de la température.

113 On observera des espèces capables de s'adapter à de telles modifications en modifiant leurs phénophases alors
114 que d'autres semblent éprouver de grosses difficultés à le faire (Crick 2004). Ces dernières espèces, ne
115 parvenant pas à adapter leurs déplacements ou leur saison de reproduction peuvent se trouver en décalage avec
116 l'abondance de leurs ressources et connaître ainsi des déclin plus ou moins marqués. Le travail de Parmesan &
117 Yohe (*op. cit.*) mentionne ainsi une avance moyenne de 2,3 jours par décade de la période de reproduction pour
118 les espèces analysées.

119 On sait que la date à laquelle une espèce se reproduit est souvent déterminante sur son succès de reproduction.
120 C'est particulièrement vrai chez certaines espèces oiseaux, pour qui il est essentiel d'adapter la période de
121 reproduction aux disponibilités alimentaires, de manière à pouvoir fournir aux jeunes un maximum de nourriture.
122 En affectant de manière différente certains organismes, le réchauffement climatique peut donc aboutir à un
123 décalage entre l'arrivée d'une espèce et le pic d'abondance de ses proies. Dans le cas particulier du
124 Gobemouche noir, ce phénomène est présenté dans la figure 3.

125 Cette espèce a fait l'objet d'analyses approfondies dans de nombreux pays d'Europe, mais les résultats les plus
126 remarquables sont ceux obtenus par l'équipe de Christiaan Both aux Pays-Bas. L'un de ses résultats les plus
127 spectaculaires met en évidence la corrélation étroite entre la tendance démographique à long terme des
128 populations néerlandaises de ce petit passereau et sa capacité à adapter sa date de ponte aux conditions
129 climatiques. Ainsi le pic d'abondance des chenilles est logiquement corrélé à la température moyenne du
130 printemps et les populations de Gobemouche noir en déclin (certaines ont perdu près de 90% de leurs effectifs
131 nicheurs) sont celles qui subissent un pic d'abondance des chenilles particulièrement précoce, sans parvenir à
132 accélérer leur date de ponte. Au contraire, les populations bénéficiant de pics d'abondance des chenilles plus
133 tardifs et capables de pondre plus précocement voient leurs effectifs se maintenir (Both & al. 2006).

134

135 **Evolution de l'effectif des populations**

136 Le contrôle systématique des réseaux de niochirs installés à Baulmes depuis 1980 et entre Grandson et Concise
137 depuis 1989 fournit des données très précises sur l'évolution de l'effectif des nicheurs. Un nid est compté comme
138 tel dès qu'il contient au moins un œuf. Si, à l'origine, le Gobemouche noir niche dans une cavité naturelle
139 creusée par un pic, chez nous, cette situation est devenue exceptionnelle. Elle l'est d'autant plus dans nos
140 réseaux que l'offre en niochir est largement pléthorique et que, chaque printemps à l'arrivée des gobemouches
141 noirs chanteurs, nous plaçons des niochirs dans les rares secteurs où il se cantonne et qui en sont dépourvus.
142 L'effectif des couples nicheurs est donc déterminé avec une grande précision. Comme cet effectif dépend
143 grandement du nombre de niochirs à disposition, il est présenté sous forme de proportion de niochirs occupés
144 par le Gobemouche noir dans la figure 4. Après une implantation dans la région du Nord vaudois à la fin des
145 années 60, on observe à Baulmes une augmentation d'abord modeste, puis importante de ses effectifs jusqu'au
146 milieu des années 80. Par la suite, malgré une offre en niochirs maintenue, voire augmentée, ses populations ont

147 régulièrement diminué durant près de 20 ans. Sans atteindre la même amplitude, la diminution se manifeste
148 également pour les populations de la zone comprise entre Onnens et Corcelles-près-Concise.

149

150 **Arrivée en Suisse romande**

151 Le Gobemouche noir est l'un des passereaux dont l'arrivée printanière en Suisse romande a été le mieux
152 documentée depuis le début du 20^e siècle. Abondante lors de son passage, présente dans pratiquement tous les
153 milieux de la plaine à la montagne, l'espèce a eu sa première observation annuelle régulièrement transmise par
154 de nombreux observateurs à la Centrale ornithologique romande et publiée dans les chroniques ornithologiques
155 saisonnières de la revue Nos Oiseaux. Cette date d'arrivée est donc très bien documentée et peut être analysée
156 en détail. Les données disponibles vont de 1919 à 2010. Seules 12 années manquent dans cette série, toutes
157 comprises entre 1920 et 1945. La figure 5 présente ces données lissées par périodes de 5 ans. On relèvera la
158 tendance générale à la baisse, mais aussi des périodes où cette baisse est plus prononcée, par exemple de
159 1950 à 1955 et aussi de 1964 à 1967, ou encore de 2006 à 2008. D'autres périodes qui tranchent avec une
160 arrivée plutôt tardive comme par exemple 1976 à 1979 ou 1988 à 1992. Il convient de rappeler que ces données
161 sont des moyennes sur 5 ans, l'année 2008 correspondant à la moyenne des années 2006 à 2010. Globalement,
162 la première observation se situait en moyenne le 22 avril entre 1920 et 1929, le 23 avril entre 1930 et 1939, le 16
163 avril entre 1940 et 1949, le 12 avril durant les 3 décennies suivantes de 1950 à 1979. Entre 1980 et 1989, cette
164 date était à nouveau plus précoce de quelques jours, avec une première observation en moyenne le 9 avril, puis
165 le 8 entre 1990 et 1999. Durant la première décennie du 21^e siècle la date moyenne de première observation est
166 même le 4 avril. Entre 2006 et 2010, le premier Gobemouche noir a même été vu déjà en mars à 3 reprises. En
167 première analyse, les Gobemouches noirs arrivent chez nous près de deux semaines plus tôt qu'il y a un siècle. Il
168 faut toutefois nuancer cette affirmation pour plusieurs raisons. D'abord, la pression d'observation est beaucoup
169 plus importante actuellement et elle n'a fait qu'augmenter durant toute la deuxième partie du 20^e siècle. Les
170 ornithologues du début du siècle passé étaient peu nombreux et leur présence n'était sans doute pas aussi
171 constante qu'actuellement sur le terrain. En 1930, seuls 20 à 30 personnes transmettaient leurs observations. En
172 1950, ils étaient près de 45. La publication des chroniques saisonnières et des bulletins d'information a ensuite
173 incité les observateurs à mieux communiquer leurs données. Dans les années 60, la publication du « Brutvögel
174 der Schweiz » (Glutz 1962) offrait aux ornithologues la possibilité de déterminer si une observation était
175 « normale » ou au contraire hors norme, facilitant leur transmission et leur publication. En 1980, plus de 115
176 ornithologues transmettaient leurs constats. Le récent engouement pour les données en ligne a encore accru le
177 phénomène avec 180 observateurs en 2000 et plus de 350 en 2008. Un oiseau rare ou isolé a beaucoup plus de
178 chances d'être détecté et annoncé avec un nombre élevé d'observateurs très bien formés.

179 Un autre problème lié à ce type de données est que le premier gobemouche de l'année est un oiseau atypique
180 par rapport au reste du transit et il ne fournit pas une idée du passage moyen de l'espèce. De plus, il se peut, et
181 cela est même probable, que les premiers oiseaux qui transitent dans nos régions ne soient pas ceux qui y
182 nichent. La prise en compte des chanteurs serait sans doute un meilleur paramètre pour analyser l'évolution de la
183 date d'arrivée de nos nicheurs, mais malheureusement ces données ne sont pas disponibles en nombre

184 suffisant. Sur la base de telles données, il est donc difficile, voire impossible de déterminer précisément et dans
185 quelle mesure les Gobemouches noirs nicheurs ont accéléré leur arrivée en Suisse, tout particulièrement depuis
186 le milieu des années 1990, en réponse au réchauffement climatique.

187

188 **Date de reproduction**

189 De nombreuses espèces d'oiseaux peuvent se reproduire à plusieurs reprises dans la saison et leur période de
190 reproduction s'étend sur plusieurs mois. C'est par exemple le cas de l'Hirondelles de fenêtre *Delichon urbicum*
191 qui peut à l'occasion élever jusqu'à 3 nichées annuelles. La première ponte est déposée dans les premiers jours
192 de mai et les derniers jeunes de la troisième nichée peuvent s'envoler jusqu'aux premiers jours d'octobre
193 (Maumary, Vallotton et Knaus, 2007). Toutefois, pour certaines espèces, la période de reproduction est
194 beaucoup plus courte et nécessite une adaptation précise à des conditions qui procurent une abondance
195 temporaire des ressources alimentaires. Nombre d'anatidés, de limicoles et de passereaux se déplacent en avril-
196 mai sur des milliers de kilomètres pour atteindre la toundra arctique où ils vont profiter d'une manne très
197 abondante et très nutritive mais toute temporaire. Le Faucon d'Eléonore *Falco eleonora* niche en automne sur
198 des îles méditerranéennes. Sa période de reproduction correspond au moment du passage des nombreux
199 passereaux migrateurs dont il se nourrit.

200 Dans nos régions, les mésanges et le Gobemouche noir nichent au printemps. Ces espèces élèvent leurs jeunes
201 essentiellement à partir de chenilles de lépidoptères particulièrement abondantes lors du débourrage des feuilles.
202 Pour la Mésange charbonnière par exemple, les travaux de Perrins (1965) réalisés dans les bois de Marley à
203 Oxford avaient permis de montrer la relation existant entre la date moyenne annuelle de ponte et la somme des
204 températures de mars et avril, les printemps chauds se caractérisant par une date de ponte plus précoce. La
205 liaison entre cette date de ponte et l'abondance des chenilles du papillon *Operophtera brumata* sur les chênes
206 était ensuite établie et se confirmait de manière encore plus nette chez la Mésange bleue *Parus caeruleus*, chez
207 qui par exemple, la grandeur de ponte passe d'une valeur de l'ordre de 12 à 13 œufs lorsque la ponte est initiée
208 vers le 10 avril, alors qu'elle est inférieure à 9 un mois plus tard (Lack 1968). La liaison entre les deux paramètres
209 se comprend parfaitement si l'on sait que l'abondance des chenilles va se manifester durant environ 3 semaines,
210 au terme desquelles les chenilles se transforment en chrysalides nettement moins profitables pour les oiseaux
211 (Visser & al. 2006).

212 Le contrôle régulier des niochirs durant la saison de reproduction permet de savoir à quel moment les oiseaux
213 nichent. Le paramètre le plus employé pour caractériser la date de reproduction est la date de ponte du premier
214 œuf. La plupart des passereaux pondent 1 œuf par jour. La découverte d'une ponte non encore incubée nous
215 permet donc de déterminer cette date. Une ponte de 3 œufs découverte le 12 mai a été initiée le 10. On sait que
216 cette date de ponte est un paramètre caractéristique, précis et constant dans une population. Von Haartmann
217 (1990) l'a par exemple suivie durant plus de 50 ans dans le sud de la Finlande dans la deuxième moitié du 20^e
218 siècle et la différence entre le début et la fin de l'étude restait inférieure à un jour !

219 La date de ponte a pu être déterminée à Baulmes depuis 1980 et sur la rive nord du lac de Neuchâtel depuis
220 1989. A Baulmes la ponte est déposée en moyenne dix jours plus tôt actuellement qu'en 1980 et la modification

221 s'est surtout manifestée depuis 1995 (Figure 6). Sur la rive nord du lac de Neuchâtel, la ponte est également plus
222 précoce actuellement d'environ 6 jours. Cette tendance globale cache néanmoins de très importantes variations
223 interannuelles. Ainsi en 1991, la ponte moyenne avait plus de 10 jours de retard et en 2000, l'avance était de 7
224 jours par rapport à la tendance générale donnée par la courbe de la figure 6. Ce phénomène de retard ou
225 d'avance est parfaitement associé entre les deux populations avec uniquement de légères différences. Ainsi, en
226 1991, le retard n'était « que » de 6 jours entre Onnens et Corcelles-près-Concise et en 2000, l'avance était de 8
227 jours.

228 La relation entre la date de ponte et les conditions climatiques du printemps est également bien claire. La figure 7
229 montre que les Gobemouches noirs pondent plus tôt lorsque le printemps est précoce. En prenant comme
230 descripteur de cette douceur printanière la somme des températures moyennes d'avril et de mai, la corrélation
231 est clairement significative.

232 Ce phénomène n'est pas particulier à la Suisse romande puisqu'une étude réalisée sur 22 populations d'Europe
233 suivies entre 1980 et 2000 permet de constater que la ponte est devenue plus précoce chez 14 d'entre elles et
234 que ce phénomène est étroitement corrélé avec le réchauffement climatique (Both & al. 2004, Both 2008). Les
235 populations situées dans des régions non affectées par le réchauffement n'ont pas modifié leur date de ponte.
236 Cette modification de la date de ponte se comprend parfaitement lorsqu'on la met en relation avec la grandeur de
237 ponte (nombre d'œufs par ponte) moyenne. Les données issues de 437 nids pour lesquels ces deux éléments
238 ont pu être mesurés à Baulmes entre 1980 et 2010 font ressortir une relation essentielle. Les pontes les plus
239 précoces sont celles qui comptent le plus d'œufs (Figure 8). La grandeur de ponte moyenne est de l'ordre de 7
240 œufs si la ponte est initiée vers fin avril début mai, alors qu'elle est inférieure à 5.5 dès le 20 mai. A Baulmes, une
241 analyse détaillée de ce phénomène avait montré que la diminution est de l'ordre de 0,07 œufs par jour (Ravussin
242 & Neet 1995). Le retard de ponte par rapport à des conditions optimales est donc un facteur négatif important. On
243 observera que la diminution est manifeste dès les premières pontes en début de saison. La précocité est donc un
244 élément favorable essentiel pour les couples. On peut même se demander si des pontes encore plus précoces
245 seraient plus grandes et on comprend que la date d'arrivée de nos nicheurs soit d'une importance vitale, ce
246 d'autant plus que la comparaison de la date de ponte avec d'autres populations en Europe montre que celle-ci
247 est déjà relativement tardive par rapport à la latitude (Ravussin & Neet *loc. cit.*).

248

249 **Victime du réchauffement global ?**

250 Le Gobemouche noir a connu une phase d'expansion remarquable en Suisse romande entre 1960 et 1985
251 durant une période où les printemps tardifs étaient largement dominants. Depuis lors, la plupart de ses
252 populations ont régressé. Or la phase actuelle de réchauffement a débuté à la même époque. En Suisse, la
253 température moyenne s'est élevée de deux degrés environ depuis lors et les printemps précoces sont devenus la
254 règle. Il est tentant d'attribuer cette raréfaction au phénomène du réchauffement climatique qui, en accélérant le
255 développement de la végétation au printemps, provoque un développement plus précoce des populations
256 d'insectes qui s'en nourrissent. Les Gobemouches noirs adultes consomment essentiellement des insectes
257 volants, mais les larves, elles, constituent une nourriture bien plus profitable pour le développement des

258 poussins. On sait d'ailleurs que de nombreuses espèces de passereaux forestiers (comme la Mésange
259 charbonnière par exemple) calquent leur période de reproduction sur le développement de la végétation, lui-
260 même dépendant directement de la somme des températures au premier printemps, de manière à élever leurs
261 jeunes lors de l'abondance maximale des chenilles. Pour la Mésange charbonnière qui hiverne dans les zones où
262 elle niche, le défi semble simple, mais pour le Gobemouche noir, rien ne permet de prévoir l'avance ou le retard
263 du printemps depuis ses zones d'hivernage.

264 L'unique ponte annuelle du Gobemouche noir est d'autant plus importante qu'elle est plus précoce. La grandeur
265 de ponte diminue de manière nette lorsque la ponte est plus tardive. On comprend qu'une accélération du
266 développement de la végétation au printemps puisse se révéler négative. Pour s'adapter à cette situation,
267 l'espèce devrait nicher de plus en plus tôt. Les mesures phénologiques très précises du développement de la
268 végétation dont on dispose en Suisse (Defila & Schneider 2005) ont montré que le débourrage des feuilles au
269 printemps, dont dépend le développement des chenilles s'est accéléré d'une vingtaine de jours entre 1950 et
270 2000. Le Gobemouche noir a donc sans doute accéléré son arrivée en Europe, mais pas suffisamment pour
271 parfaitement profiter de cette situation nouvelle. En comparant la date d'arrivée et la date de ponte du
272 Gobemouche noir dans nos régions durant la période de suivi précis (1980-2010), la tendance semble montrer
273 que l'arrivée ne s'est pas suffisamment accélérée par rapport à ce que montre la ponte. Il existe sans doute un
274 délai incompressible après l'arrivée des oiseaux sur les territoires de nidification, pour leur permettre la mise en
275 route du cycle de reproduction (Figure 9)

276 Dans la région de Baulmes, les nichoirs utilisés par le Gobemouche noir sont installés en forêts de feuillus ou
277 mélangées, en lisière, dans des bosquets, des haies et des vergers. Entre Grandson et Concise, les nichoirs sont
278 situés en forêt riveraine et dans des parcs. La grande variété de ces milieux et des arbres et arbustes présents
279 créent des conditions trophiques variables auxquelles les oiseaux doivent pouvoir s'adapter. Le débourrage des
280 feuilles des différentes espèces d'arbres ne se produit pas simultanément. Les frênes *Fraxinus excelsior* et les
281 noyers *Juglans regia* sont beaucoup plus tardifs, de près d'un mois que les noisetiers par exemple. Le grand
282 nombre de nichoirs à disposition et la variété des milieux présents aboutissent sans doute à des adaptations
283 locales variables d'une année à l'autre. De même, les conditions régnant au printemps se révèlent capitales pour
284 la réussite de la nidification. Un printemps pluvieux durant la phase d'abondance des chenilles est parfaitement
285 supporté par la Gobemouche noir, alors qu'une période froide et/ou pluvieuse plus tard a des effets très marqués
286 sur la survie des jeunes qui sont alors nourris essentiellement à partir d'insectes volants.

287 Les nichoirs installés abritent bien sûr d'autres espèces, parmi lesquelles la Mésange charbonnière est largement
288 dominante. En première approximation, cette espèce sédentaire et bien représentée devrait pouvoir adapter sa
289 date de ponte beaucoup plus facilement. En effet, étant présente sur ses territoires de reproduction depuis l'hiver,
290 elle devrait pouvoir disposer de tous les indicateurs phénologiques permettant d'adapter sa date de ponte au
291 mieux. Si les données précises et à long terme concernant l'adaptation de sa période de reproduction font défaut
292 pour nos réseaux, il est toutefois possible de montrer cette capacité d'adaptation sur un laps de temps plus court.
293 La comparaison des dates moyennes de ponte du Gobemouche noir et de la Charbonnière entre 2000 et 2010
294 est donnée dans la figure 10. On peut remarquer que la date moyenne de ponte de la Charbonnière est toujours

295 plus précoce que celle du Gobemouche noir, mais que la différence est fort variable d'une année à l'autre, variant
296 de 14 jours au minimum en 2006, à 30 jours au maximum en 2007 ou 2010. On note également que la variabilité
297 de date de ponte chez la charbonnière, du 12 avril en 2000 au 27 avril en 2008 (soit 15 jours) est plus marquée
298 que chez le Gobemouche noir où elle ne diffère que de 9 jours (min. : 6 mai en 2000, max. : 15 mai en 2001).
299 Ainsi, il semble que la Charbonnière parvienne à mieux adapter sa ponte à la variabilité des conditions
300 printanières.

301 En fait le phénomène semble nettement plus complexe. Si la Charbonnière pond plus tôt lors de printemps doux,
302 la date étant d'autant plus précoce que la somme des températures de mars et d'avril est élevée et que le
303 phénomène se vérifie avec le Gobemouche noir pour les sommes des températures d'avril et mai, on n'observe
304 aucune corrélation entre la date de ponte du Gobemouche noir et celle de la Mésange charbonnière ($r = ; p$). Les
305 études à long terme réalisées ailleurs en Europe montrent d'ailleurs que l'adaptation de la date de ponte des
306 populations de Mésanges charbonnières n'est pas aussi claire et conséquente qu'on pourrait l'imaginer à
307 première vue. Le pic d'abondance des chenilles a ainsi avancé d'environ 15 jours entre 1985 et 2005 tant au
308 Royaume-Uni qu'aux Pays-Bas et dans ces deux pays la date de ponte de la Mésange charbonnière est
309 progressivement devenue plus précoce. Ces deux paramètres sont en étroite corrélation avec la température
310 moyenne de la période précédant la ponte (Both 2010). Mais, alors que dans la région d'Oxford, l'intervalle entre
311 le pic de nourriture et la période de reproduction ne subissait pas de modification durant ce laps de temps
312 (Cresswell & Mc Cleery 2003, Charmantier & al. 2008), aux Pays Bas, on observe un décalage. Les mésanges
313 certes avancent leur date de reproduction, mais pas aussi vite que ne le fait le pic d'abondance des chenilles
314 (Visser & al. 1998, Both et al. 2009).

315 C'est sans doute là l'un des aspects fondamentaux affectant les populations de Gobemouches noirs dans l'ouest
316 de la Suisse. Leur arrivée sur les territoires de nidification est certes plus précoce d'environ 10 jours actuellement
317 que dans les années 80. Toutefois cette avance serait encore insuffisante pour profiter pleinement du pic
318 d'abondance actuel des chenilles dont l'avance s'est encore plus marquée.

319

320 Citer Laaksonen et al (Oikos2006), Both, C., R. G. Bijlsma & M. Visser (2005) et Hüppop et Winkel 2006 en
321 trouvant les pages

322

323 **Résumé**

324 Le Gobemouche noir s'est installé à la fin des années 1960 dans la région de Grandson VD dans l'ouest de la
325 Suisse, suite à une vague expansive. Il s'est répandu et a augmenté ses effectifs dans cette région jusqu'au
326 milieu des années 1980, mais depuis lors, ses populations régressent ou ne maintiennent leurs effectifs nicheurs
327 qu'avec peine. Cette régression coïncide avec la phase récente de réchauffement climatique qui affecte l'Europe
328 centrale et la Suisse en particulier. Depuis lors, le Gobemouche noir a avancé sa date de ponte de 8 à 10 jours
329 en moyenne, mais cette avance ne semble pas suffisante pour profiter pleinement du pic d'abondance des
330 chenilles de lépidoptères qui, en suivant le débourrage des feuilles, serait actuellement de 15 à 20 jours plus
331 précoce qu'il y a 50 ans. Comme l'espèce n'a qu'une seule ponte annuelle d'autant plus grande qu'elle est plus
332 précoce et que le renouvellement de la population dépend essentiellement de sa propre production, ce décalage
333 entre le pic d'abondance des proies et la période de reproduction du Gobemouche noir pourrait se révéler critique
334 pour le maintien de cette espèce dans la région.

335

336 **Zusammenfassung**

337

338 **Summary**

339

340

340

341 **Bibliographie**

342

- 343 • Both, C. & Visser, M.E (2001) : Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-
344 distance migrant bird. *Nature* 411, 296-298.
- 345 • Both C., Artemyev A.A., Blaauw B., Cowie R.J., Dekhuijzen A.J., Eeva T., Enemar A., Gustafsson L.,
346 Ivankina E.V., Järvinen A., Metcalfe N.B., Nyholm N.E.I., Potti J., Ravussin P.-A., Sanz J.J., Silverin B.,
347 Slater F.M., Sokolov L.V., Winkel W., Wright J., Zang H. & Visser M.E. (2004) : Large-scale
348 geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proc. R. Soc. Lond. B*
349 271: 1657–1662.
- 350 • Both, C., R. G. Bijlsma & M. Visser (2005) : Climatic effects on timing of spring migration and breeding in
351 a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *J. Avian Biol.* 36 : 368-373.
- 352 • Both, C., S. Bouwhuis, C.M. Lessells, M. Visser (2006) : Climate change and population declines in a
353 long-distance migratory bird. *Nature* 441, 81-83
- 354 • Both, C. (2008) : Climate change and the advance of laying date in the Pied Flycatchers *Ficedula*
355 *hypoleuca* : The Harz and the rest of Europe. *Vogelkdl. Ber.Niedersachs.* 40 : 91-97.
- 356 • Both, C., M. van Asch, R.G. Bijlsma, & al. (2009) : Climate change and unequal phenological changes
357 across four trophic levels : constraints or adaptation. *Journal of Animal Ecology* 78 : 73-83.
- 358 • Both, C. (2010) : Food availability, mistiming, and climatic change. *In* : Møller, A. P., W. Fiedler & P.
359 Berthold (Eds) : *Effects of Climate Change on Birds* : pp 129-147. Oxford University Press.
- 360 • Brügger, R. & A. Vassella (2003) : *Les plantes au cours des saisons. Guide pour observations*
361 *phénologiques*. Geographica Bernensia.
- 362 • Cramp, S. & C.M. Perrins (1993) : *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa.*
363 *The Birds of the Western Palearctic. Vol VII.* Oxford University Press.
- 364 • Cresswell, W. & R. H. McCleery (2003) : How Great tits maintain synchronization of their hatch date with
365 food supply to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology* 72 : 356-366.
- 366 • Crick, H. Q. P. (2004) : the impact of climate change on birds. *Ibis* 146 (Suppl 1). 48-56.
- 367 • Charmantier, A., R. H. McCleery, L. R. Cole, & al. (2008) : Adaptive phenotypic plasticity in response
368 to climate change in a wild bird population. *Science* 320 : 800-803.
- 369 • Defila (C.) & Schneiter (D.) 2005 : Observations phénologiques des plantes du Jura suisse, 1951-2002.
370 *Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.* : 128 : 81-90.
- 371 • Glutz von Blotzheim, U. N. (1962) : *Die Brutvögel der Schweiz*. 648 p. Verlag Aargauer Tagblatt AG,
372 Aarau.
- 373 • Hüppop, O. & W. Winkel (2006) : Climate change and timing of spring migration in the long-distance
374 migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe : the role of spatially different temperature changes along
375 migration routes. *J. Ornithol.* Xxx-xxx

- 376 • Laaksonen, T., M. Ahola, T. Eeva, R. A. Väisänen & E. Lehikoinen (2006) : Climate change, migratory
377 connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos* 114 : 277-290.
- 378 • Lack, D. (1968) : *Population studies of birds*. Oxford University Press. 341pp.
- 379 • Lundberg, A. & R.V. Alatalo (1992) : *The Pied Flycatcher*. T. & A.D. Poyser. London.
- 380 • Maumary, L., L. Vallotton & P. Knaus (2007) : *Les oiseaux de Suisse*. Station ornithologique suisse,
381 Sempach et Nos Oiseaux, Montmollin.
- 382 • Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J.
383 Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas, M. Warren. (1999) : Poleward shifts in geographical
384 ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579-583
- 385 • Parmesan, C. & G. Yohe (2003) : A globally coherent fingerprint of climate change impacts across
386 natural systems. *Nature* 421 : 37- 42.
- 387 • Perrins, C. M. (1965) : Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. *J. Anim.*
388 *Ecol.* 34: 601-647
- 389 • Ravussin, P.-A. et C. Neet (1995) : Facteurs affectant la ponte d'une population de Gobemouche noir
390 (*Ficedula hypoleuca*) dans l'ouest de la Suisse. *Nos Oiseaux* 43 : 163-178.
- 391 • Ravussin, P.-A., D. Arrigo, M. Schaub & A. Roulin (2007) : Succès de la reproduction et taux de survie
392 du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* dans l'ouest de la Suisse, en marge de son aire de répartition.
393 *Nos Oiseaux* 54 : 29-40
- 394 • Schneiter, D., B. Clot, C. Defila & R. Gehrig (2002) : Influence du changement climatique sur la
395 phénologie des plantes et la présence de pollens dans l'air en Suisse. *Allergie et Immunologie* Vol
396 XXXIV, N°4 : 113-116.
- 397 • Thomas, C.D. & J.L. Lennon, J.L (1999) : Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399: 213.
- 398 • Visser, M. E., A. J. van Noordwijk, J. M. Tinbergen & C. M. Lessells (1998) : Warmer springs lead to
399 mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proc. Roy. Soc. London series B* 265 : 1867-1870.
- 400 • Visser, M.E., L.J.M. Holleman & P. Gienapp (2006) : Shifts in caterpillar biomass phenology due to
401 climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147, 167-172.
- 402 • Von Haartman, L. (1990) : Breeding Time of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. In Blondel, J. et al.
403 *Population Biology of Passerine Birds. An Integrated Approach*. 1-16. NATO ASI Series, Vol G24.
404 Springer Verlag.

405

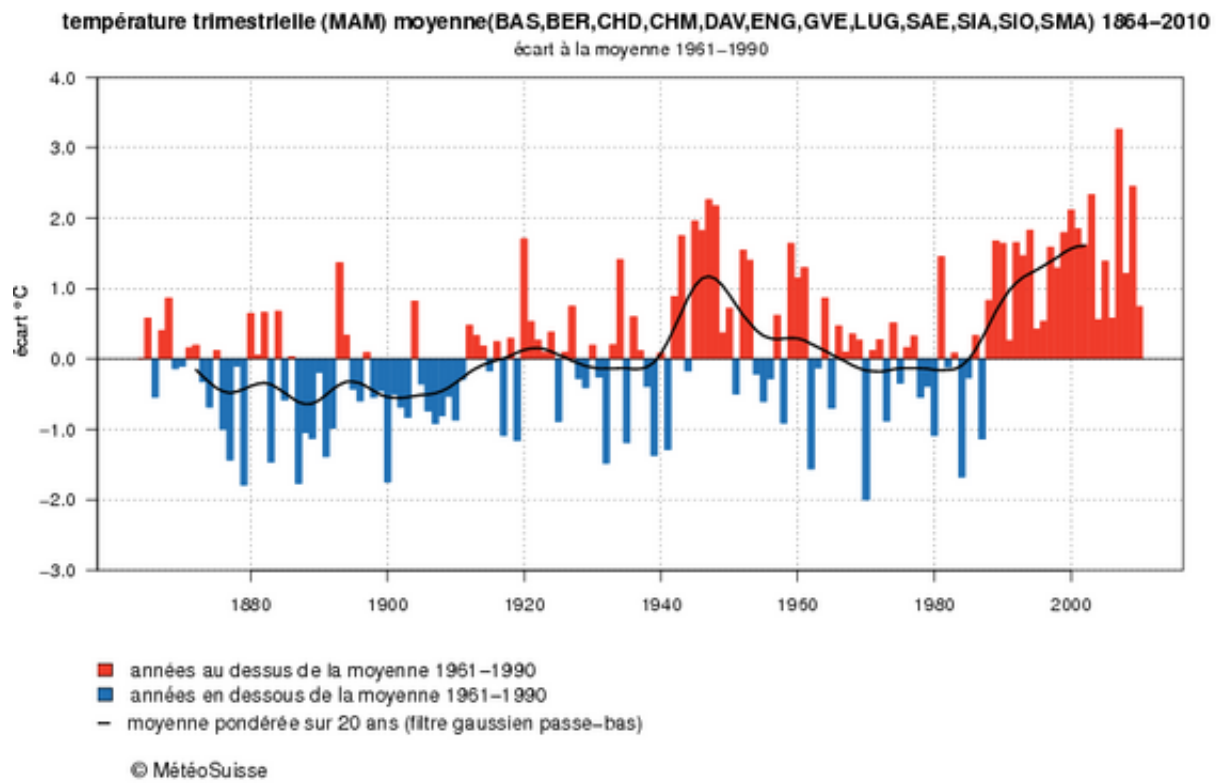
406 http://www.meteosuisse.admin.ch/web/fr/climat/climat_en_suisse.html

407 http://www.meteosuisse.admin.ch/web/fr/climat/climat_en_suisse/phaenologie.html

408

408

409 Figures et tableaux



410

ClimAna Tool: homogvalevol / 20.03.2011, 13:53

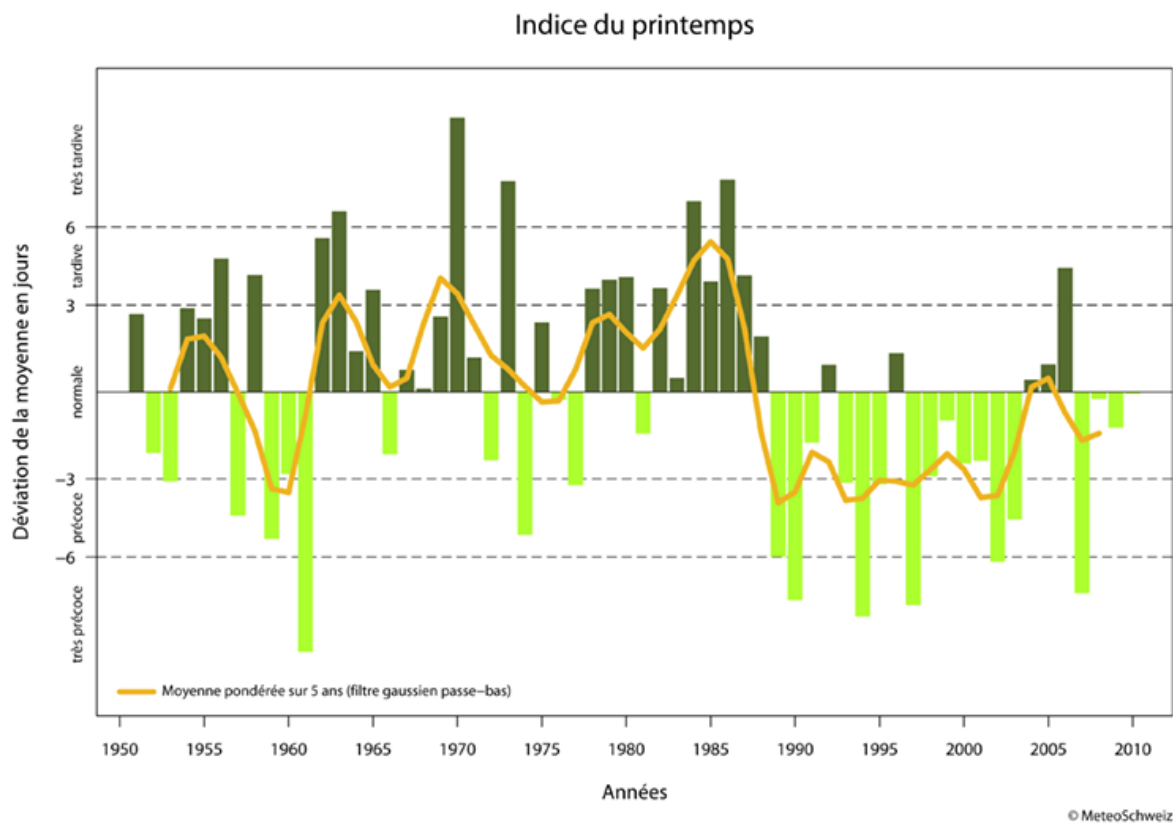
411 Figure 1 : Evolution des températures printanières (mars avril et mai) en Suisse depuis le début des mesures
412 systématiques en 1864. L'histogramme présente les écarts à la moyenne de la période 1961-1990 (0.0) de la
413 valeur saisonnière et la courbe l'évolution climatique qui en résulte (moyenne sur 20 ans). © MétéoSuisse

414

415

415

416



417

418 Figure 2 : Les données issues du réseau phénologique suisse portant sur l'apparition des feuilles ou des fleurs
419 de nombreuses espèces au printemps sont synthétisées dans l'indice du printemps qui montre l'avance ou le
420 retard global du développement de la végétation printanière en Suisse. Les années 1978 à 1988 étaient
421 pratiquement toutes plutôt tardives alors que depuis les années 1990, c'est la précocité qui est la règle. ©
422 MétéoSuisse

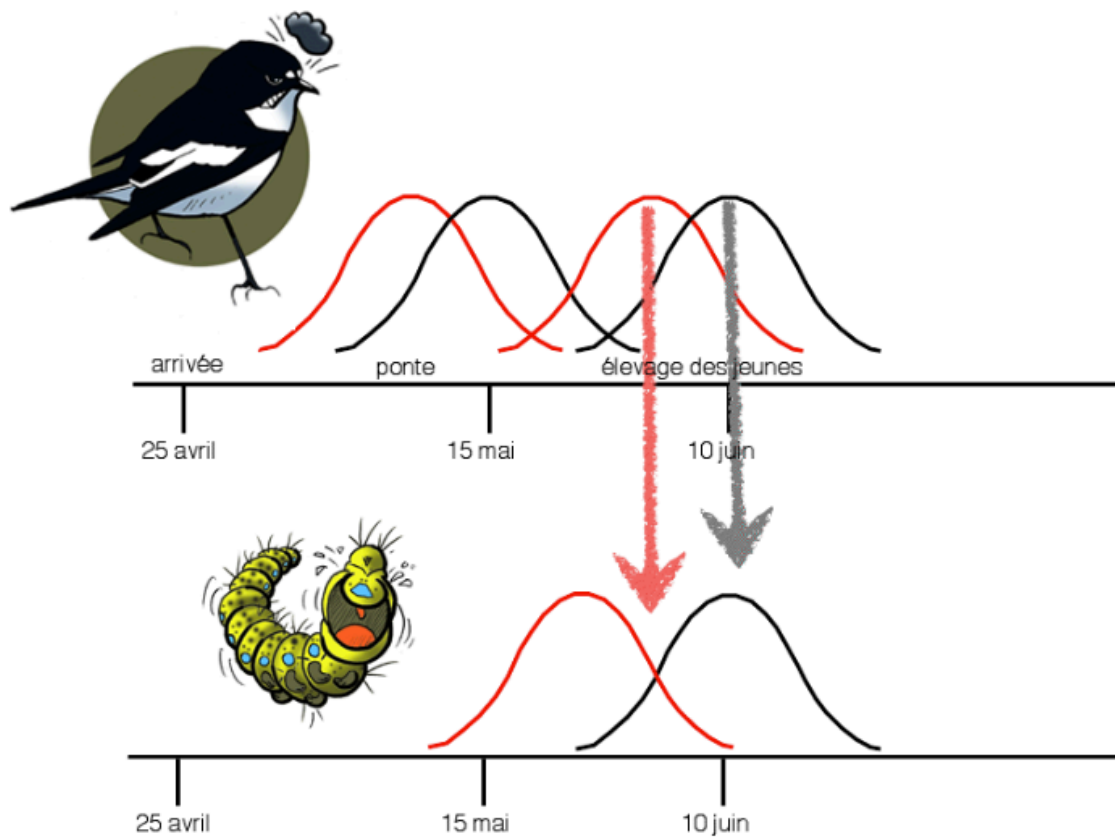
423

424

425

425

426



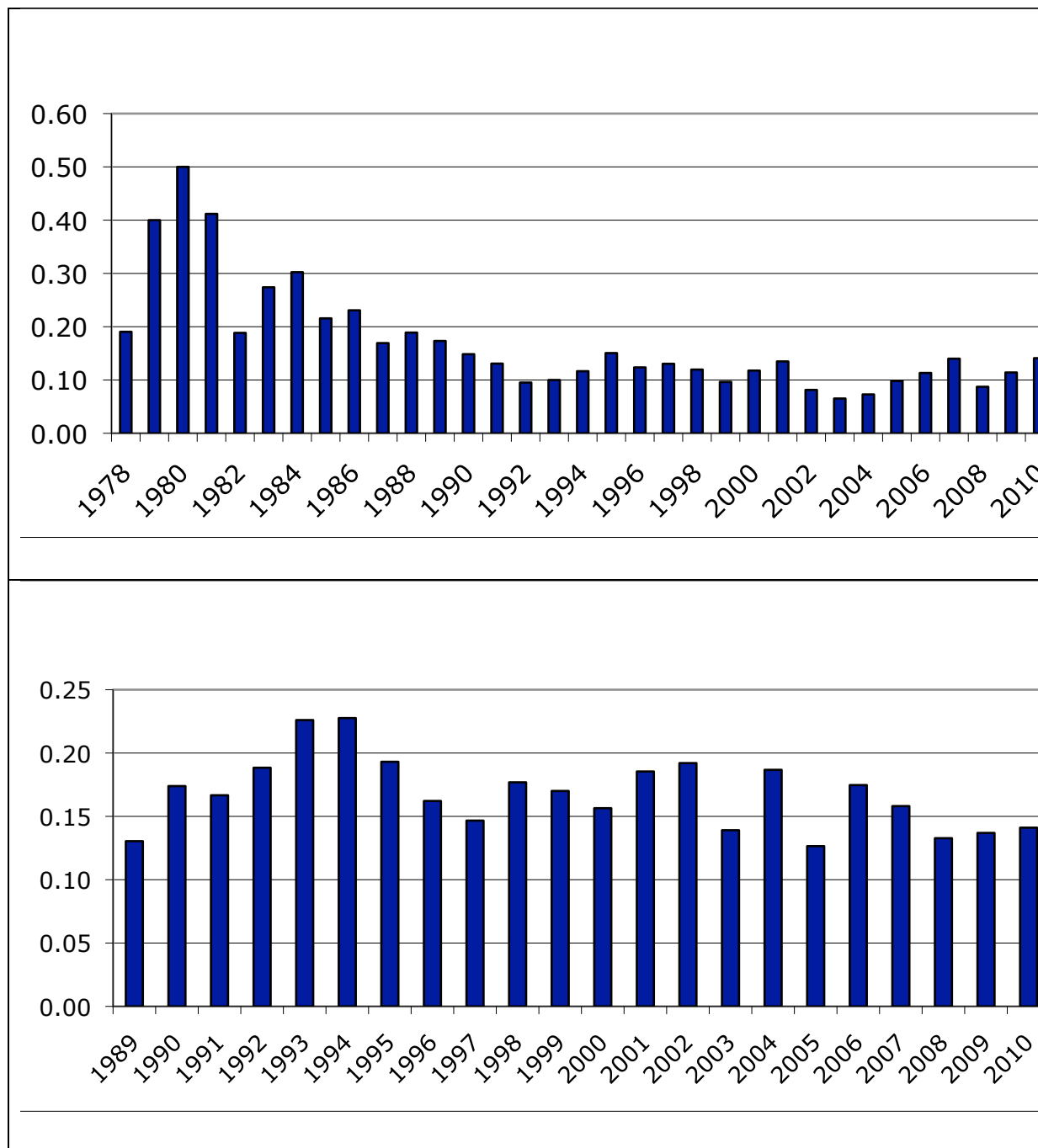
427

428 Figure 3. Avant 1995, les premiers gobemouches noirs arrivaient sur leurs lieux de reproduction à partir du 25
429 avril. Les pontes débutaient en mai avec une moyenne aux environs du 15 mai. L'élevage des jeunes était centré
430 autour du 10 juin, date supposée du maximum d'abondance des chenilles (courbes en noir). Le réchauffement
431 climatique provoque un débourrage des feuilles de 15 à 20 jours plus précoce. Le Gobemouche noir a avancé sa
432 ponte, mais d'une dizaine de jours seulement. L'élevage des jeunes est trop tardif pour pouvoir bénéficier du
433 maximum d'abondance des chenilles (courbes en rouge) (dessins de Laurent Willenegger).

434

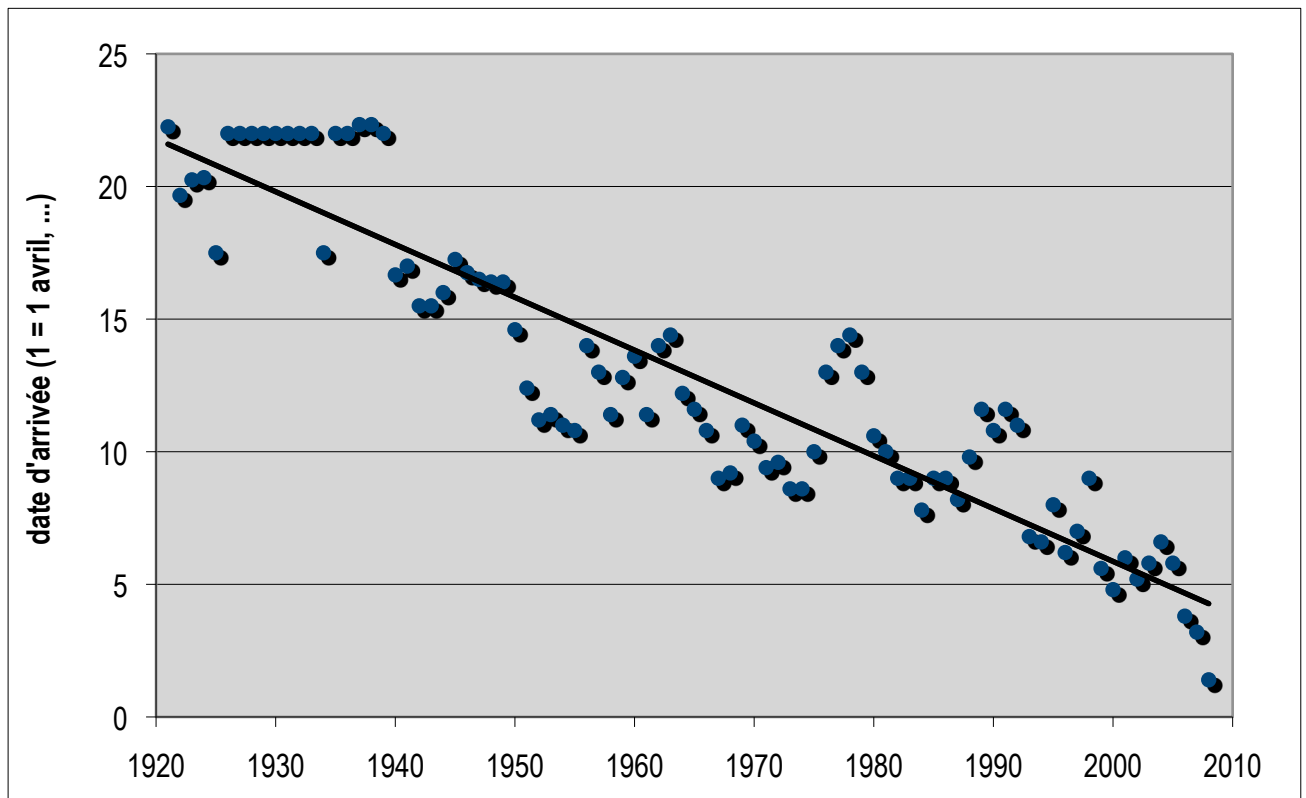
434

435 Figure 4 : Evolution de l'effectif nicheur de Gobemouche noir à Baulmes (en haut) de 1980 à 2010 et entre
436 Onnens et Corcelles-près-Concise (en bas) de 1989 à 2010. Le nombre de nichoirs ayant considérablement varié
437 dans ces secteurs, l'effectif nicheur est donné en pourcentage de nichoirs occupés par l'espèce.



438

439



439

440

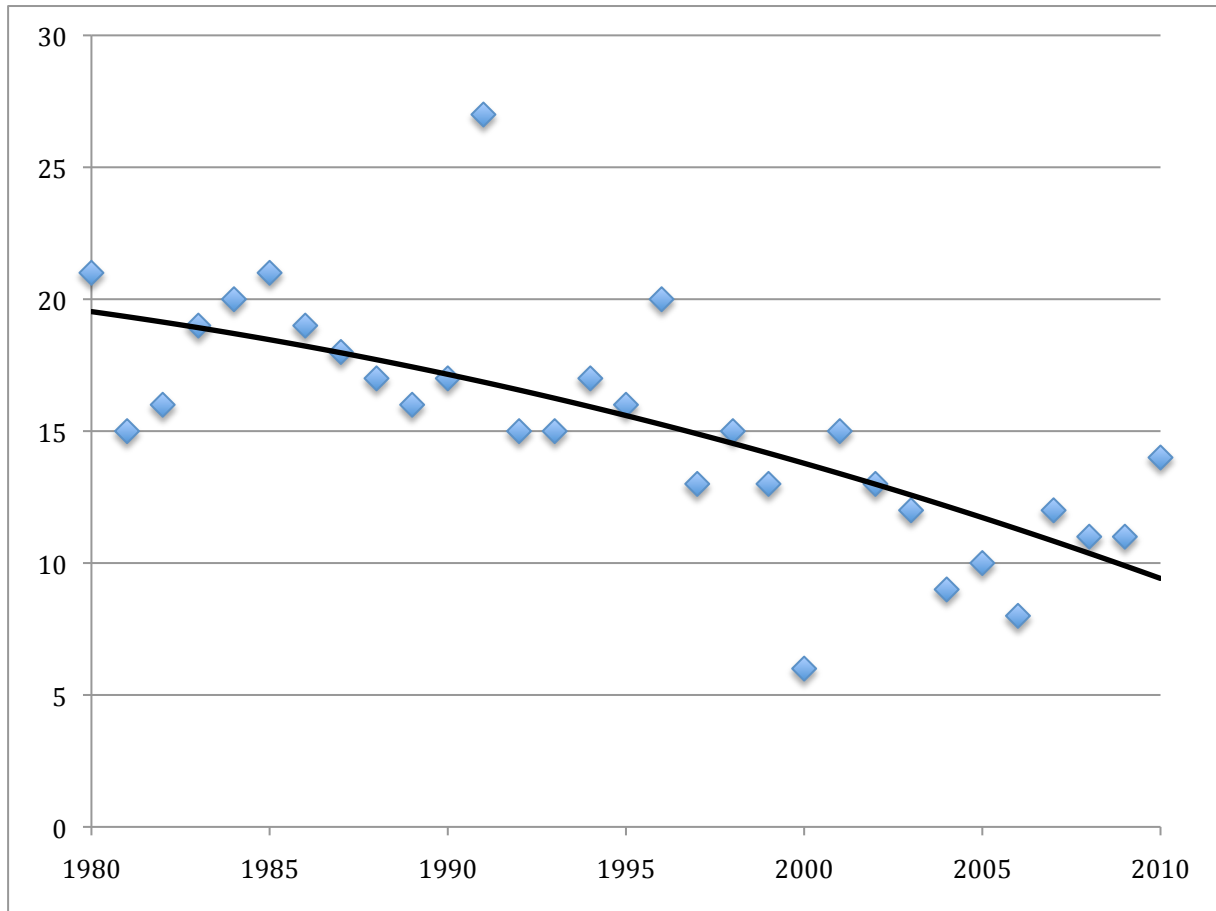
441 Figure 5 : Date d'arrivée du Gobemouche noir en Suisse romande de 1919 à 2010, d'après les archives de la
 442 Centrale ornithologique romande. Des données manquent pour 12 années comprises entre 1920 et 1945. Afin de
 443 lisser les variations interannuelles, chaque point correspond à la moyenne de l'année, des deux précédentes et
 444 des deux suivantes. Par exemple, la date d'arrivée de l'année 2000 est la moyenne des dates d'arrivée de 1998
 445 à 2002. Corrélation de Pearson. $\text{date} = -0.1991(\text{année}) + 404.12$, $R^2 = 0.84735$ $p < ?$

446

447

447

448

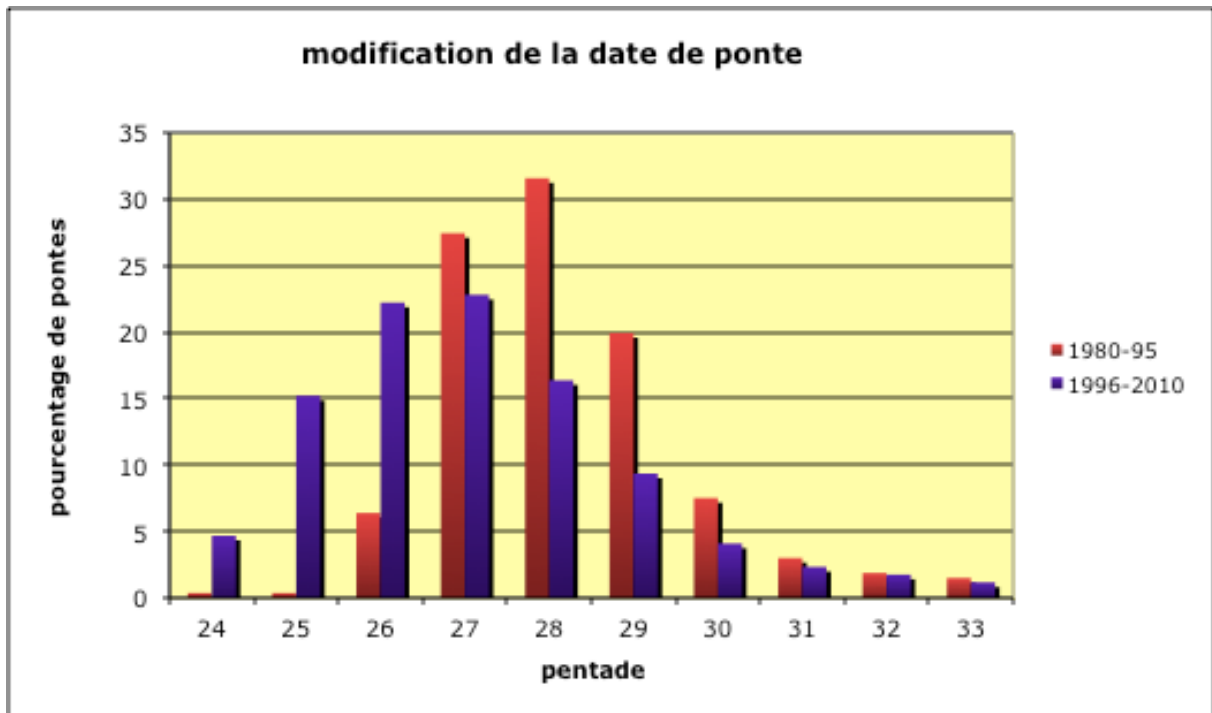


449

450

451 Figure 6a : Variation de la date moyenne de ponte du Gobemouche noir à Baulmes VD entre 1980 et 2010. En
452 ordonnées : date de ponte moyenne (1 = 1 mai, 2 = 2 mai, ...). La ponte est plus précoce d'environ dix jours
453 actuellement. Courbe polynomiale : $\text{date de ponte} = -0.005x^2 + 19.484(\text{année}) - 19083$; $R^2 = 0.49704$

454



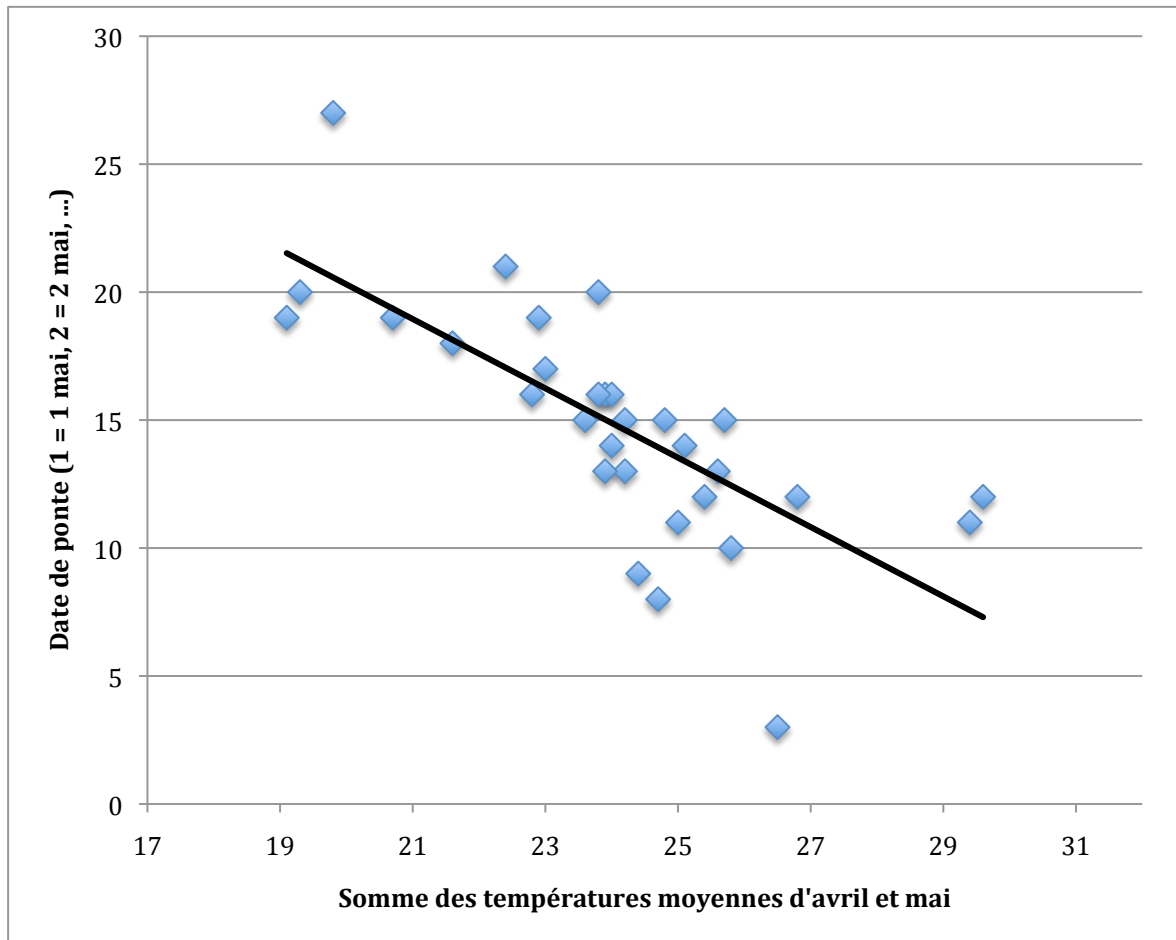
455

456 Figure 6b: Variation de la date moyenne de ponte du Gobemouche noir à Baulmes VD entre 1980 et 2010. Les
 457 pontes de la période 1980 à 1995 figurent en rouge et celles de la période 1996 à 2010 sont représentées en
 458 bleu. En ordonnées : pourcentage des pontes, en abscisse : pentade. La ponte est plus précoce d'environ dix
 459 jours actuellement.

460

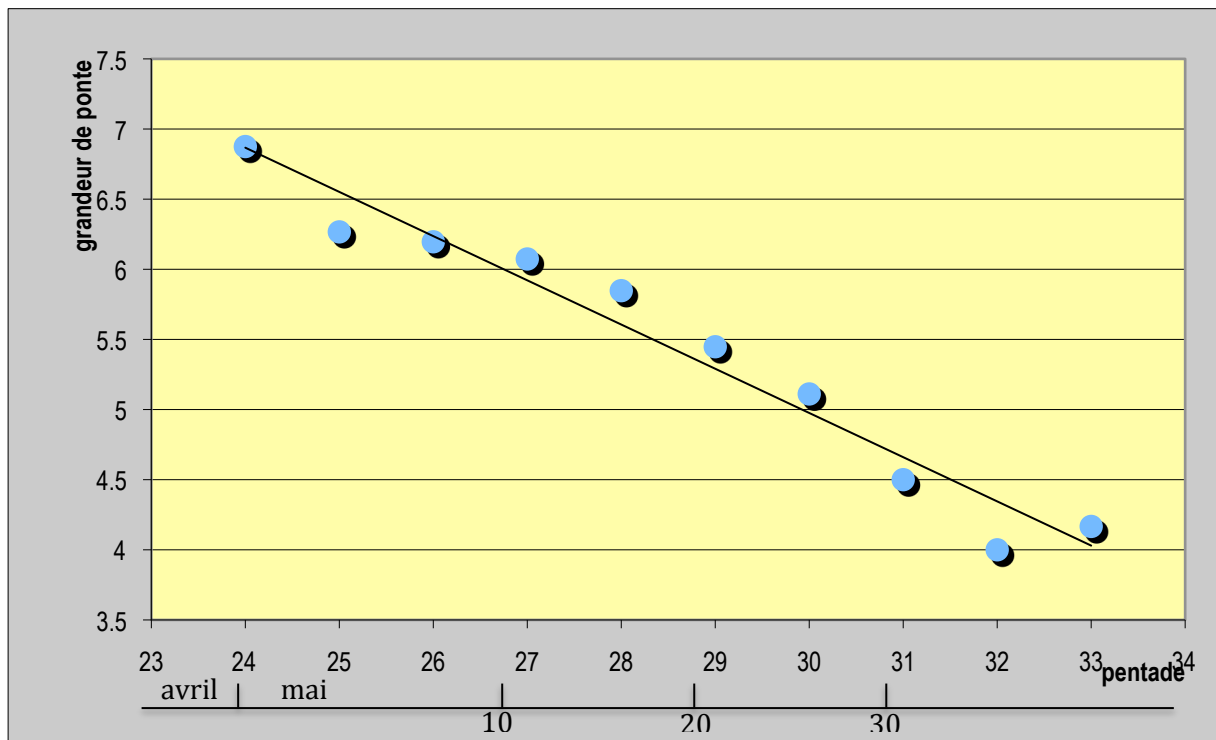
461

461
462



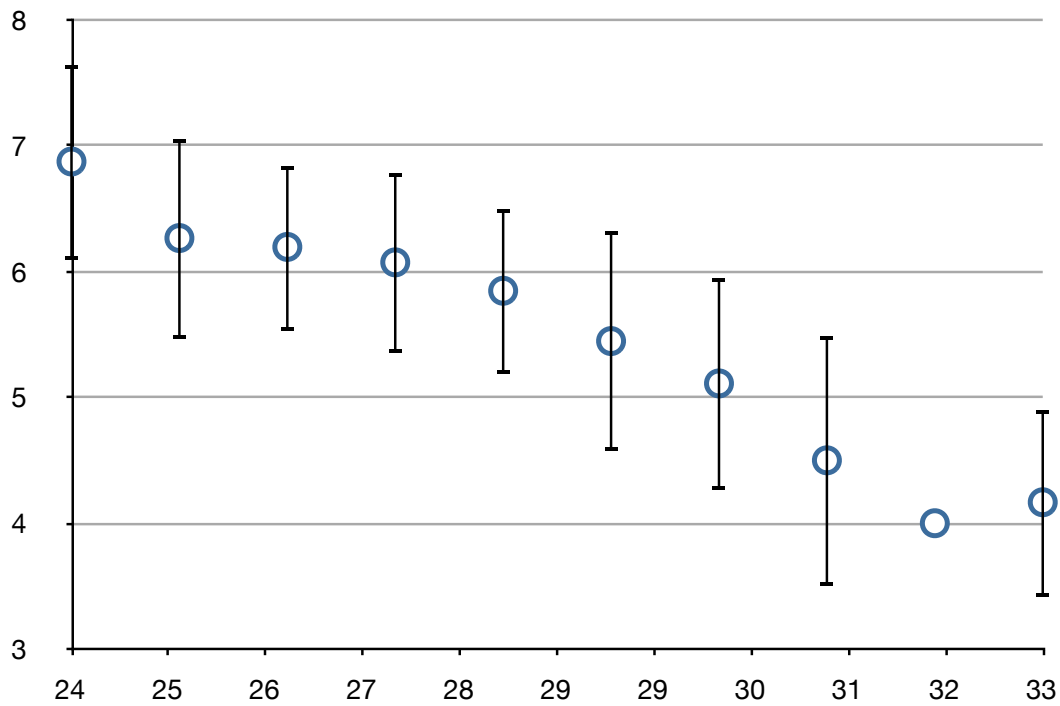
463
464
465
466
467

Figure 7 : Relation entre la température moyenne en avril et mai et la date de ponte du Gobemouche noir à Baulmes entre 1980 et 2010. Les Gobemouches noirs pondent plus tôt lorsque la température est plus élevée. Corrélation de Pearson : date de ponte = -1.35 (somme des températures) + 47.39 ; r= 0.72 ; p > 0.0001 (?)



468

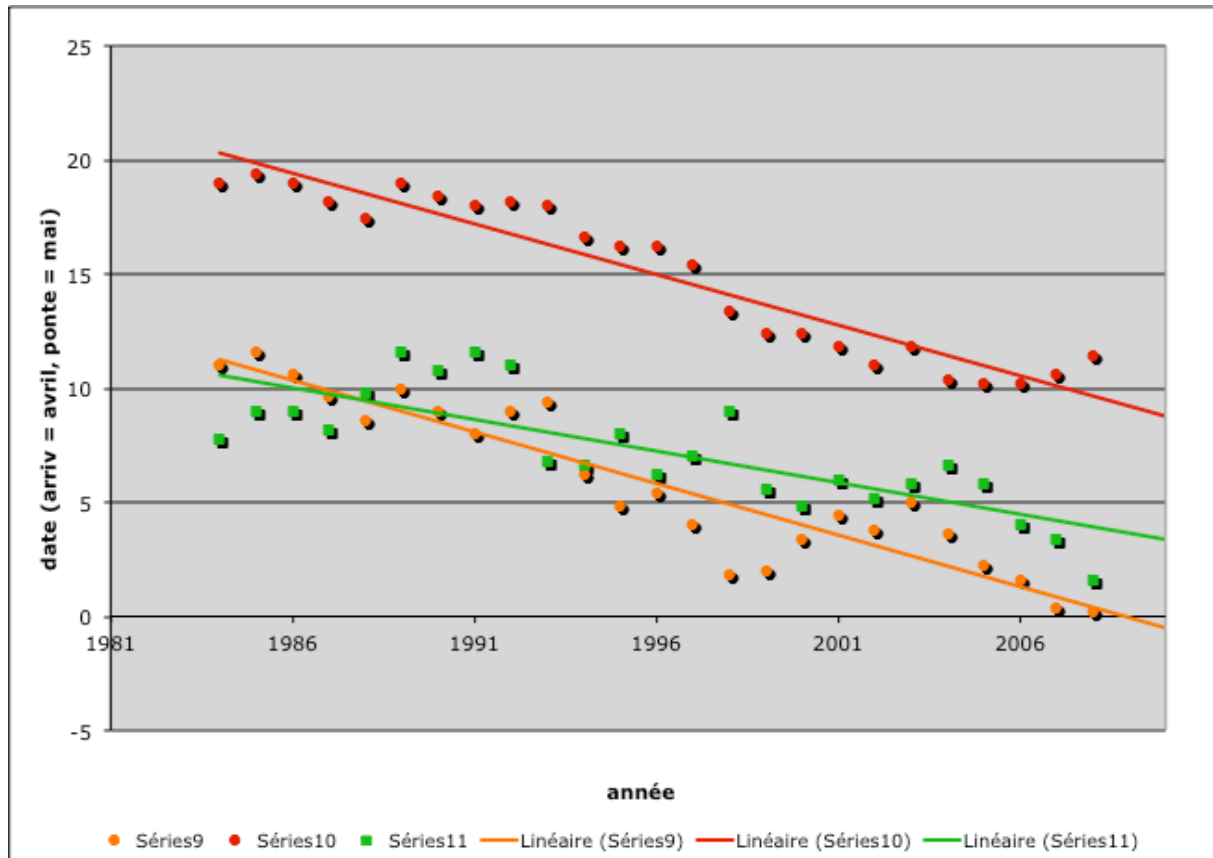
469 Figure 8 : Grandeur de ponte en fonction de la date de ponte. Données tirées de 437 nids dont le début de ponte
 470 a pu être déterminé entre 1980 et 2010. Corrélation de Pearson, grandeur de ponte = $-0.3152(\text{pentade}) +$
 471 14.432 ; $R^2 = 0.9567$; $p < ?$



472

473 Figure 8 : Grandeur de ponte en fonction de la date de ponte. Données tirées de 437 nids dont le début de ponte
 474 a pu être déterminé entre 1980 et 2010 à Baulmes VD (moyennes et écarts-types). Corrélation de Pearson,
 475 grandeur de ponte = $-0.3152(\text{pentade}) + 14.432$; $R^2 = 0.9567$; $p < ?$

476



477

478

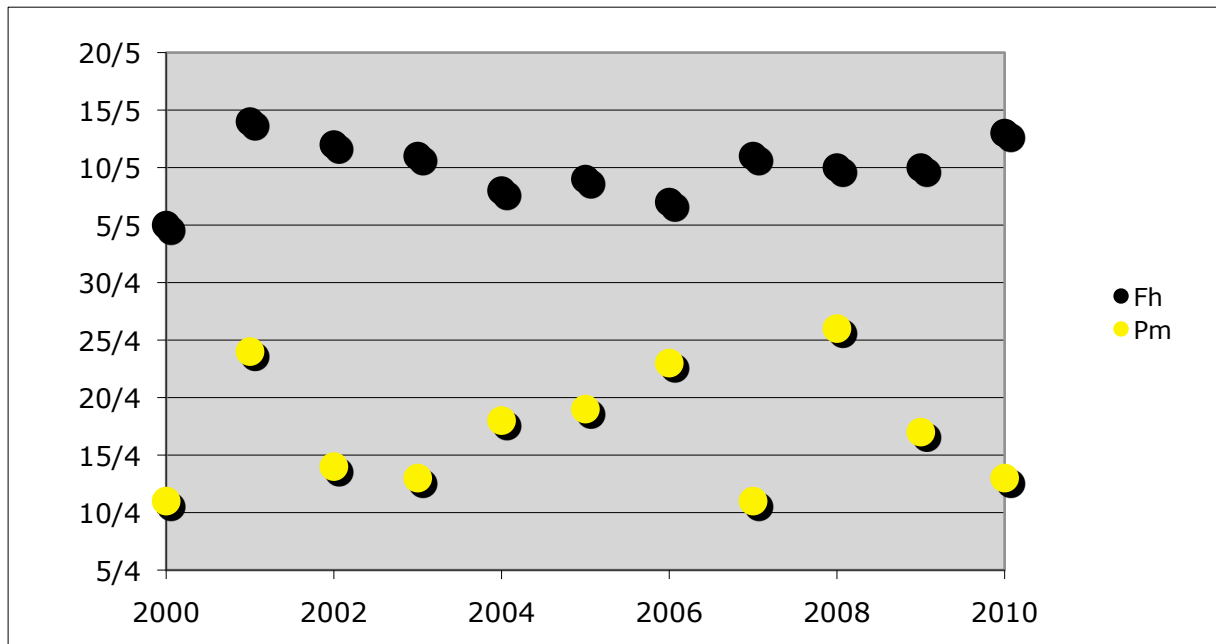
479 Figure 9 : Variations annuelles de 1980 à 2010 de la date minimale de ponte (premier œuf pondu de l'année)
 480 (orange) de la date moyenne de ponte (moyenne des dates de ponte du premier œuf) (rouge) et de la date
 481 d'arrivée du Gobemouche noir en Suisse romande (en vert). Données lissées par période de 5 ans. L'arrivée de
 482 nos nicheurs est certes plus précoce, mais pas autant que l'accélération des dates de ponte.

483

484

484

485



486

487 Figure 10 : Variation de la date de ponte moyenne du Gobemouche noir et de la Mésange charbonnière à

488 Baulmes entre 2000 et 2010.