



# Le chevreuil face aux changements climatiques : une adaptation impossible ?

FRANÇOIS KLEIN<sup>1</sup>,  
FLORIANE PLARD<sup>2</sup>,  
CLAUDE WARNANT<sup>1</sup>,  
GILLES CAPRON<sup>3</sup>,  
JEAN-MICHEL GAILLARD<sup>2</sup>,  
MARK HEWISON<sup>4</sup>,  
CHRISTOPHE BONENFANT<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier.

<sup>2</sup> CNRS, Laboratoire de biométrie et de biologie évolutive.

<sup>3</sup> ONCFS, DIR Poitou-Charentes – Limousin.

<sup>4</sup> Inra, Comportement et écologie de la faune sauvage.  
francois.klein@oncfs.gouv.fr



© S. Beillard/ONCFS

**En France comme dans de nombreux pays d'Europe, le chevreuil s'est fortement développé au cours des dernières décennies. La forêt constitue son habitat principal et c'est dans cet habitat que la recolonisation a été la plus marquée. Mais, sortant du bois, il occupe de plus en plus les milieux agricoles et mixtes. Un phénomène nouveau, le changement climatique, pourrait accélérer cette progression dans les espaces ouverts.**

Les derniers rapports de l'IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*) démontrent clairement que le changement climatique qui sévit actuellement sur notre planète inclut une augmentation à la fois des températures moyennes et de la fréquence des événements météorologiques exceptionnels. Sous nos latitudes tempérées, le changement climatique implique principalement des printemps de plus en plus précoces, ce qui affecte la plupart des groupes taxonomiques dont la biologie est calée sur la phénologie de la végétation. Ainsi, le débourrement des

plantes, de même que la floraison et la fructification de très nombreuses espèces, prennent place de plus en plus tôt dans l'année depuis quelques décennies. Les conséquences du changement climatique sur la biologie des espèces animales ont été d'abord étudiées sur les oiseaux, en particulier les espèces migratrices, qui montrent des capacités à ajuster les événements clés de leur cycle de vie. Plus récemment, des études ont été conduites sur des mammifères, qui ont également ajusté leur cycle de vie à la modification de la phénologie (phases de développement saisonniers) des

plantes, caractérisée par l'arrivée plus précoce du pic de production primaire.

Pour les espèces qui ne s'adapteraient pas à ces changements, quels pourraient alors être les conséquences pour leur avenir ?

Les suivis scientifiques des populations de chevreuil de référence, réalisés sur les sites de Chizé (Deux-Sèvres) et de Trois-Fontaines (Marne) depuis plus de trente ans, nous offrent une opportunité unique de tester les réponses de cette espèce aux changements de la phénologie de la végétation associés au réchauffement climatique.

## Le marquage des faons nouveau-nés : une étape primordiale

Chaque année, de fin avril à mi-juin, les faons nouveau-nés sont recherchés activement et marqués pour être reconnus individuellement. Les techniques de recherche s'appuient tout d'abord sur une formidable connaissance du site et de la population. En effet, la date et le lieu de mise-bas d'une chevrette sont quasiment constants au cours de sa vie (**encadré 1**), caractéristiques que

les opérateurs exploitent pleinement d'une année à l'autre pour planifier les interventions. C'est avant tout l'observation directe des chevrettes qui permet de déterminer si elles ont mis bas. Leur comportement à l'appau, l'état de leur pis et de leur ventre sont des éléments clés que les opérateurs savent interpréter. Pour autant, la découverte des faons n'est pas facile car ils sont particulièrement bien camouflés dans le couvert végétal et difficiles à distinguer du fait de leur pelage mimétique. Tous les faons âgés de plus d'un jour sont manipulés et marqués à l'aide de deux boucles auriculaires numérotées. Sont aussi relevés le comportement avant, lors de, et après la manipulation, le sexe, la masse corporelle, la longueur de la patte arrière, la température rectale, l'état du cordon ombilical et des sabots qui sont utilisés pour estimer l'âge du faon de façon fiable. À Trois-Fontaines, l'âge moyen au marquage de près de 1 200 faons manipulés est inférieur à cinq jours.

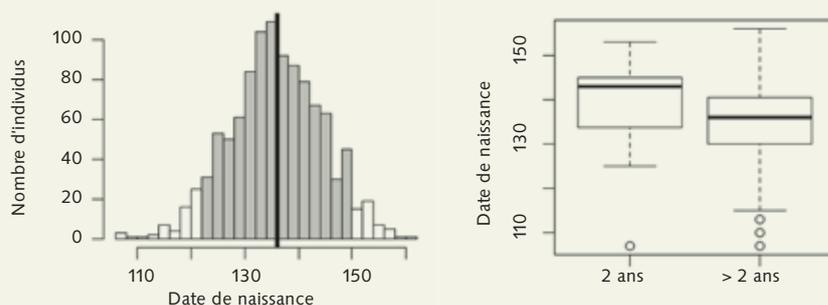
On note une très forte synchronie des naissances puisque 80 % d'entre elles ont lieu en trois semaines, la date médiane étant le 16 mai (figure 1). Pour une chevrerie donnée, la date de parturition est quasi invariable d'une année à l'autre ; mais on observe une forte variabilité interindividuelle, les plus précoces étant aussi les plus longévives, qui sont aussi les plus lourdes. Ceci est important puisque la survie précoce des faons nés tôt dans la saison est meilleure que celle des faons nés plus tardivement.



Examen des sabots, l'un des critères utilisés pour estimer l'âge d'un faon de chevreuil.

© C. Weimant

**Figure 1** Distribution des dates de naissance des faons marqués à Trois-Fontaines en fonction du temps (à gauche) et dates de naissance en fonction de l'âge des chevrettes (à droite).



### Encadré 1

#### Le chevreuil, une espèce particulière à plusieurs titres

La chevrerie présente une particularité majeure dans son cycle de reproduction : suite à la fécondation de l'ovule et aux premières divisions de l'œuf, le développement embryonnaire s'arrête pour reprendre seulement fin décembre-début janvier. Cette « diapause embryonnaire », unique chez les grands mammifères herbivores, est particulièrement stable pour une chevrerie donnée quelles que soient les conditions de l'environnement. En particulier, sa durée n'est pas affectée par la température printanière ou les conditions météorologiques.

Sur le plan alimentaire, le chevreuil est classé parmi les brouteurs sélectifs. Peu enclin à digérer des aliments fibreux, son régime alimentaire est principalement composé d'éléments végétaux très riches en nutriments et très digestes. Une digestibilité d'au moins 60 % étant requise pour qu'il puisse subvenir à ses besoins, il est donc très exigeant en termes de qualité.

La chevrerie fait peu de réserves corporelles pour allaiter ses jeunes, si bien qu'elle doit trouver les ressources alimentaires nécessaires pour couvrir les fortes dépenses énergétiques associées à cette phase. Ces besoins sont particulièrement

prononcés chez la chevrerie qui produit des jumeaux, dont le poids total à la naissance représente plus de 12 % de celui de la mère. Ces jumeaux croissent de surcroît très vite, à raison de 150 à 200 grammes par jour, nécessitant pour cela un lait riche et abondant. À cette période, une disponibilité alimentaire insuffisante, en quantité et surtout en qualité, peut mettre en péril la production de lait, et par conséquent la survie des jeunes. Une parfaite synchronie entre les naissances et le pic de disponibilité et de qualité des ressources alimentaires est donc cruciale pour assurer le succès reproducteur des chevrettes.

Nos études précédentes ont démontré que la survie juvénile était le facteur clé de la dynamique des populations de chevreuil. Sur nos sites d'étude, cette survie correspond à la période qui s'étend des naissances, à la mi-juin, jusqu'aux mois de janvier-février suivants (donc à l'âge de 8-9 mois). Différents facteurs déterminent la survie juvénile, tels que la qualité de la mère ou la densité d'herbivores présents. Cependant, les plus fortes variations interannuelles s'expliquent par les conditions climatiques printanières, qui déterminent directement la qualité de la nourriture disponible.

## Deux variables pour caractériser l'avancée du printemps

### Le nombre de degré-jours

La variation de la température est un premier indicateur intéressant qui caractérise le changement climatique sur le site d'étude. À Trois-Fontaines, la température moyenne mesurée entre avril et juin a augmenté annuellement de 0,07 degré sur la durée de l'étude. Plus précisément, on peut lier la croissance végétale à la température par le calcul du nombre de degré-jours.

La croissance des plantes démarrant au-delà d'une température de 7 °C environ, le nombre de degré-jours correspond à la somme des degrés supérieurs à 7 pour tous les jours précédant la mise-bas. Sur le site d'étude de Trois-Fontaines, la progression annuelle du nombre de degré-jours est très prononcée et se fait au rythme de 2,9 °C en moyenne depuis plus de trente ans. Cette tendance se retrouve aussi sur le site de Chizé dans les Deux-Sèvres, où l'augmentation du nombre de degré-jours mesurée a été de 3,6 °C par an en moyenne depuis trente ans ; ce qui montre que le phénomène est général en France.

## La phénologie de la végétation printanière

Il est très aisé de constater que toutes les espèces forestières apparaissent plus tôt et que le débourrement des bourgeons des arbres est de plus en plus précoce. Mais en l'absence de mesure précise de ce paramètre sur nos territoires d'étude, la date de floraison de la vigne en Champagne, relevée par le Comité interprofessionnel du vin en Champagne, a été utilisée pour le site de Trois-Fontaines pour caractériser la phénologie de la végétation depuis 1985. Il faut bien noter que la date de floraison des vignes de Champagne n'est qu'un indicateur, permettant de caractériser l'arrivée de chaque printemps et de mesurer son éventuelle tendance à la précocité. S'agissant d'une région très proche du site d'étude de Trois-Fontaines, ce qui est observé sur la vigne est aussi vrai sur la flore forestière spontanée. Nous avons d'ailleurs vérifié que d'autres indicateurs, comme les températures moyennes et les mesures satellitaires de la production primaire (NDVI), étaient fortement corrélés à la date de floraison des vignes de Champagne.

## L'accroissement des populations de chevreuil affecté par la précocité croissante du printemps

Afin de vérifier si la précocité croissante du printemps avait des conséquences sur la dynamique des populations de chevreuil, nous avons comparé le fonctionnement démographique des populations de Chizé et de Trois-Fontaines au cours des périodes 1988-1998 et 1999-2019 (périodes respectivement « normales » vs « à printemps précoce »). Rappelons que ces deux populations sont caractérisées par un fonctionnement démographique contrasté, en raison de conditions environnementales et d'une cinétique de population très différentes. La population de chevreuils de Trois-Fontaines a été bien plus productive que celle de Chizé en moyenne sur les trente dernières années.

Au cours de ces trois dernières décennies, l'accroissement annuel des deux populations montre la même tendance à la baisse, voisine de - 12 % et - 8 % respectivement à Chizé et à Trois-Fontaines. Différents paramètres démographiques sont affectés par le changement climatique, mais des analyses détaillées ont démontré que la baisse du recrutement (mesuré

*La survie juvénile des faons est le facteur clé de la dynamique des populations de chevreuil.*



© C. Wamant



© J. Sangléboeur/ONCFS

Plus les naissances surviennent tard après le débourrement de la végétation et plus la qualité du lait des chevrettes baisse, affectant la survie des faons. L'avancée progressive du printemps n'est donc pas favorable au chevreuil...

comme le nombre de faons ayant survécu après le sevrage) était la cause principale de cette diminution observée du taux d'accroissement dans les deux populations. En effet, entre les deux périodes considérées, le recrutement a baissé de 0,48 à 0,36 faon par femelle en automne à Chizé et de 0,55 à 0,34 à Trois-Fontaines.

### La date de naissance : un facteur décisif

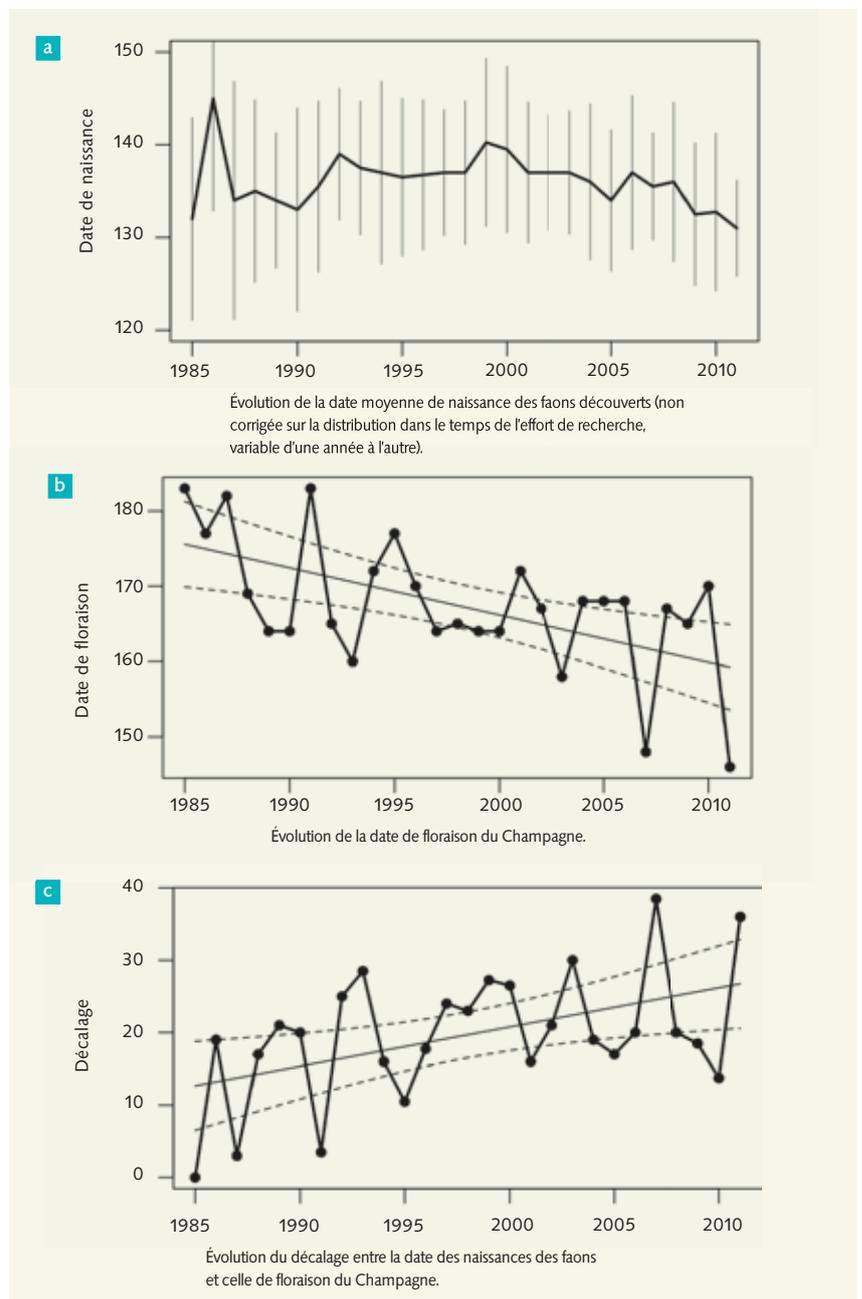
La qualité exceptionnelle du jeu de données recueilli à Trois-Fontaines, en termes de durée et de nombre de faons marqués (cf. supra), permet d'identifier le mécanisme responsable de la diminution du recrutement enregistrée dans la dernière décennie.

Dans cette population de chevreuils, la date moyenne des naissances est restée constante depuis 1985 et se situe en moyenne le 16 mai (figure 2a). Au cours de la même période d'étude (1985 à 2011), la date de floraison des vignes de Champagne est devenue nettement plus précoce, au rythme annuel moyen de 0,6 jour (figure 2b). Ce décalage entre la phénologie des plantes et celle du chevreuil s'accroît d'environ 0,54 jour par an (figure 2c).

Il en résulte un effet marqué sur le succès de reproduction individuel des chevrettes et, de ce fait, sur le recrutement et le taux de croissance à l'échelle de la population :

- au niveau de la population, la survie juvénile de la cohorte (ensemble des faons nés au cours d'une saison donnée) baisse régulièrement avec la précocité du printemps ; si le décalage augmente d'un mois, la survie de la cohorte baisse de 40 % (figure 3a) ;
- cependant, le lien entre la phénologie du printemps et la survie juvénile au niveau individuel est un peu plus complexe. En effet, la relation entre la survie juvénile d'un faon et sa date de naissance n'est pas linéaire (figure 3b) : tant que le décalage est inférieur à seize jours, la survie juvénile reste

Figure 2 Dates de naissance des faons à Trois-Fontaines et de la floraison du Champagne enregistrées au cours des 28 années d'étude.



stable et à son maximum, proche de 0,5 (une chance sur deux de survivre) ; mais au-delà, elle chute rapidement en deçà de cette valeur. Ainsi, plus le printemps est précoce, plus le nombre de faons nés en décalage prononcé par rapport à son arrivée augmente, et donc plus la survie juvénile annuelle baisse.

### La dégradation des ressources alimentaires en début d'allaitement conduit à une baisse de la survie juvénile

La qualité de la végétation est maximale dans les jours qui suivent son débourement et se dégrade ensuite progressivement. Quand les naissances interviennent dans les conditions optimales, les chevrettes disposent de la meilleure nourriture possible et peuvent assurer un bon allaitement.

Tout est alors réuni pour garantir la meilleure survie aux faons. Ceci explique que certaines années passées, comme 1988, aient vu une survie précoce des faons très élevée, dépassant les 80 %. Quand, au contraire, les naissances interviennent plus tard, au moment où la qualité de la végétation commence à se dégrader, le lait produit par les chevrettes est de moindre qualité et la survie des faons s'en trouve affectée.

L'avancée progressive du printemps décale donc la période optimale pour la qualité des ressources par rapport à celle des naissances et place les chevrettes dans une situation de plus en plus défavorable, expliquant la forte diminution de la survie juvénile précoce enregistrée dans les deux populations de chevreuil intensivement suivies à Trois-Fontaines et à Chizé.

### La chevrette est-elle incapable de modifier la date de mise-bas ?

De nombreuses études montrent que les espèces animales ont le plus souvent la capacité de s'adapter aux variations progressives de leur environnement. Elles peuvent, par exemple, modifier la phénologie de leur reproduction en fonction de la température pendant la gestation. C'est le cas du cerf élaphe, qui l'ajuste par un rut et des mises-bas plus précoces, comme cela a été observé sur l'île de Rum en Écosse avec des naissances plus précoces de trois semaines en moyenne depuis trente ans. Les espèces de montagne étudiées par le CNERA Faune de montagne de l'ONCFS, tel l'isard pyrénéen, seraient aussi capables de développer plusieurs tactiques pour faire face au changement climatique (**encadré 2**).

#### Encadré 2

### Un ajustement des dates de naissance envisageable pour l'isard du Bazès

C. KOURKGY, M. GAREL & J. APOLLINAIRE, ONCFS, CNERA FM

Sur le territoire du Bazès, consacré à l'étude de l'isard depuis plus de vingt ans par l'ONCFS, on dispose aujourd'hui de données comparables aux sites de Trois-Fontaines et de Chizé. Toutefois, estimer la date de naissance pour cette espèce n'est pas chose aisée ; le jeune chevreau suit sa mère dès ses premières heures, ce qui le rend plus difficile à capturer et à examiner qu'un faon de chevreuil. Les dates de naissances sont donc estimées indirectement, grâce au suivi intensif des femelles marquées, qu'il faut pouvoir observer avant la mise-bas et le plus tôt possible après.

L'analyse des données de la période 1986-2011 montre que, comme pour le chevreuil, les mises-bas sont très synchronisées chez l'isard puisque 80 % des chevreaux naissent sur une période de 25 jours, centrée autour du 24 mai. Par contre, contrairement au chevreuil, les femelles d'isard ajusteraient

en partie la date des naissances aux variations interannuelles de la phénologie de la végétation. Cette plasticité se traduit, en moyenne, par une avancée des dates de naissance de quatre jours lorsque le début de l'automne précédant la fécondation est lui-même en avance de dix jours. Une réponse est aussi détectée au printemps, bien que beaucoup moins marquée : une avancée du début du printemps de dix jours se traduit par une avancée du pic des naissances de 1,3 jour. Cette différence entre printemps et automne pourrait suggérer qu'il est plus facile pour les femelles d'ajuster leur période d'accouplement que la durée de gestation aux « signaux » environnementaux qu'elles perçoivent. Il reste maintenant à déterminer si cette plasticité est suffisante pour limiter un éventuel impact démographique des changements climatiques sur les populations d'isards.



Cependant, pilotée par la photopériode, le cycle de reproduction de la chevrette ne peut s'adapter aux conditions environnementales. L'ovulation, et donc le point de départ de la reproduction, est directement liée à la photopériode chez le chevreuil, rendant l'adaptation au changement climatique impossible. Suite à la fécondation, la diapause embryonnaire n'a montré que très peu de variation entre les chevrettes. Ce mécanisme si particulier au chevreuil semble résulter d'une évolution très lente qui a permis à la chevrette, fécondée dès le mois de juillet, de mettre bas à la meilleure saison possible en milieu tempéré, après une gestation réelle de cinq mois. La diapause a donc évolué comme le moyen de retarder les naissances chez le chevreuil et a permis la conquête des milieux caractérisés par une forte saisonnalité. La réduction de sa durée, en réponse au changement climatique, correspondrait à une évolution inverse, lente et donc très longue à mettre en place de façon opérationnelle.

### Y a-t-il une évolution possible ?

En réponse à la précocité du printemps, on a mesuré à Trois-Fontaines que l'accroissement de la population subissait une baisse annuelle moyenne voisine de 6 %, passant d'un taux de multiplication de 1,23 à 1,07 en 27 ans. Au cours de cette période, deux années ont connu un printemps particulièrement précoce, à savoir 2007 et 2011. La baisse a été encore plus spectaculaire ces années-là avec 14 %. Or, rien ne permet de prévoir un arrêt de l'avancée du printemps

dans les années futures. Par conséquent, on peut malheureusement supposer que la diminution du taux d'accroissement des populations de chevreuils va se poursuivre. À ce stade, le bilan démographique dans la forêt de Trois-Fontaines est encore positif (accroissement supérieur à 1) ; mais il pourrait à l'extrême être négatif (accroissement inférieur à 1) à long terme, ce qui conduirait à des prélèvements cynégétiques nuls, sauf à entamer progressivement le capital.

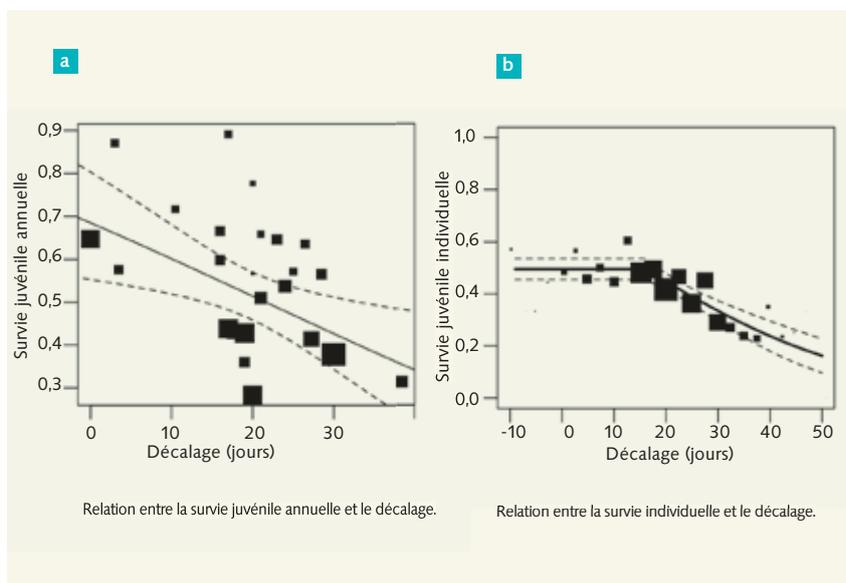
Pour autant, cette étude ayant été menée sur une durée relativement courte (27 ans) par rapport au temps de génération du chevreuil – ou âge moyen des chevrettes en reproduction (environ cinq ans) –, ce résultat est-il susceptible de changer à l'avenir ? Plusieurs conditions sont réunies qui permettent de prévoir une évolution possible des dates de mise-bas du chevreuil en faveur des naissances précoces en réponse à une forte pression de sélection. S'il est encore trop tôt pour le voir, une micro-évolution de l'espèce pourrait être observée dans les temps futurs. En l'état actuel des connaissances, on a vu que la date de parturition d'une chevrette est très stable d'une année à l'autre, mais qu'elle varie sensiblement entre les différentes femelles, les plus longévives étant par exemple les plus précoces. On sait aussi que les faons nés tôt au printemps survivent mieux que les faons plus tardifs (*figure 3*). Mais l'examen de la destinée de 28 couples mère-fille suivis à Trois-Fontaines durant l'étude semble montrer que la date de naissance est peu ou pas héritable : les femelles les plus précoces ne transmettraient pas ce caractère à leurs

descendantes. S'il en est ainsi, aucune évolution n'est possible et le chevreuil en forêt est condamné à subir la précocité croissante du printemps. Au contraire, si une faible héritabilité, non encore décelable compte tenu des données disponibles à ce jour, existe bel et bien, une possibilité de s'adapter serait offerte au chevreuil ; mais elle sera très lente et détectable qu'à long terme.

### Vers un chevreuil moins forestier

Aussi, l'incapacité constatée du chevreuil à faire face à l'avancée du printemps pourrait placer l'espèce en difficulté et marquer le ralentissement de la formidable progression qu'elle a connue à travers toutes les forêts d'Europe au cours des dernières décennies. Il n'est d'ailleurs pas impossible que la saturation plus ou moins marquée des prélèvements cynégétiques enregistrée depuis une vingtaine d'années dans de nombreux pays d'Europe – dont la France – soit

**Figure 3** Effet de la précocité du printemps, mesurée par le décalage entre la date de floraison des vignes de Champagne et la date de naissance des faons de chevreuil, sur la survie de ces faons entre la naissance et huit mois, exprimé aux échelles de la population et individuelle.



en partie liée au changement climatique. Comme il s'agit d'un phénomène très insidieux et progressif, particulièrement peu perceptible, la question du suivi et de la gestion à venir du chevreuil se pose. On voit ici tout l'intérêt de l'utilisation des indicateurs de changements écologiques (ICE) qui, sur le moyen terme, sont à même d'établir les tendances utiles à la bonne adaptation des plans de chasse.

Pour autant, le chevreuil ne vit pas uniquement en forêt. De plus en plus présent dans les espaces mixtes agricoles et forestiers, il y trouve des conditions beaucoup plus favorables en raison de la présence de ressources alimentaires plus diversifiées et plus prévisibles dans le temps. Ces populations seront naturellement moins impactées que celles uniquement forestières, si bien que l'issue est probablement vers une baisse de la présence du chevreuil en forêt pure et une augmentation en secteur mixte. L'avenir nous dira ce qu'il en est.

## Remerciements

Cette étude repose principalement sur le marquage des faons nouveau-nés et les contrôles ultérieurs lors des captures hivernales. À Trois-Fontaines, les opérations pratiques ont été initiées en 1985 et organisées durant vingt-cinq années par Daniel Delorme, que nous voulons remercier très chaleureusement pour son engagement sans faille. À ses côtés sont intervenus des bénévoles experts et toujours fidèles presque

trente ans plus tard, ainsi que de nombreux stagiaires. Sans eux, tout ce travail ne serait pas possible. À Chizé, c'est Guy Van Laere qu'il faut citer pour les mêmes raisons. Enfin, notre gratitude va à tous ceux, professionnels, bénévoles et étudiants, qui s'investissent lors des captures hivernales sur les deux sites. Parmi eux, citons Marc Marchi et Hervé Bidault, ouvriers à Trois-Fontaines et à Chizé et piliers opérationnels de ces opérations. ■

### Pour en savoir plus...

- Gaillard, J.-M., Hewison, M., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R. & Bonenfant, C. 2013. How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters* 16.
- Plard F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, M., Delorme, D., Warnant, C. & Bonenfant, C. 2014. Mismatch between birth date and vegetation phenology slows the demography of roe deer. *Plos Biology* 12(4).

**Le chevreuil est de plus en plus présent dans les espaces mixtes agricoles et forestiers.**



© E. Midoux/ONCFS/FIS