Biodiversité et changement global

Réponses adaptatives au changement global : résultats et prospective

IFB - GICC

Colloque de restitution
18 - 20 septembre 2006

ASIEM
6 rue Albert de Lapparent, 75007 Paris

INSTITUT FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITÉ

Gestion et Impacts du Changement Climatique

Biodiversité et changement global

Réponses adaptatives au changement global : résultats et prospective

IFB - GICC

Colloque de restitution
18 - 20 septembre 2006

ASIEM
6 rue Albert de Lapparent, 75007 Paris

Sommaire

Avant propos 4
Biodiversité et changement global 7
Liste des projets financés 11

Session 1 Changement global et mécanismes d'adaptation 6

– Impact des changements environnementaux sur la dynamique de l'interaction entre le mélèze et les insectes affectant sa régénération naturelle. *Laurence DESPRES* 14
– Mutualisme et impacts des changements globaux : réponse d'une composante importante et négligée de la biodiversité. *Martine HOSSAERT-McKEY* 20
– Adaptation et changement global : approche évolutive et mécanistique de l'adaptation des Lépidoptères aux changements environnementaux. *Jean-François MARTIN* 27
– Conséquences du changement global sur la distribution et la démographie du Chabot (*Cottus gobio*) : une approche intégrative. *Didier PONT* 28
– Dynamique des champs de *Laminaria digitata*, ressource algale en Bretagne : impacts biotiques, abiotiques et anthropiques *Myriam VALERO* 37
– Changement global et biodiversité des forêts tropicales : modélisation spatiale du couvert arboré dans un paysage forestier fragmenté *Jérôme CHAVE* 46

Session 2 Réponses fonctionnelles aux changements globaux 51

– Relations fonctionnelles entre la diversité végétale et diversité bactérienne en prairies permanentes sous deux régimes de fertilisation azotée. *Emile BENIZRI et Bernard AMIAUD* 52
– Evaluation des modifications de la biodiversité marine sous l'influence du changement global en Méditerranée nord-occidentale. *Nicole BOURY-ESNAULT* 58
– Stochasticité climatique et pâturage : rôle de l'hétérogénéité spatio-temporelle des ressources sur la diversité des peuplements de grands ongulés africains. *Hervé FRITZ* 66
– Diversité dans le sol et dynamique du paysage dans la France continentale ; recherche de groupes fonctionnels et modélisation. *Patrick LAVELLE* 71
– Effet de substitutions d'essence et de l'augmentation en CO_2 de l'atmosphère sur les communautés microbiennes intervenant dans le fonctionnement d'un écosystème forestier. *Francis MARTIN* 78
– Diversité et recrutement dans un écosystème pélagique. *Serge POULET* 83

Session 3 Réponses spatiales aux changements globaux 85

– Effets de la pêche et du réchauffement climatique sur le peuplement de poissons du golfe de Gascogne et conséquences pour les pêcheries. *Fabian BLANCHARD* 86
– Impact du climat sur quelques espèces méditerranéennes : du passé au futur. *Rachid CHEDDADI* 91
– Dynamique de la végétation dans les forêts de montagne : impact des changements climatiques. *Jean-Luc DUPOUEY* 97
– Analyse multi-échelle de l'impact du changement global sur la diversité des communautés aphidiennes. *Maurice HULLE* 99
– Impact des changements climatiques globaux du Quaternaire chez plusieurs espèces de mammifères forestiers européens et un de leurs parasites. *Johan MICHAUX* 104
– Effets des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques d'Europe occidentale ; rôle des communautés planctoniques. *Sami SOUISSI* 111

Session 4 Réponses temporelles aux changements globaux 117

– Changement global, biodiversité animale et sociétés humaines dans la moitié nord de la France depuis 16000 ans. *Anne BRIDAULT* 118

– Variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées et pérennité. *Etienne DAMBRINE* 122

– Interactions biodiversité végétale - changements globaux à la transition Crétacé inférieur-supérieur d'Europe occidentale. *Bernard GOMEZ et Frédéric THEVENARD* 128

– Dynamique de la diversité à différentes échelles de temps : petits et grands mammifères comparés. Exemple des mammifères cénozoïques d'Europe. *Serge LEGENDRE* 133

– Un atelier exceptionnel d'étude de la dynamique de la diversité végétale : la Camargue d'il y a 6000 ans à demain. *Jean-Pierre SUC* 138

– Paléobiologie et paléomilieu tropical : inventaire des modifications de l'environnement thaïlandais depuis le Pléistocène. *Valery ZEITOUN* 143

Session 5 Réponses sélectives aux changements globaux 149

– Evolution de la diversité des mils et sorghos cultivés au Niger entre 1976 et 2003 : influence des facteurs naturels et anthropiques. *Gilles BEZANÇON* 150

– Dynamique de recolonisation du frêne oxyphylle (*Fraxinus angustifolia Vahl.*) et d'hybridation avec le frêne commun (*Fraxinus excelsior L.*) face aux changements globaux. *Nathalie FRASCARIA-LACOSTE* 156

– Diversité des plantes-hôtes, structuration génétique et compétition à différentes échelles spatiales chez deux lépidoptères ravageurs : adaptation aux cultures conventionnelles et transgéniques chez *Ostrinia nubilalis* et *Sesamia nonagrioides*. *Sergine PONSARD et Denis BOURGUET* 162

– Mécanismes de régulation de la biodiversité à l'échelle de l'Holocène : les contributions de l'archéozoologie. *Jean-Denis VIGNE* 167

Session 6 Outils disponibles et services écologiques 173

– Modèles pour une gestion durable de la biodiversité sous incertitude et dynamique globale. *Luc DOYEN* 174

– Dégradation de la connexité du paysage et impact sur une espèce-sentinelle : mise au point d'un outil d'évaluation et de restauration. *Pierre JOLY* 179

– Modifications d'utilisation des terres et diversité fonctionnelle des espèces végétales en régions tempérées et tropicales : développement d'une base de données de traits biologiques et synthèse multi-sites. *Sylvie GOURLET-FLEURY et Eric GARNIER* 184

– Mise en place d'un « Observatoire microbiologique du littoral » : analyse de la biodiversité bactérienne à long terme en relation avec le cycle du carbone. *Philippe LEBARON* 191

Session 7 Scénarios et projections 195

– Dynamique de la biodiversité : processus d'extinction à différentes échelles spatiales et temporelles et effets des changements de l'environnement. *Thierry BOULINIER* 196

– Comprendre et prévoir l'impact des changements climatiques sur la répartition de la flore française. *Isabelle CHUINE* 200

– Evolutions croisées de l'occupation du sol et de la biodiversité : le cas des communautés d'oiseaux à large échelle spatiale. *Frédéric JIGUET et Denis COUVET* 204

– Impacts du changement climatique sur la biodiversité et le cycle du carbone en prairie (Imagine). *Jean-François SOUSSANA* 208

– Réponses démographiques des vertébrés aux changements climatiques – pertinence d'indicateurs environnementaux et influence des stratégies démographiques et conséquences pour la dynamique de la biodiversité. *Henri WEIMERSKIRSCH et Vladimir GROSBOIS* 215

– Conséquences de l'intensification agricole sur la biodiversité en système agricole : utilisation d'approche descriptive, semi-expérimentale et modélisatrice et analyse des dynamiques spatiale et temporelle. *Vincent BRETAGNOLLE* 219

Avant-propos

L'action de l'homme, si puissante pour dessécher les marécages et les lacs, pour niveler les obstacles entre les divers pays, pour modifier la répartition des espèces végétales et animales, est par cela même d'une importance décisive dans les transformations que subit l'aspect extérieur de la planète. Elle peut embellir la Terre, mais elle peut l'enlaidir ; suivant l'état social et les mœurs de chaque peuple, elle contribue tantôt à dégrader la nature, tantôt à la transfigurer (Elisée Reclus, L'homme et la Terre,1905)

Biodiversité et Changement Global : une dynamique adaptative d'interactions

Serge MORAND

Une définition du changement global

Le changement global est la conséquence d'une empreinte écologique humaine considérable. Une formidable expérience à l'échelle de la planète, dont nous sommes à la fois les expérimentateurs et les sujets, est en cours. L'utilisation de la biodiversité fossile (gaz, charbon, pétrole) à un niveau jamais égalé affecte le climat de la planète par le rejet de gaz à effet de serre. L'urbanisation et l'intensification agricole accroissent la fragmentation des habitats. La production de nombreux polluants affectent tant les cycles biogéochimiques (intrants agricoles) que la physiologie des organismes vivants, y compris celle des humains (augmentation de la pénétration d'UV, perturbateurs endocriniens …). La mondialisation accroît le commerce international, homogénéise les modes de vie et les cultures avec une disparition probable de 50% des langues humaines dans les 30 prochaines années.
Les échanges d'organismes vivants sont en constante augmentation, ce qui contribue à homogénéiser les faunes et les flores. Les échanges commerciaux, le changement climatique et les changements d'usages des terres favorisent les émergences de pathogènes avec des conséquences importantes pour la santé animale, la santé des plantes et la santé humaine. La fragmentation des habitats et les bioinvasions augmentent les taux d'extinction des espèces. Les ressources vivantes sont fortement affectées tant par la surexploitation (chasse, cueillette, pêche) que par le changement climatique, avec par exemple de nombreux exemples cas d'effondrement de pêcheries. Selon le Millenium Ecosystem Assessment, 60 % des écosystèmes sont dégradés à des degrés plus ou moins importants. L'émergence de nouvelles puissances économiques au sud (Chine, Inde, Brésil…) augmente les besoins énergétiques mondiaux et l'intensification des transports, avec des conséquences sur les niveaux de rejet de gaz à effet de serre. L'exploitation sur de très grandes superficies des OGMs est une réponse de nombreux pays à la demande d'intensification de la production agricole. Enfin, la stabilisation de la population humaine globale à un niveau probablement inférieur aux précédentes estimations laisse quant même poser de manière cruciale la nécessité de nourrir au moins 10 milliards d'êtres humains d'ici 2100.

L'humain, produit de l'évolution, est la seule espèce en mesure d'affecter l'ensemble de la biosphère, et donc les capacités adaptatives et le futur de toutes les autres espèces.

Biodiversité et changement global

La biodiversité est affectée par ce changement global, tant pour sa composante climatique que par toutes ses autres composantes, tant au travers des modifications du fonctionnement des écosystèmes que des changements d'utilisation, voir des représentations du vivant. Comment ? Quelles en sont (seront) les conséquences ? L'expérience en cours est unique, elle concerne toute la planète, et ne comporte pas de réplicats ou de témoin non modifié. Il s'agit donc de développer des approches originales de recherche afin de conserver toute la rigueur scientifique à des résultats qui concernent de nombreux domaines des activités humaines.

La biodiversité peut être une assurance écologique, sociétale, contre les risques et les incertitudes associés à ce changement global. Là encore, il faut être inventif afin de développer de nouveaux concepts et outils pour élaborer les scénarios de demain.

Un groupe de travail pour une problématique globalisante

Le conseil scientifique de l'IFB a créé un groupe de travail ouvert chargé d'une réflexion sur la thématique du changement global et de la biodiversité. Les échanges au sein du groupe ont mis en exergue qu'il fallait penser spécifiquement les liens entre biodiversité et changement global :

- *en termes de vitesse et d'accélération ; en effet, les processus en jeu ne se déroulent pas sur les même pas de temps, et leurs vitesses peuvent se modifier ; le temps n'est pas une variable isomorphe pour étudier les phénomènes qui nous intéressent ; ce point est particulièrement crucial quand nous voudrons comparer passé, présent et projections du futur ;*
- *en termes d'interaction : la biodiversité c'est d'abord des interactions entre des niveaux d'organisation du vivant (du génome à l'écosystème) et en leurs seins (prédation, symbiose, parasitisme…) où l'humain est un acteur important ;*
- *en termes de changement d'échelle : les interactions à un niveau d'organisation ont des conséquences sur les interactions à d'autres niveaux, et réciproquement ;*
- *en termes de capacités adaptatives ; de nombreuses adaptations sont le résultat de processus co-évolutifs car concernant des interactions (comme la pollinisation, le parasitisme ou les symbioses) ; ceci pose l'évolution des trajectoires futures des adaptations en fonction de la vitesse des changements ; ceci pose le problème de l'adaptation des humains au changement de biodiversité.*

Il ressortait de nos échanges qu'il fallait :

- *dépasser le stade des inventaires, tout en les poursuivant, afin d'aborder les mécanismes et les processus ;*
- *d'utiliser les situations du passé (du très ancien au récent) afin de mieux comprendre certaines trajectoires historiques et certains mécanismes de cicatrisations post-crises.*

La constitution de bases de données et leur exploitation, notamment en relation avec le changement climatique devait être fortement encouragée afin de donner « matière » pour la production de « patterns », pour des indicateurs de biodiversité et pour le test de scénarios issus par exemple de modélisation.

Enfin, un appel à proposition commun avec le comité Gestion et Impacts du Changement Climatique (GICC) a été élaboré afin de conforter des liens entre la « communauté du climat » et la « communauté de la biodiversité ».

Les attendus des résultats de l'appel à propositions de recherche

Les nombreux résultats obtenus pourront se lire suivant deux gradients :

- *comment passer des patterns aux mécanismes et au fonctionnel ?*
- *comment établir des projections pour quelle prise de décision ?*

Les perspectives à l'issu de ce séminaire devront s'alimenter de débats concernant :

- *l'indispensable constitution de bases de données, entretenues au long terme, s'appuyant sur des réseaux d'observatoires coordonnés (climat, écosystèmes, biodiversité, dynamique sociale)*
- *la production de scénarios et leurs types (« catastrophisme éclairé » ?)*
- *la place des plateformes de modélisation et expérimentales*
- *le partage de concepts communs.*

Curieusement, et contrairement à la « communauté des climatologues », la « communauté de la biodiversité» affiche plus difficilement une « unité de vue». Pourquoi ? Les difficultés sont à chercher dans le partage et l'élaboration de concepts communs, dans l'assimilation des changements d'échelles et de vitesse, dans l'élaboration des méthodes comparatives.

Conserver et gérer durablement la biodiversité dans un contexte de changement global nous impose de rechercher et d'expérimenter de nouvelles manières de travailler ensemble.

Quelques Références

Barbault R, Chevassus-au-Louis B (2004). Biodiversité et changements globaux. Apdf, Paris.

Diamond J. (2005) Collapse. How societies choose to fail or survive. Penguin Books, New York

Dupuy J.-P. (2002) Pour un catastrophisme éclairé. Quant l'impossible est certain. Edition du Seuil, Paris.

Griffon M. (2006) Nourrir la planète. Odile Jacob, Paris.

Lovejoy T.E., Hannah L. (2005) Climate change and biodiversity. Yale University Press, New Haven & London.

Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-being : Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.

Biodiversité et changement global

Le ministère chargé de l'environnement a mis en place à l'automne 1998 le programme de recherche fédérateur « Gestion et impacts du changement climatique » (GICC). Le but général du programme est d'évaluer les risques encourus (notamment en France et en Europe) et les possibilités de les prévenir ou de les gérer.

L'évolution des connaissances et des problématiques de recherche conduisent à replacer le changement climatique dans le contexte du changement global, qui concerne toutes les modifications majeures engendrées tant par les activités anthropiques que par les facteurs naturels.

L'Institut français de la biodiversité (IFB), en partenariat avec le ministère de l'Ecologie et du Développement durable, a élaboré un premier appel à propositions de recherches qui concerne les interactions entre dynamique de la biodiversité et changement global. Les propositions de recherche seront évaluées par la commission scientifique de l'IFB qui en assurera le suivi scientifique en liaison avec le programme GICC.

Contexte scientifique

Le changement global concerne toutes les modifications majeures engendrées tant par les activités anthropiques que par les facteurs naturels. La réalité du changement climatique, et en particulier celle de l'augmentation de la température moyenne à la surface du globe, n'est plus mise en doute. Même si des controverses existent encore sur son origine, de nombreux arguments indiquent que ce changement climatique est corrélé à une augmentation de la température résultant de l'activité humaine (augmentation de la production de gaz à effet de serre). La température moyenne s'est élevée au cours du siècle passé avec une nette augmentation durant les vingt dernières années. Tout indique qu'en raison de l'inertie des grands systèmes climatiques à l'échelle du globe, ces changements vont s'accélérer au cours du XXIe siècle avec un réchauffement global de l'ordre de 1,4 °C à 5,8 °C, une élévation du niveau marin d'environ 50 cm et un renforcement du cycle hydrologique. Durant la même période, la concentration atmosphérique en CO_2 aura probablement doublé.

Cependant, le changement global ne se limite pas aux seuls changements du climat et de la composition de l'atmosphère. D'importantes modifications liées aux changements d'usage des terres et des milieux aquatiques sont attendues ou sont déjà observées. Ces modifications d'usage sont de deux types :

- une intensification des usages dus à l'accroissement de la pression anthropique (aménagement, déforestation, défrichage, intensification agricole, surexploitation, pollutions diverses, accroissement du commerce international, introduction d'espèces, OGM…) ;
- un abandon des usages (déprises agricoles, reforestation…).

Si le changement global, déjà perceptible, ne peut que s'amplifier, ses conséquences sur la dynamique de la biodiversité restent à quantifier de manière bien plus précise, tant en termes de distribution des espèces, d'adaptation des individus ou des populations, de co-adaptation des systèmes biologiques (prédation, parasitisme, symbiose…) ou d'évolution génotypique que d'évolution des sociétés humaines. D'une manière générale, l'examen des conséquences du changement global portera de préférence sur la structure et la dynamique des paysages, les aires de répartition des espèces, les rythmes d'extinction, la phénologie des principaux événements biologiques qui rythment le cycle annuel, la structure et la dynamique des populations et les interactions entre espèces (compétition, invasions, réseaux trophiques, parasitisme et symbioses…). Ces changements seront modulés par la structure spatiale à différentes échelles des habitats et des écosystèmes, qui sera elle-même affectée (fragmentation…) par les changements globaux. Pour l'étude et la modélisation du changement global actuel, l'appréhension du temps sous ses différentes échelles de perception est essentielle. Pour mesurer leur vitesse et leur durée, pour comprendre et analyser leurs effets et leurs conséquences sur le vivant, il faut prendre en considération le temps, les temporalités des événements et les pas de temps des observations.

Enfin, les modifications de la biodiversité induites par le changement global pourraient rétroagir sur des services rendus par les écosystèmes, comme le stockage de carbone dans les sols et les forêts, l'épuration de l'eau, la valeur d'usage ou d'aménité des milieux… Les interactions entre changement global et biodiversité doivent donc être considérées dans les deux sens pour pouvoir comprendre et, si possible, prédire les changements à venir.

Compte tenu de la complexité de la notion de biodiversité, il n'est pas possible d'en rendre compte de manière exhaustive. Connaître l'ensemble des espèces présentes en un lieu et évaluer la contribution de ce lieu à la diversité à des échelles plus vastes (du régional au global) est presque impossible. L'analyse de la biodiversité doit s'appuyer sur des indicateurs : nombre d'espèces ou présence de quelques espèces de groupes taxonomiques bien connus et représentatifs d'un mode de fonctionnement, variabilité infra-spécifique, diversité et pérennité des composantes d'un paysage…

Plusieurs questions sont à prendre en considération :

– comment mesurer les changements de la biodiversité, à quelles échelles spatiales et temporelles et en fonction de quelle(s) métrique(s) ?
– les extinctions et radiations consécutives aux crises passées peuvent-elles nous renseigner et nous permettre de préciser des scénarios pour les changements à venir ?
– comment tester des hypothèses et des scénarios d'évolution de la biodiversité sous l'influence du changement global ?
– quels sont les processus qu'il sera nécessaire d'étudier dans ce but et selon quelles approches expérimentales ?
– quels sont les apports de la modélisation ? Comment intégrer les paramètres socio-économiques dans les modèles portant sur les interactions entre changement global et biodiversité ?
– comment se prennent les décisions sociétales relatives au changement global ? Quelles en sont les conséquences sur les changements d'usage ?
– enfin, quelles seront les conséquences des modifications de la biodiversité induites par les changements globaux sur les services rendus par les écosystèmes ?

L'appel à proposition s'intéresse à quatre problématiques qui vont de la description des patterns à la prise de décisions en passant par la compréhension des mécanismes et l'établissement de projections.

I – Description des patterns

En quoi l'étude de la dynamique de la biodiversité à différentes échelles de temps, d'espace et d'organisation peut-elle nous amener à proposer des scénarios d'évolution de la biodiversité ?

Si l'on veut prendre la mesure de la crise actuelle de la biodiversité et des questions qu'elle soulève, il faut s'appuyer sur une mise en perspective historique et préhistorique de la biodiversité actuelle :

– les changements globaux qui se produisent depuis un siècle ou moins peuvent être associés à des changements de répartition, voire à des disparitions d'espèces. Il est parfois possible de les documenter et d'en préciser les causes (changements climatiques ou modifications d'usage des sols). Ils peuvent aussi être mis en relation avec des modifications des traits d'histoire de vie des espèces.
– les changements dus à l'impact de l'anthropisation au cours des derniers 100 000 ans apportent également un éclairage sur les prémisses de la crise d'aujourd'hui.
– les systèmes plus anciens, sans équivalents actuels directs, et ayant fonctionné dans des contextes différents, permettent aussi de comprendre comment d'autres biodiversités ont subi et, le cas échéant, surmonté les crises du passé.

Même s'il est difficile d'arriver à une documentation totalement fiable, il est clair que cet effort de recueil et de gestion d'informations est particulièrement important pour l'évaluation future des effets des changements globaux.

II – Compréhension des mécanismes

Comment tester les conséquences des interactions changement global – biodiversité ?

Les scénarios proposés doivent conduire à tester des hypothèses, en s'appuyant si possible sur des archives, des données expérimentales et des modèles fonctionnels.

Les archives du passé permettent de tester des hypothèses sur l'adaptabilité en situation de crise. Ainsi, on peut utiliser, pour des situations anciennes, les approches et les questionnements de la biologie de la conser-

vation et, concernant la fragmentation d'habitats, les barrières, les échelles spatiales de variation et vitesse de migration des espèces, les gradients latitudinaux… Par exemple, lors d'une fluctuation climatique documentée sur une période suffisamment longue, quels sont les gradients migratoires et les changements faunistiques et floristiques à l'échelle d'un océan ou d'un continent ?

Concernant l'actuel, les expérimentations doivent conduire à une compréhension fonctionnelle de l'influence du changement global sur la biodiversité. La recherche de groupes d'espèces qui auraient le même type de réponse face aux changements de leur environnement et partageraient des traits communs (groupes fonctionnels) constitue une voie à privilégier. Cette démarche pourrait concerner tous les groupes taxonomiques et tous les écosystèmes : le sol, les sédiments, les forêts, les milieux pélagiques… L'analyse, à l'échelle du paysage, des effets de structuration ou de perturbation des habitats est, là encore, un élément important de la compréhension du fonctionnement des systèmes. L'analyse diachronique ou comparative de la relation entre biodiversité et transformation des paysages fournit un moyen d'analyse de situations presque expérimentales à une échelle pertinente.

Afin de pouvoir tester expérimentalement les interactions entre changement global et biodiversité, on s'attachera à :

- partir d'hypothèses et de prédictions issues de la modélisation ;
- formuler des scénarios cohérents (et si possible contrastés) du changement, tenant compte à la fois d'une composante climatique/atmosphérique et d'une composante liée à l'usage des terres (ou des milieux aquatiques) ;
- manipuler des systèmes modèles (si possible de biodiversité contrastée) selon ces scénarios ;
- étudier les principaux mécanismes susceptibles de coupler changement global et biodiversité aux échelles spatiales et temporelles considérées ;
- étudier les principales adaptations biologiques qui s'opèrent dans le système étudié ;
- évaluer les conséquences des interactions entre changement global et biodiversité sur les services rendus par les écosystèmes considérés.

III – Etablir des projections

Quelles approches ?

La complexité des interactions entre changements globaux et biodiversité est telle que l'on est encore très éloigné de prédictions fiables. On cumule en effet dans ce domaine des incertitudes concernant : i) les scénarios (du climat, de l'usage des milieux…) ; ii) les adaptations des systèmes biologiques étudiés ; iii) la sensibilité de la biodiversité et de ses composantes (diversité spécifique, fonctionnelle…) à ces changements.

L'objectif des démarches de modélisation doit être de réduire ces incertitudes, en s'attachant à faire progresser les méthodologies et à bénéficier des progrès réalisés dans des disciplines complémentaires. Un couplage des modèles climatiques et/ou des modèles socio-économiques à la dynamique de la biodiversité est souhaitable.

- L'utilisation de scénarios climatiques régionalisés et correspondant à la transition climatique au cours de ce siècle pour différents scénarios d'émissions de gaz à effet de serre doit être encouragée ;
- les scénarios d'usage des terres et des milieux aquatiques demanderont également à être régionalisés afin de pouvoir être adaptés à la modélisation d'écosystèmes continentaux ou marins ;
- les approches de modélisation de la biodiversité fonctionnelle doivent être précisées afin d'aller des échelles globales (comme les DGVM, Dynamic Global Vegetation Model) vers des échelles spatiales plus réduites, correspondant mieux à des écosystèmes bien définis.

Les modèles utilisés pourront être paramétrés et évalués à partir de données d'archives ou expérimentales.

IV Prise de décisions face au changement global

La question des relations entre changement global et biodiversité repose largement sur les questions de perception : perception des rythmes, de l'intensité et de la nature des changements, qui influent directement sur les prises de décisions et les modifications d'usage.

Il n'y a pas à travers le monde et les différents groupes humains une seule perception et une seule représentation du changement global mais de nombreuses. Ce changement est-il vécu comme une crise ? Quel est le seuil de perception qui fait passer de la notion de changement à la notion de crise pour un individu, un groupe, une société ?

De même la biodiversité n'est pas vécue par tous comme un bien public global ou un patrimoine de l'humanité (donc comme appartenant à une espèce qui s'approprie toutes les autres). Les modifications importantes des usages et de l'exploitation des ressources et les capacités d'adaptation à ces modifications vont contraindre les politiques publiques. La demande sociale est importante mais souvent contradictoire.

Différentes questions se posent : comment s'élabore le processus de décision en fonction des conflits, de la puissance respective, dont économique, et de la capacité adaptative des acteurs face à ces changements globaux ? Comment sont mises en œuvre les différentes directives européennes, telles que Habitat 2000 ou les conventions internationales ? Comment vont se résoudre les conflits d'exploitation des ressources, comme les ressources halieutiques marines, dans un contexte de changement global ? Les systèmes internationaux vont-ils pousser à la prise en compte des effets du changement global ? Quel est le rôle de l'expertise scientifique ?

Comment intervenir pour protéger la biodiversité dans un contexte de transformation généralisée de l'environnement ? Quelle peut être l'efficacité des systèmes de réserves ou de zones de protection ? Peut-on et doit-on intervenir pour transporter et implanter des habitats ou des espèces dans les espaces qui deviendront climatiquement favorables ? Les systèmes de corridors définis dans certains projets européens constituent-ils une autre solution envisageable ?

Recommandations

Les projets doivent aborder au moins deux des problématiques listées ci-dessus, et avoir une approche interdisciplinaire. Les réponses doivent justifier le choix des outils et des modèles.

Les bases de données issues des projets retenus devront être accessibles à la communauté scientifique en fin de programme.

L'articulation des projets avec d'autres initiatives nationales (ORE, zones ateliers, ECLIPSE, ACI…), européennes et internationales dans ce domaine doit être signalée et explicitée.

Liste des projets financés

(le chiffre entre parenthèses renvoie aux numéros des sessions)

BENIZRI Emile et AMIAUD Bernard (2) :
Relations fonctionnelles entre diversité floristique et la diversité bactérienne en prairies permanentes sous deux régimes de fertilisation azotée.

BEZANÇON Gilles (5) :
Evolution de la diversité des mils et sorghos cultivés au Niger entre 1976 et 2003 : influence des facteurs naturels et anthropiques

BLANCHARD Fabian (3) :
Effets de la pêche et du réchauffement climatique sur le peuplement de poissons du Golfe de Gascogne et conséquences pour les pêcheries.

BOULINIER Thierry (7) :
Dynamique de la biodiversité : processus d'extinction à différentes échelles spatiales et temporelles et effets des changements de l'environnement.

BOURY-ESNAULT Nicole (2) :
Evaluation des modifications de la biodiversité marine sous l'influence du changement global en Méditerranée nord-occidentale.

BRETAGNOLLE Vincent (7) :
Conséquences de l'intensification agricole sur la biodiversité en système agricole : utilisation d'approches descriptive, semi-expérimentale et modélisatrice, et analyse des dynamiques spatiale et temporelle.

BRIDAULT Anne (4) :
Changement global, biodiversité animale et sociétés humaines depuis 16000 ans dans la moitié nord de la France.

CHAVE Jérôme (1) :
Changement global et biodiversité des forêts tropicales : modélisation spatiale du couvert arboré dans un paysage forestier fragmenté.

CHEDDADI Rachid (3) :
Impact du climat sur quelques espèces méditerranéennes: du passé au futur.

CHUINE Isabelle (7) :
Comprendre et prévoir l'impact des changements climatiques sur la répartition de la flore française.

COUVET Denis et JIGUET Frédéric (7) :
Evolutions croisées de l'occupation du sol et de la biodiversité : le cas des communautés d'oiseaux à large échelle spatiale.

DAMBRINE Etienne (4) :
Variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées et pérennité.

DESPRES Laurence (1) :
Impact des changements environnementaux sur la dynamique de l'interaction entre le mélèze et les insectes affectant sa régénération naturelle.

DOYEN Luc (6) :
Modèle pour une gestion durable de la biodiversité sous incertitude et dynamique globales.

DUPOUEY Jean-Luc (3) :
Dynamique de la végétation dans les forêts de montagne : impact des changements climatiques.

FRASCARIA-LACOSTE Nathalie (5) :
Dynamique de recolonisation du frêne oxyphylle (*Fraxinus angustifolia Vahl*.) et d'hybridation avec le frêne commun (*Fraxinus excelsior L.*) face aux changements globaux.

FRITZ Hervé (2) :
Stochasticité climatique et pâturage: rôle de l'hétérogénéité spatio-temporelle des ressources sur la diversité des peuplements de grands ongulés africains.

GOMEZ Bernard et THÉVENARD Frédéric (4) :
Interactions biodiversité végétale - changements globaux à la transition Crétacé inférieur-Crétacé moyen d'Europe occidentale.

GOURLET-FLEURY Sylvie et GARNIER Eric (6) :
Modifications d'utilisation des terres et diversité fonctionnelle des espèces végétales en régions tempérées et tropicales : développement d'une base de données de traits biologiques et synthèse multi-sites.

HOSSAERT-MCKEY Martine (1) :
Mutualisme et impacts des changements globaux : réponse d'une composante importante et négligée de la biodiversité.

HULLE Maurice (3) :
Analyse multi-échelle de l'impact du changement global sur la diversité des communautés aphidiennes.

JOLY Pierre (6) :
Dégradation de la connexité du paysage et impact sur une espèce-sentinelle : mise au point d'un outil d'évaluation et de restauration.

LAVELLE Patrick (2) :
Diversité dans le sol et dynamique du paysage dans la France continentale ; recherche de groupes fonctionnels et modélisation.

LEBARON Philippe (6) :
Mise en place d'un « Observatoire microbiologique du littoral » : analyse de la biodiversité bactérienne à long terme en relation avec le cycle du carbone.

LEGENDRE Serge (4) :
Dynamique de la diversité à différentes échelles de temps : petits et grands mammifères comparés. Exemple des mammifères cénozoïques d'Europe.

MARTIN Francis (2) :
Effet de substitutions d'essence et de l'augmentation en CO_2 de l'atmosphère sur les communautés microbiennes intervenant dans le fonctionnement d'un écosystème forestier.

MARTIN Jean-François (1) :
Adaptation et changement global : approche évolutive et mécanistique de l'adaptation des Lépidoptères aux changements environnementaux.

MICHAUX Johan (3) :
Impact des changements climatiques globaux du Quaternaire chez plusieurs espèces de mammifères forestiers européens et un de leurs parasites.

PONSARD Sergine et BOURGUET Denis (5) :
Diversité des plantes-hôtes, structuration génétique et compétition à différentes échelles spatiales chez deux lépidoptères ravageurs : adaptation aux cultures conventionnelles et transgéniques chez *Ostrinia nubilalis* et *Sesamia nonagrioides*.

PONT Didier (1) :
Conséquences du changement global sur la distribution et la démographie du Chabot (*Cottus gobio*) : une approche intégrative.

POULET Serge (2) :
Diversité et recrutement dans un écosystème pélagique.

SOUISSI Sami :
Effets des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques d'Europe occidentale ; rôle des communautés planctoniques.

SOUSSANA Jean-François (7) :
Impacts du changement climatique sur la biodiversité et le cycle du carbone en prairie (IMAGINE).

SUC Jean-Pierre (4) :
Un atelier exceptionnel d'étude de la dynamique de la diversité végétale : la Camargue d'il y a 6000 ans à demain.

VALERO Myriam (1) :
Dynamique des champs de Laminaria digitata, ressource algale en Bretagne : impacts biotiques, abiotiques et anthropiques.

VIGNE Jean-Denis (5) :
Mécanismes de régulation de la biodiversité à l'échelle de l'Holocène : les contributions de l'archéozoologie.

WEIMERSKIRCH Henri et GROSBOIS Vladimir (7) :
Réponses démographiques des vertébrés aux changements climatiques – pertinence d'indicateurs environnementaux et influence des stratégies démographiques et conséquences pour la dynamique de la biodiversité.

ZEITOUN Valéry (4) :
Paléobiologie et paléomilieu tropical : inventaire des modifications de l'environnement thaïlandais depuis le Pléistocène.

Photo Jean-François MARTIN

Session 1
Changement global et mécanismes d'adaptation

14	Impact des changements environnementaux sur la dynamique de l'interaction entre le mélèze et les insectes affectant sa régénération naturelle.	*Laurence DESPRES*
20	Mutualisme et impacts des changements globaux : réponse d'une composante importante et négligée de la biodiversité.	*Martine HOSSAERT-McKEY*
26	Adaptation et changement global : approche évolutive et mécanistique de l'adaptation des Lépidoptères aux changements environnementaux.	*Jean-François MARTIN*
28	Conséquences du changement global sur la distribution et la démographie du Chabot (*Cottus gobio*) : une approche intégrative.	*Didier PONT*
37	Dynamique des champs de *Laminaria digitata*, ressource algale en Bretagne : impacts biotiques, abiotiques et anthropiques	*Myriam VALERO*
46	Changement global et biodiversité des forêts tropicales : modélisation spatiale du couvert arboré dans un paysage forestier fragmenté.	*Jérôme CHAVE*

Impact des changements environnementaux sur la dynamique de l'interaction entre le mélèze et les insectes affectant sa régénération naturelle

Coordination :
Laurence DESPRES,
Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA), UMR CNRS 5553, Université J. Fourier,
BP 53X, 38041 Grenoble Cedex 09
Tel : 04 76 63 56 99 / Secrétariat : 04 76 51 42 78 /Télécopie: 04 76 51 42 79
laurence.despres@ujf-grenoble.fr

Participants au projet :
Stéphanie MANEL, Jean-Marie SACHET (LECA),
Alain ROQUES (INRA), Anne-Marie ROZENBERG (INRA),
Jean-Paul RAIMBAULT (INRA), Philippe LORME (INRA),
INRA-CRF, UR 633
Christian DENIS (ONF), Briançon
Noëlle BRU (Université de Pau)
Philippe GARAT Laboratoire d'analyse des données, Université P. Mendes-France

Mots clés :
Fructification en masse, diapause, coévolution, biodiversité, climat.

Abstract

We analysed annual cone production for 30 consecutive years (from 1975 to 2005) in larch at 20 sites in the French Alps, ranging from 1300 up to 2100 m a.s.l.. We examined the effect of masting on the dynamics of the dominant specific pre-dispersal seed predator *Strobilomyia spp*. We found classic masting in larch: cone production varied across years and was spatially synchronised at the whole region scale, but there is no cyclic temporal pattern of fructification. We evidenced different dynamics of cone production and of parasite abundance at low (<1800 m) and high (> 1800 m) altitudes. Cone production is positively correlated with precipitations in May and a cold September the year before and negatively with high temperatures in March-April. Parasitism rate is higher in low cone production years that follow high production years, supporting the predator satiation hypothesis.

At the altitudinal limit of larch distribution, isolated colonist trees were significantly more infected by *Strobilomyia* than trees at the edge of the forest, suggesting that natural colonization of the larch in altitude (related on land abandonment and climatic change) could be slowed down by the parasitism of *Strobilomyia*. We evidenced asymmetric competition among *Strobilomyia* species, with competitive dominance of the earliest species. Diapause duration was strongly influenced by species, late species being twice more likely to enter in prolonged diapause. The impact of winter temperature increase on *Strobilomyia* emergence is under examination.

PRINCIPAUX RESULTATS

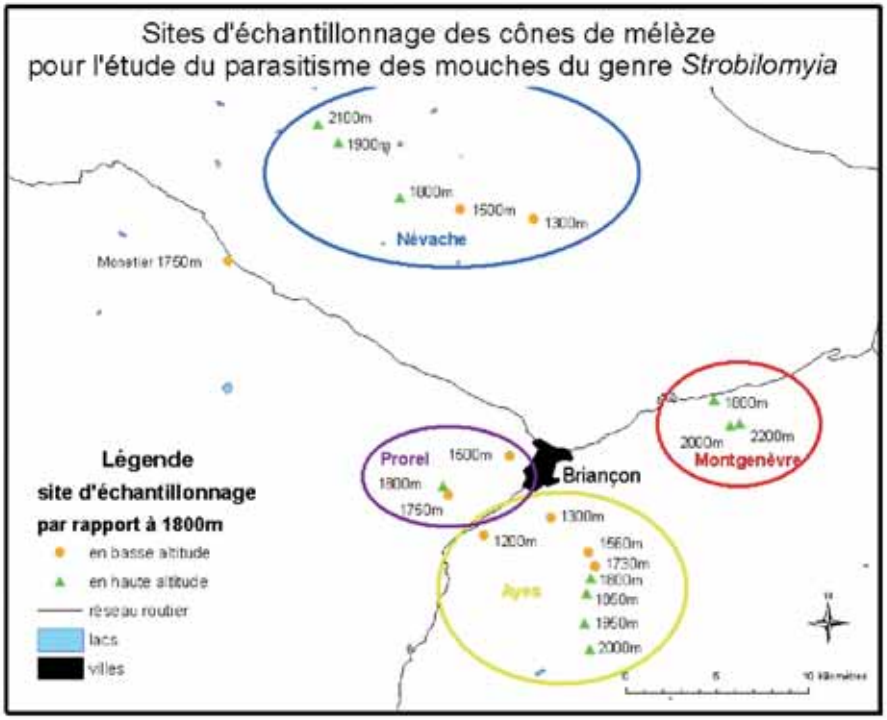
Acquis scientifiques :

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude peuvent se décomposer en deux axes, d'une part l'analyse des séries temporelles de la fructification du mélèze et du taux de parasitisme par les prédateurs de graines spécialisés *Strobilomyia* permettant de modéliser l'impact du climat sur la dynamique de l'interaction, et d'autre part la compréhension des mécanismes régulateurs de l'interaction via des expérimentations sur le terrain et en conditions contrôlées.

1. Impact de la variabilité environnementale sur la dynamique de l'interaction mélèze-Strobilomyia

• Méthodologie

L'analyse statistique des données (intensité de fructification des mélèzes, taux de parasitisme des cônes) a été réalisée sur des données récoltées depuis 30 ans (1975-2005) par l'INRA dans 5 vallées du Briançonnais (20 sites à différentes altitudes, fig. 1). La fructification est une variable quantifiée en 6 niveaux (0,1,2,3,4,5, Roques 1988). Nous avons donc utilisé un modèle linéaire général, afin de tester les effets site, altitude et année sur la fructification. Le taux de parasitisme a été normalisé (transformation Logit), et des régressions linéaires ont permis de tester les effets site, année, et fructification l'année n et l'année n-1, sur le taux de parasitisme.



• Résultats

Tous les sites se comportent de la même façon en termes de production et de taux de parasitisme, avec cependant des différences en termes d'altitude. Nous avons donc séparé l'altitude en deux classes basse et haute altitude (facteur qualitatif fixe) dans le modèle linéaire général testant les effets site, année, altitude et toutes les interactions sur la fructification et le taux de parasitisme (valeur médiane par altitude). Seuls les effets année et l'interaction altitude*année sont significatifs. Si la fructification du mélèze apparaît synchrone à une altitude donnée, il n'y a pas de pattern temporel régulier de fructification : les valeurs d'auto-corrélation entre fructification l'année n et l'année n-1, n-2,… jusqu'à n-10 ne sont jamais significatives, que ce soit pour un site donné ou tous sites confondus à une altitude donnée.

Impact du climat sur la fructification du mélèze

Etant donné la synchronisation spatiale de la fructification du mélèze, nous avons utilisé les données climatiques journalières de température et de précipitation de Météo France dans le Briançonnais de 1974 à 2004 afin de déterminer l'impact du climat sur la variable production de cônes, en développant deux modèles, l'un à basse altitude (<1800 m), l'autre à haute altitude (≥ 1800 m). Nous avons calculé 17 indices climatiques mensuels (voir tableau 1), et testé leur effet sur la fructification. La multiplicité (204) et la colinéarité des variables explicatives par rapport au faible nombre d'observations de la variable réponse (30) nous conduisent à utiliser une technique de régression PLS plutôt qu'une régression multiple (Tenenhaus, 1998).

A basse altitude, le meilleur modèle (R^2 = 54.9 %, P < 0.001) montre l'influence positive des précipitations de mai sur la fructification, et l'influence négative de la douceur de mars et avril (TX, GD4). Ces résultats peuvent s'interpréter ainsi : les précipitations de mai peuvent favoriser la croissance des cônes, alors qu'une température élevée en mars-avril favorise un débourrement trop précoce des bourgeons floraux qui risquent de geler par la suite.

A haute altitude, le meilleur modèle (R^2 = 33 %, P = 0.004) montre également un impact négatif de la douceur d'avril (GD4 et HD17) et un impact positif du froid en septembre (HD17, CWDI et QTN.10) de l'année précédente sur la fructification ; comme en basse altitude, mais cette fois ci plus tardif (seulement en avril), un débourrement trop précoce des bourgeons floraux est défavorable à la fructification. Un mois de septembre froid déclenche la chute précoce des aiguilles du mélèze, un arrêt de la photosynthèse et une réallocation des ressources vers la reproduction l'année suivante, au détriment de la croissance de l'arbre.

TAB. 1 : Tableau récapitulatif des variables climatiques mensuelles

Nom de la variable	
TG	Moyenne des températures moyennes journalières
TX	Moyenne des températures maximales journalières
TN	Moyenne des températures minimales journalières
DTR	Moyenne des étendues journalières (TX – TN)
ETR	Etendue intra-période max(TXj) – min (TNj)
GD4	Degrés-jours(2) supérieurs à 4°C
HD17	Degrés-jours(2) inférieurs à 17 °C
CWDI	Nbr de jours où TN < TNnorm(1) – 5°C
HWDI	Nbr de jours où TX > TXnorm(1) + 5°C
FD0	Nbr de jours où TN < 0°C
FD4	Nbr de jours où TN < -4°C
TR	Nbr de jours où TN > 12°C
ID	Nbr de jours où TX < 0°C
SD	Nbr de jours où TX > 25°C
QTN10	Fractile 10% des températures minimales journalières
QTX90	Fractile 90% des températures maximales journalières
PP	Précipitation cumulée mensuelle

(1) X_{norm} = valeur normale journalière de X calculée sur la période 1975-2005.

(2) les degrés-jours sont calculés sur la température moyenne journalière.

Impact de la fluctuation de la ressource sur le taux de parasitisme

Le meilleur modèle retenu pour expliquer le taux de parasitisme est :

Logit (taux de parasitisme) = 0.211 – 0.153 fructification année n + 0.0803 fructification année n-1

Le taux de parasitisme est négativement corrélé à la fructification de l'année n mais positivement à la fructification de l'année précédente : les années de forte production en cônes, le parasite ne parvient pas à

occuper tous les cônes, alors que les années de faible production, pratiquement tous les cônes sont occupés (Fig. 2).

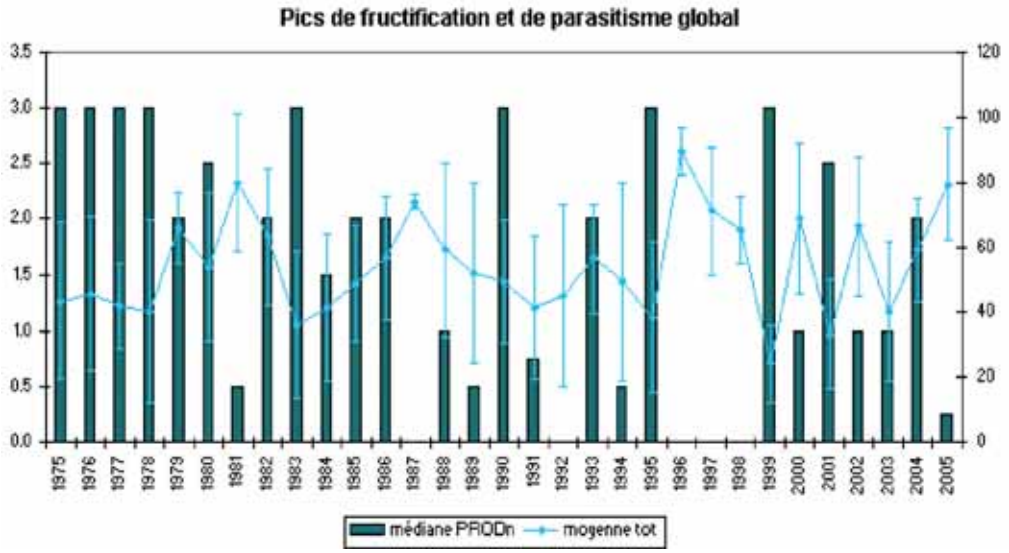


FIGURE 2 : Corrélation entre fructification du mélèze (valeur médiane annuelle) et taux de parasitisme global par Strobilomyia (en pourcentage moyen de cônes parasités). Les années de faible fructification correspondent à des années de fort taux de parasitisme.

De plus, le ratio entre fructification l'année n-1 et l'année n est positivement corrélé au taux de parasitisme : si une année de faible production précède une année de forte production (ratio (n-1)/n faible), alors le parasitisme est faible l'année n. De telles années permettent au mélèze de se reproduire efficacement, tout en limitant la croissance de la population de ravageur (saturation « numérique » Satake *et al.* 2004). Inversement, une année de faible production suivant une année de forte production (ratio élevé) connaitra un fort parasitisme (peu de cônes et beaucoup de prédateurs), mais cela entrainera un faible coût pour le mélèze qui aura produit peu de cônes. Cette saturation des prédateurs confère un avantage sélectif au mélèze, confortant l'hypothèse que le masting (fructification intermittente) est une stratégie sélectionnée par la présence de prédateurs spécifiques (Kelly & Sork 2002).

2. Compréhension des mécanismes régulateurs de l'interaction

Effet lisière : impact des Strobilomyia sur la colonisation en altitude

Les arbres pionniers pourraient être attaqués préférentiellement par les *Strobilomyia*, en raison de leur meilleure visibilité, limitant l'expansion altitudinale du mélézin. Afin de tester cette hypothèse, nous avons comparé les taux d'infestation de cônes prélevés sur des arbres situés à la lisière du mélézin et sur des arbres pionniers, dans 3 sites (Ayes, Montgenèvre et Prorel ; régression logistique binaire sur le taux de cônes infestés par arbre à 2 facteurs hiérarchisés : site et statut de l'arbre). Les arbres pionniers ont été significativement plus infestés (69 % ; n = 45) que les arbres sous couvert (44 % ; n = 60) en 2004. En 2005, année de très faible fructification, aucune différence n'a cependant été notée entre pionniers et lisière, la quasi-totalité des cônes des quelques arbres fructifères étant attaqués. Les résultats 2004 sont donc à confirmer en 2006, où la fructification apparaît très abondante.

Un second prélèvement de cônes a été effectué à l'automne 2004 dans les 3 mêmes sites (1183 cônes prélevés sur des arbres en lisière, et 1527 cônes prélevés sur des arbres pionniers par site) et chaque cône a été décortiqué à la main afin de déterminer le nombre de graines pleines libérées par cône (déterminé par radiographie aux rayons X). Les arbres en lisière libèrent significativement plus de graines par cône que les arbres pionniers (16.27 + 0.42 *versus* 10.77 + 0.27 graines/cône respectivement). Il n'y a pas de différence signifi-

cative entre nombre de cônes produits par les 2 types d'arbre (lisière/pionnier). Ces résultats montrent que les *Strobilomyia* s'attaquent de façon préférentielle aux cônes des arbres pionniers, ce qui suggère que la colonisation naturelle du mélèze en altitude lié à la déprise agricole et au réchauffement climatique, pourrait être freinée par le parasitisme des *Strobilomyia*.

Compétition entre larves précoces et tardives

Deux sites de la même vallée mais situés à deux altitudes différentes (1200 et 2000 m) ont été étudiés ; au total, 1371 cônes ont été étudiés : taille et masse sèche des cônes, contenu en larves, ainsi que l'espèce (précoce : *S. laricicola*, ou tardive-cette dernière catégorie regroupant les larves indistinguables de *S. melania* et *S. infrequens*), taille, masse sèche et masse lipidique des larves. Aucun cône ne contenait 2 larves de l'espèce précoce, indiquant une exclusion intraspécifique complète chez cette espèce. Les larves de l'espèce tardive sont distribuées selon une loi de poisson, indiquant qu'il n'y a pas évitement des cônes déjà occupés par une larve, qu'elle soit précoce ou tardive, puisque la présence d'une larve de l'espèce précoce n'influence pas la distribution des pontes tardives. La compétition apparaît asymétrique, l'espèce la plus précoce *S. laricicola* n'étant pas affectée par la présence d'une autre larve, alors que les deux espèces tardives subissent un effet de la compétition interspécifique et intraspécifique : –7,8 % et –23,3 % pour la masse sèche, et –14,5 % et –26 % pour la masse lipidique respectivement. Il n'y a pas de différence significative sur le taux de lipide.

Déterminisme de la levée de diapause et synchronisation entre espèces

Un élevage de pupes de mouches a été constitué au printemps 2004 en récupérant les larves sortis de cônes prélevés dans six sites du Briançonnais (trois vallées et deux altitudes extrêmes pour chaque vallée). Un total de 12128 cônes a ainsi été récolté, permettant d'obtenir 1979 larves vivantes. Une partie de ces larves a été suivie, mesurée et sacrifiée pour vérifier la corrélation entre les traits morphologiques de la larve (taille, masse fraîche) et de la pupe (taille, masse fraîche, masse sèche, masse lipidique). Les autres (soit 1887 larves) ont été élevées jusqu'à pupaison, pesées, puis mise à hiverner en conditions semi-naturelles (cabane non chauffée à 1800 m d'altitude). Leur état en 2005 est évalué : mort pendant l'hivernage : 654 (34,6 %), émergence 747 (39,5 %) ou diapause prolongée : 486 (25,7 %). Les plus grosses larves ont une meilleure probabilité de survie. En ce qui concerne la levée de diapause, il y a un fort effet espèce avec une forte probabilité d'émergence pour *S. laricicola* (87 %), alors qu'elle n'est que de 36,7 % pour les espèces tardives.

Une absence de synchronie dans l'entrée et la sortie de diapause prolongée entre les différentes espèces de *Strobilomyia* pourrait correspondre à une stratégie d'évitement temporel. Afin de tester cette hypothèse, 844 pupes provenant de 47 sites, de différentes altitudes, du Briançonnais ont été mises en Septembre 2004 à hiverner in situ dans des enveloppes grillagées (limitation de la prédation) disposées sous la litière. Au printemps 2005, on a récupéré 127 pupes mortes, 565 adultes émergés et 242 pupes en diapause prolongée, soit un pourcentage de diapause prolongée de 30,0 %. Ce pourcentage important est à mettre en relation avec la très faible fructification 2005. Les 242 pupes diapausantes ont été replacées dans les mêmes conditions durant l'hiver 2005-2006 et viennent d'être récupérées pour analyse des émergences 2006 qui débutent. On devrait donc pouvoir disposer sous peu des pourcentages de diapause prolongée comparée des 3 espèces.

Influence du réchauffement climatique sur la durée de diapause et les coïncidences phénologiques entre émergence des insectes et apparition des cônes

Afin de mesurer in situ les valeurs de variables climatiques (température, humidité relative, insolation) connues pour influencer le développement des pupes hivernantes, et notamment la levée de diapause, des micro-capteurs climatiques (Hobo®) ont été placés à partir de l'automne 2004 dans 4 mélezins pionniers (> 2100m altitude) du Briançonnais. Chaque capteur a été placé au niveau du sol et pourvu d'une sonde captant dans la litière où se trouvent les pupes. Une fois ces valeurs acquises, on les a utilisées pour simuler en chambre climatique les effets d'une augmentation moyenne de 2°C sur toute la période de diapause hivernale en relation avec le scénario le moins défavorable retenu pour le réchauffement climatique par le GICC (augmentation moyenne de 2,3°C). Afin d'éviter d'appliquer une température uniforme sur tout l'hiver, la simulation a consisté à calculer, pour l'ensemble des 4 sites, les moyennes naturelles de température 2004-2005 par quinzaine entre début octobre et fin mai. Un total de 300 pupes obtenues en 2005 des mêmes sites pionniers ont ainsi été divisées à parts égales (100) selon trois modalités : un lot a été placé en chambre soumis à la succession calculée des températures tous les 15 jours, simulant la situation actuelle, tandis que le second lot était soumis à ces mêmes températures augmentées à chaque fois de 2°C. Le troisième lot, servant de témoin, a été placé sur site pionnier au niveau de la sonde d'un capteur. Parallèlement, on a noté le développement des cônes et la phénologie des pontes naturelles des 3 espèces de *Strobilomyia* sur les sites pionniers. Les émergences venant de débuter, les résultats ne pourront être interprétés que durant l'été.

Résultats en termes de transfert

Nous proposons au gestionnaire (ONF) d'effectuer un semis de graines pour favoriser l'extension du mélézin en altitude, car la régénération naturelle en limite altitudinale est fortement compromise par une prédation accrue.

Nous proposons la mise en place d'une visualisation dynamique sous SIG de l'intensité de fructification du mélèze et du taux de parasitisme par Strobilomyia pour les 30 années d'observation, et projections futures en fonction de différents scénarios climatiques.

Principales références bibliographiques

Kelly D. & Sork V. L. 2002 Mast seeding in perennial plants: why, how, where?

Roques A., 1988. The larch cone fly in the French Alps. In A. A. BERRYMAN (Ed.): « Dynamics of Forest Insect Populations. Patterns, Causes, Implications ». Plenum, Washington (USA), Chapter I: 1 28.

Satake, A., Bjørnstad, O. N. and Kobro, S. 2004. Masting and trophic cascades: interplay between rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in southern Norway. – Oikos 104: 540-550.

Tenenhaus M, 1998 La régression PLS. Edition Technip, Paris.

Mutualisme et impacts des changements globaux : réponse d'une composante importante et négligée de la biodiversité

Coordination :
Martine HOSSAERT-MCKEY
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR CNRS 5175,
1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5
Tél : (04) 67 61 32 30 - Fax. : (04) 67 41 21 38
hossaert@cefe.cnrs-mop.fr

Participants au projet :
Finn KJELLBERG, Doyle McKEY, Marie-Hélène CHEVALLIER, Anthony BAIN
(CEFE, CNRS)
Arnaud ESTOUP, Jean Yves RASPLUS, Centre de Biologie et Gestion des Populations,
Renée BORGES, Centre for Ecological Studies, Indian Institute of Science, India

Mots clés :
Augmentation du CO2 atmosphérique ; écologie tropicale ; effet fertilisant du CO_2 ; mutualisme ; phylogéographie

Abstract

We are studying the impact of global change on two obligate species-specific insect-plant mutualisms. Our approach combines correlative methods (examining spatial patterns of genetic diversity in populations of pairs of mutualists, to examine their responses to past climate change) and experiments (studying responses of plant partners to CO_2 fertilisation). Mutualisms function because the partners have contrasting and complementary biological traits, so that a service implying only a low cost to one partner may confer a great benefit to the other. Because they can lead mutualist partners to respond differently to rapid ecological change, the biological differences that are fundamental to mutualisms may also make them vulnerable. Imbalances thereby introduced can disrupt the functioning of the mutualism. By comparing two strongly contrasting systems—fig/wasp pollination mutualisms and ant-plant protection mutualisms—we aim to characterize the diversity of responses of mutualisms to global change. By identifying points in common, we also aim to propose robust generalizations about the response to global change of obligate, specific mutualisms, an important and neglected component of tropical biodiversity. Our results show that the two mutualisms studied differ greatly in their response to Pleistocene and Holocene climatic fluctuations. Fig/wasp systems show little spatial genetic differentiation, indicating that the great dispersal capacities of both figs and their pollinating wasps resulted in maintenance of high effective population sizes throughout cycles of climatic and vegetational change. In contrast, limited dispersal capacity of both ant and plant partners has resulted in greater impact of climatic fluctuations on ant/plant protection mutualisms: species-distribution patterns suggest restriction of the system to refugia, and strong spatial genetic structure indicates widespread bottlenecks during fragmentation and expansion. Alternate contraction and expansion of lowland and submontane-forest climatic zones led to disruption of ant-plant mutualisms, as ants were more affected by climate change than were plants. Preliminary results of experiments in controlled atmospheres indicate that the plant partners in these mutualisms respond to CO_2 fertilisation by increased growth rate and/or by modified chemical composition of their tissues. We are pursuing the study of these changes, which could also lead to imbalances affecting the functioning of mutualisms.

Principaux résultats

L'objectif général de ce projet était d'étudier l'impact des changements globaux sur deux mutualismes plantes-insectes spécifiques et obligatoires présentant des biologies et des histoires contrastées. En combinant des approches corrélatives et expérimentales, nous apportons des résultats originaux sur la réponse aux changements globaux d'une composante importante de la biodiversité en milieu tropical, les mutualismes spécifiques et obligatoires.

Les mutualismes associent des partenaires qui diffèrent dans de nombreux traits biologiques. Ces différences sont au cœur même des interactions mutualistes, car il s'agit de différences complémentaires qui font qu'un service n'impliquant qu'un faible coût au mutualiste peut conférer un grand bénéfice au partenaire. Elles pourraient conduire à des décalages dans les réponses des deux partenaires aux changements écologiques. En introduisant des déséquilibres, ces décalages pourraient contraindre le fonctionnement du mutualisme, conduisant à des taux différentiels d'extinction locale lors des grandes oscillations climatiques, par exemple, et à des taux différentiels de migration et d'expansion quand les conditions s'améliorent.

L'impact des changements climatiques sur le maintien, la diversification, ou la rupture des mutualismes peut être étudié à différentes échelles d'espace et du temps. A grande échelle, la confrontation des phylogénies pour une série de **couples d'espèces partenaires d'un mutualisme** permet de déduire les processus impliqués-cospéciation, colonisation, rupture suivie de changement de partenaire - dans la diversification de ces interactions. A l'échelle intraspécifique, la comparaison de la structuration génétique des populations de deux partenaires peut renseigner sur les contraintes structurelles apportées par les différences dans leur comportement lors de la réduction ou l'expansion de l'aire géographique du système. Nous avons travaillé sur deux systèmes très contrastés, le mutualisme de pollinisation *Ficus Agaonidae*, qui semble à spéciation lente, et le mutualisme de protection *Leonardoxa* - fourmis associées, qui semble à spéciation rapide.

Cas des *Leonardoxa*, plantes à fourmis

Nous avons analysé l'histoire de la réponse de ce mutualisme de protection plante/fourmis aux changements climatiques passés, à travers l'étude de la phylogénie et de la phylogéographie des deux partenaires, les arbres (*Leonardoxa*, Légumineuses : Caesalpinioïdeae) et leurs fourmis associées au Cameroun. Les patrons que nous avons documentés dans la structuration des populations sont liés à l'action de changements climatiques répétés dans des paysages à topographie complexe. Nos résultats suggèrent la réduction et l'expansion en opposition de phase de deux systèmes, l'un inféodé aux forêts à basse altitude, l'autre aux forêts sous-montagnardes. Le système inféodé aux basses altitudes a effectué une expansion depuis la dernière péjoration climatique de l'Holocène. Pour cette expansion la plus récente, nos résultats documentent pour la première fois une co-structuration des populations de deux mutualistes et d'un parasite spécifique du mutualisme, mais démontrent aussi comment les traits biologiques des différentes espèces concernées modifient l'effet fondateur, la signature génétique de l'expansion des populations.

Rôle des refuges dans la diversification du système. Les deux types de marqueurs étudiés pour Leonardoxa (AFLP, marqueurs microsatellites) concordent et soutiennent un scénario dont le moteur de la diversification est la réponse des populations d'organismes aux fluctuations climatiques, en particulier la dynamique de restriction à des zones refuges - près de la ligne volcanique camerounaise - et d'expansion à partir de ces refuges. Les données pour les marqueurs microsatellites soutiennent le scénario suggéré par les données AFLP (Brouat *et al.* 2004). La dynamique d'adaptation différentielle et de dispersion à travers un paysage à relief complexe, soumis aux changements écologiques lors des fluctuations climatiques, semble avoir conduit à la spéciation dans le complexe Leonardoxa africana.

Hybridation et rôle de l'adaptation différentielle aux fourmis dans l'isolement reproducteur. Les marqueurs microsatellites ont en particulier confirmé que deux populations de Leonardoxa sympatriques (gracilicaulis, non-myrmécophyte, et africana, myrmécophyte spécialisée) ont des origines phylogénétiques très différentes (Figure 1a), et restent distinctes en sympatrie. Dans ce site nous avons aussi identifié quelques individus hybrides entre gracilicaulis et africana. Ces hybrides sont tous des F1 (Fig. 1a) et tous des individus juvéniles (< 2 m hauteur). Nos données écologiques, morphologiques et génétiques soutiennent l'hypothèse que l'isolement reproducteur observé entre ces deux taxons, malgré le flux génique, est maintenu par la forte mortalité juvénile des hybrides, qui est à son tour liée à leur maladaptation aux fourmis.

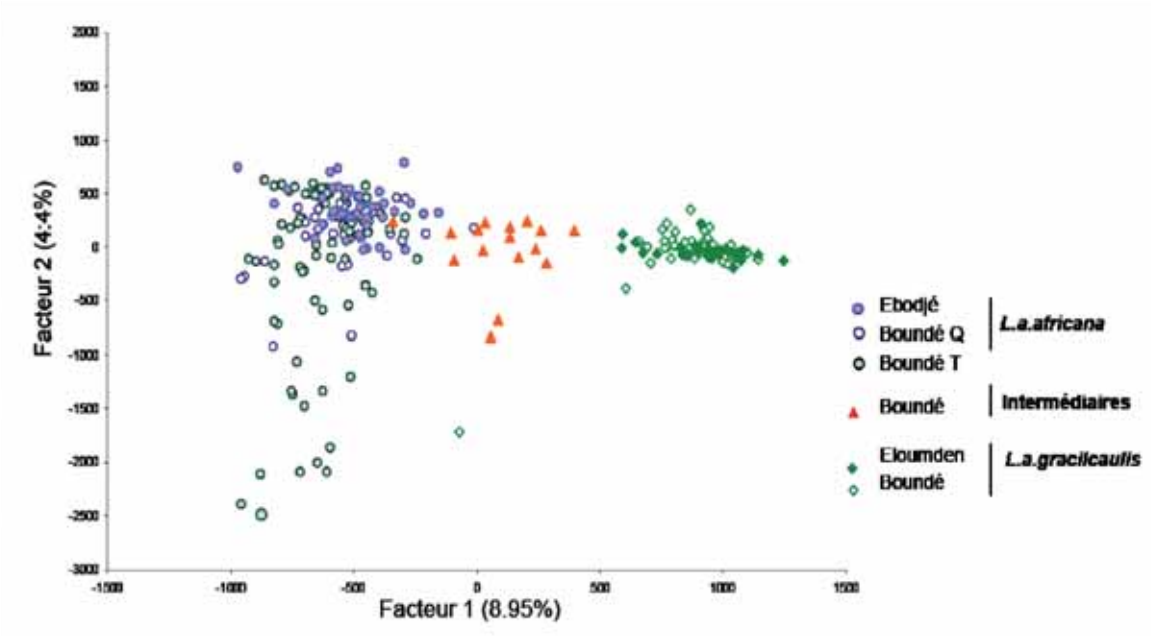


Figure 1a. Analyse factorielle de correspondance sur les données pour les locus microsatellites pour les individus du transfert de Nkoloboundé (Boundé) (Leotard, in prep.). Les population des deux sous-espèces sont nettement différenciées ; les individus à phénotype intermédiaire semblent être des hybrides.

Signaux génétiques de l'expansion des populations : Structuration génétique comparée de *Leonardoxa africana* subsp. *africana* et de ses fourmis symbiotiques

Pour les deux espèces de fourmis spécifiquement associées à ce taxon, nous avons trouvé des signaux génétiques attendus d'effets fondateurs dans le sens d'une colonisation de proche en proche du nord vers le sud de la zone de répartition, avec une très forte perte initiale de variabilité génétique, puis reconstitution locale de celle-ci par mutation (Dalecky *et al.* accepté). Utilisant les nouveaux marqueurs microsatellites développés pour *Leonardoxa*, nous avons échantillonné le même transect utilisé dans l'étude des deux fourmis pour tester si la structuration génétique montre des traces similaires chez les populations de l'arbre-hôte. Les traces d'effets fondateurs sont évidentes (Figure 1b), mais si cet effet est plus faible que pour les four-

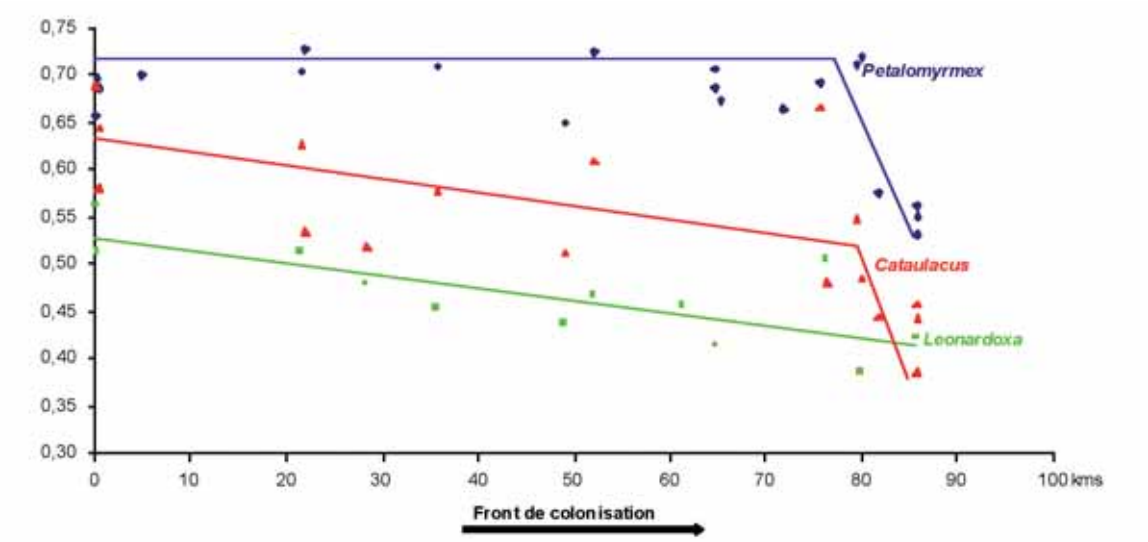


Figure 1b. Diversité génétique de Leonardoxa africana subsp. africana le long du transect Nord-Sud et des fourmis symbiotiques (Petalomyrmex, mutualiste, et Cataulacus, parasite).

mis, il n'y a pas encore eu reconstitution locale de la diversité génétique. Cette différence pourrait être expliquée par les histoires de vie très contrastées des arbres et de ses fourmis, l'arbre mettant beaucoup plus longtemps à atteindre la maturité sexuelle que sa colonie de fourmis. Durant cette longue période pré-reproductrice, de nombreux individus, génétiquement divers, peuvent coloniser un site ce qui limite la force de l'effet fondateur. En revanche, le temps de génération de l'arbre étant bien plus long que celui des colonies de fourmis, l'accumulation de mutations sur les locus microsatellites est bien plus lente. Plusieurs différences existent dans les signatures d'expansion des plantes et des fourmis, et toutes peuvent être expliquées par des différences dans les traits d'histoire de vie de ces partenaires du mutualisme.

Un élément important du système *Leonardoxa*-fourmis est sa très forte structuration spatiale. Il sera de ce fait très sensible aux variations climatiques et à la fragmentation. L'un des corollaires de cette sensibilité semble être une forte capacité à la spéciation et à la diversification.

Cas des Ficus :

Comme pour *Leonardoxa* et les fourmis associées, les fluctuations climatiques du Pléistocène et de l'Holocène ont du avoir des effets forts sur la distribution des Ficus et de leurs insectes pollinisateurs, avec des périodes de survie dans des refuges et des périodes de forte expansion. Nous avons donc réalisé un travail similaire à celui sur *Leonardoxa* et nous avons exploré, pour une espèce, *Ficus racemosa*, les patrons de recolonisation à partir d'une zone refuge les Western Ghâts. Cette zone a été choisie car elle constitue un point chaud de biodiversité reconnu.

Les premiers résultats sur *Ficus racemosa* sont radicalement différents de ceux obtenus pour *Leonardoxa* : il n'existe pas d'isolement génétique par la distance sur 300 km, alors que chez *Leonardoxa*, chaque petite population est génétiquement isolée. Pour comprendre comment se distribuait la diversification génétique chez *F. racemosa*, il nous a fallu changer d'échelle et de stratégie d'échantillonnage et travailler sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce (de l'Inde à l'Australie en passant par la Chine du Sud).

Nous constatons une absence d'isolement génétique par la distance en Inde sur 600 km, une absence d'isolement génétique par la distance de la Chine à la Thaïlande du Sud sur plus de 1000 km. Il n'y a donc qu'une seule population en Inde et une seule en Chine-Thaïlande. Les individus de Bornéo et d'Australie constituent deux populations supplémentaires. Ce résultat est confirmé par le phénogramme obtenu par la méthode de neighbor joining (Figure 2) : les individus sont presque parfaitement répartis par grande population d'origine mais sont mélangés entre provenances géographiques d'une même population (population sino-thaïlandaise, population indienne). L'analyse des Rst montre que la population indienne est la plus distincte. Ces résultats laissent à penser que le pollinisateur mutualiste de Ficus racemosa se déplace régulièrement sur de longues distances. Il avait déjà été suggéré que les pollinisateurs de Ficus monoïques dispersaient souvent sur de très longues distances, mais ceci est le premier travail de génétique des populations qui valide cette hypothèse. Nos résultats montrent que quoiqu'il arrive en termes de fragmentation des populations et de changements d'aire de distribution, la pollinisation de *Ficus racemosa* sera assurée.

Chacune des quatre grandes populations identifiées par nos marqueurs s'est révélée monomorphe pour un locus microsatellite chloroplastique, mais chacune a fixé un allèle différent. Pour ce locus aussi, la population d'Inde est la plus remarquable. Le fait de trouver un seul allèle entre l'Inde de l'Ouest et de l'Est ou entre Chine et Thaïlande du Sud suggère qu'il existe aussi une très bonne dispersion des graines chez cette espèce. Cette espèce monoïque sera donc vraisemblablement très résistante à la fragmentation qui menace les milieux tropicaux.

Nous ne disposons pas encore de données sur la structuration génétique des populations de pollinisateurs de *Ficus racemosa*. La communauté de chalcidiens spécifiques parasites des figues offre cependant une clé d'entré. Tout d'abord on constate que sa composition est constante de l'Inde à l'Australie, en passant par la Chine et Bornéo, à ceci prêt qu'en Inde on observe une espèce supplémentaire. L'analyse de la faune associée à *F. racemosa* rejoint donc l'image obtenue sur la phylogéographie: la population indienne est la plus divergente des autres. Ces éléments préliminaires suggèrent qu'il se pourrait que, comme pour *Leonardoxa* et les fourmis associées, les populations de pollinisateurs et de parasites présentent une structuration spatiale similaire à celle de leur hôte.

Un faisceau de données biologiques indirectes suggère que les espèces de *Ficus* dioïques seraient génétiquement beaucoup plus structurées dans l'espace. Nous avons de ce fait analysé la structuration génétique de *Ficus hispida*, espèce dioïque, en Chine. Nous observons seulement une tendance à un isolement par la

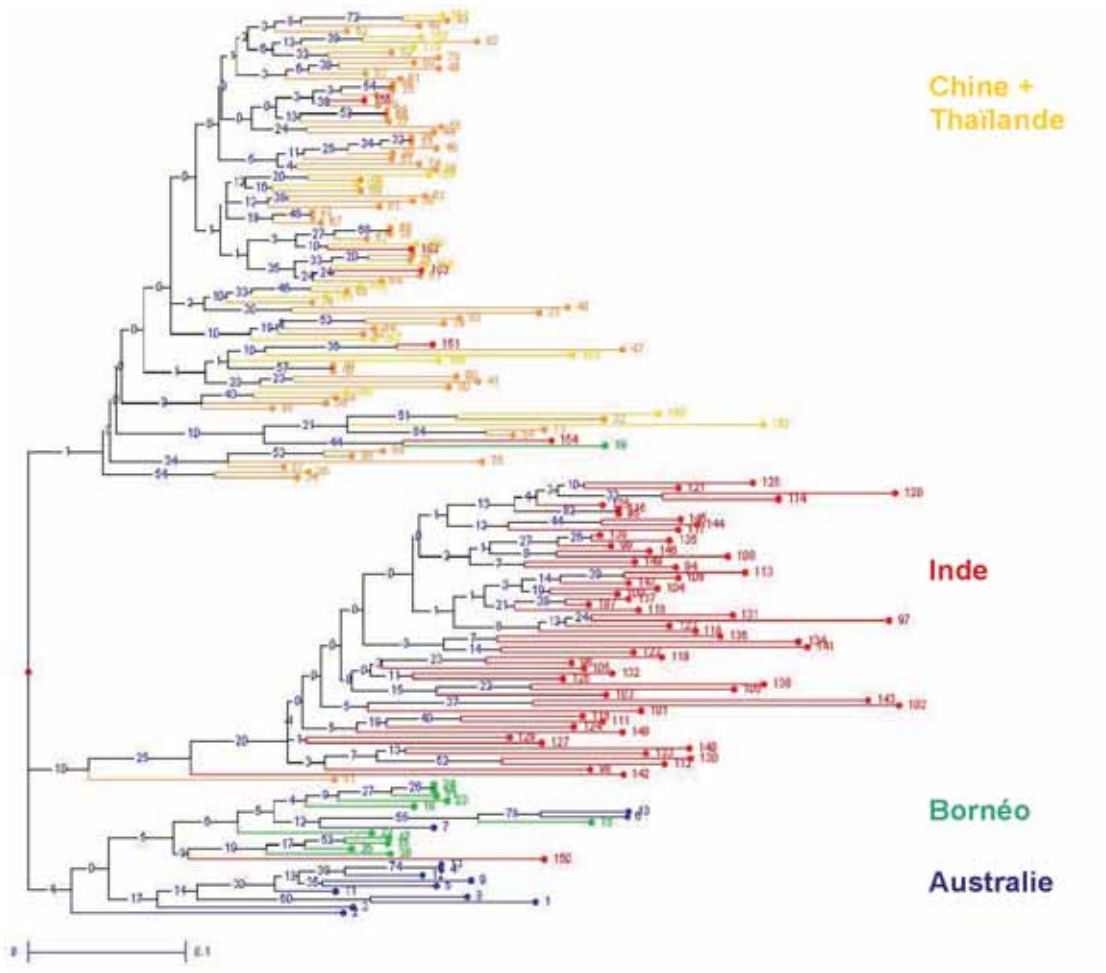


Figure 2. Phénogramme des distances ente les génotypes de Ficus racemosa construit avec la méthode du neighboor-joining non-pondérée. En bleu sont représentés les individus australiens, en vert les individus de Bornéo, en rouge les individus indiens, en orange les individus chinois et en jaune les thaïlandais. On constate la séparation d'un groupe d'individus indiens, d'un groupe constitué par les individus chinois et thaïlandais, d'un groupe constitué par les individus de Bornéo et d'un groupe constitué par les individus australiens.

distance sur 120 km (coéfficient d'apparentement de Loiselle, P = 0,0325, test unilatéral). Cette tendance à la structuration se fait sur une grande distance comparativement à ce qu'on observe chez *Leonardoxa* mais aussi chez de nombreux arbres de la forêt tropicale. Les populations de *Ficus hispida* seront donc peu sensibles à la fragmentation des milieux. Il faudra cependant valider l'aspect général des résultats pour les *Ficus* dioïques car *F. hispida* a une aire de distribution exceptionnellement étendue pour un *Ficus* dioïque ce qui pourrait refléter des capacités de dispersion exceptionnelles.

Notre deuxième approche consiste à utiliser la diversité de la faune des hyménoptères chalcidiens parasites spécifiques associé à un *Ficus* comme marqueur de la fragilité du système. Nous constatons que, pour 9 faunes de *Ficus* monoïques d'Inde que nous sommes parvenus à récolter, 3 ne comprennent que le pollinisateur, 1 un parasite en plus et les 5 autres comportent au moins 5 espèces de parasites. En complétant les faunes récoltées par quelques indications de la littérature, on augmente un peu le nombre de parasites mais de façon marginale. Une absence ou quasi absence de parasite est une situation tout à fait exceptionnelle chez les *Ficus* monoïques.

Les 4 espèces à faune restreinte sont aussi les espèces aux distributions les plus restreintes et semblent être les plus fortement liées à la forêt suggérant :

1) une fragilité de ces espèces lors des épisodes de climat sec
2) le rôle primordial de refuges forestiers de type Western Ghâts lors ces épisodes et
3) la surface limitée de ces refuges par rapport à ceux présents dans d'autres régions tropicales du monde.

Etudes expérimentales de l'effet de l'augmentation du CO_2 atmosphérique sur les deux types de mutualisme

L'augmentation du CO_2 atmosphérique mènera très vraisemblablement à une modification des ressources fournies pas les plantes à leurs insectes mutualistes et plus particulièrement une diminution de la teneur en azote. Or il semble que, déjà dans les communautés actuelles, la disponibilité en azote limite l'abondance des fourmis arboricoles. De même, les larves de pollinisateurs se développent aux dépens d'ovules transformés en galles, et pourraient donc être directement affectées par une chute de la teneur en azote. D'où l'idée d'analyser la réponse de mutualismes sous CO_2 double.

Des expériences en serres sont en cours comparant CO_2 simple et CO_2 double pour :

1) vérifier si *Liporrhopalum tentacularis*, pollinisateur de *Ficus montana* parvient a réaliser son cycle de développement en CO_2 double,

2) analyser s'il y a des modifications substantielles dans la qualité des ressources fournies par *Acacia cornigera* à ses fourmis mutualistes à travers d'une part le nombre de nectaires et la qualité du nectar et d'autre part la composition de corpuscules nourriciers, les corps de Belt.

Les premiers résultats suggèrent pour l'*Acacia* une mise en place plus rapide des ressources sous CO_2 double et donc une plus faible durée de non protection et pour le *Ficus*, il semble :

1) qu'il y a effectivement modification du rapport C/N en CO_2 double mais

2) que le pollinisateur parvient quand même à se développer avec succès. De nouveaux résultats seront produits après une durée d'exposition au CO_2 double plus longue.

Conclusions

Les associations mutualistes que nous étudions sont manifestement affectées par leur aptitude à la dispersion et par leur histoire biogéographique. D'après les éléments actuellement disponibles, il semble assez probable que les hôtes et les insectes associés soient structurés génétiquement à la même échelle spatiale. Nous n'avions pas d'a priori fort sur cette question. Ceci pourrait être une particularité des systèmes mutualistes spécifiques et obligatoires. La forte structuration spatiale chez *Leonardoxa*, particulièrement au cours des balancements climatiques aurait pour conséquence d'isoler des populations dans des conditions écologiques contrastées et de conduire ainsi à la spéciation. Le corollaire de cette aptitude à la spéciation serait une forte fragilité face aux modifications rapides du milieu et à la fragmentation des habitats : spéciations abondantes et extinctions abondantes seraient liées. Pour le complexe d'espèces de *Leonardoxa*, les zones refuges de la région du Mont Cameroun semblent très importantes, mais la connectivité des habitats menant à cette zone semble aussi primordiale.

A l'inverse la faible structuration spatiale des *Ficus* monoïques et de leurs insectes associés aurait pour conséquence des taux de spéciation faibles mais une forte résilience face aux changements climatiques et au fractionnement du fait de capacité de dispersion proprement ahurissantes. La situation indienne serait cependant particulière car nous avons découvert chez certaines espèces de *Ficus* monoïques particulièrement liées à la forêt un signe de fragilité : les faunes de parasites associées aux figues de ces espèces semblent trop pauvres. Nous suggérons que ceci reflète des taux d'extinction important des parasites conséquences de réductions fortes des tailles des populations de Ficus hôtes. La taille des refuges forestiers indiens serait limitante lors des épisodes de climat sec. Dans ce contexte, les Western Ghâts semblent avoir été un refuge important mais limité par sa surface et ce déjà avant les changements globaux liés à l'homme. Cette zone demande donc à être particulièrement protégée, dans son intégralité.

Perspectives

Deux grandes lignes de perspectives se dégagent. D'une part ce travail met en évidence l'importance en tant que zone refuge mais aussi en termes de processus de spéciation de la ligne volcanique Camerounaise (Nta Ali, Southern Bakundu, monts Rumpiensis). Nous allons affiner notre analyse du rôle dynamique de cette zone par rapport à différents groupes taxonomiques. D'autre part pour les *Ficus*, nous allons chercher à valider les résultats obtenus dans la perspective d'établir le rôle que peuvent et pourraient jouer les *Ficus* dans des corridors forestiers reliant des aires protégées. Ce travail sera réalisé à Madagascar.

Principales références bibliographiques

Brouat, C., D. McKey, & E. Douzery. 2004. Differentiation and gene flow in a geographic mosaic of plants coevolving with ants: phylogeny of the Leonardoxa africana complex (Leguminosae: Caesalpinioideae) using AFLP markers. Molecular Ecology 13: 1157-1171.

Debout, G., A. Saltmarsh, D. McKey, & A.-M. Risterucci. 2005. Characterization of polymorphic microsatellite loci in the tropical ant-plant Leonardoxa africana (Fabaceae: Caesalpiniodeae). Molecular Ecology Notes 5: 35-38.

Dalecky, A., L. Gaume, B. Schatz, D. McKey, F. Kjellberg. 2005. Facultative polygyny in the plant–ant Petalomyrmex phylax: assessment of genetic and ecological determinants of queen number. Biological Journal of the Linnean Society 86: 133-151.

Dalecky, A., G. Debout, A. Estoup, D. McKey, & F. Kjellberg. 2006. Changes in mating system and social structure of the ant Petalomyrmex phylax are associated with range expansion in Cameroon. Evolution (accepté).

Djiéto-Lordon, C., A. Dejean, M. Gibernau, M. Hossaert-McKey, & D. McKey. 2004. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte Barteria nigritana (Passifloraceae). Acta Oecologica 26: 109-116.

Debout, G., B. Schatz, & D. McKey. 2005. Comparison of foraging behaviour in two plant-ants, the mutualist Petalomyrmex phylax and a parasite of a mutualism, Cataulacus mckeyi. Insectes Sociaux 52: 205-211.

Heil, M., & D. McKey. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 425-453.

McKey, D., L. Gaume, C. Brouat, B. Digiusto, L. Pascal, G. Debout, A. Dalecky, & M. Heil. 2005. Multitrophic interactions among tropical plants, ants and plant herbivores. In: « Biotic Interactions in the Tropics. Their Role in the Maintenance of Species Diversity », (D. Burslem, M. Pinard & S. Hartley, eds.), pp. 386-413. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Vignes H, M. Hossaert-McKey, D. Beaune, D. Fevre, M.-C. Anstett, R. Borges, F. Kjellberg & M.H. Chevallier. 2006. Development and characterization of microsatellite markers for a monoecious Ficus species, Ficus insipida, and cross-species amplification among different sections of Ficus. Molecular Ecology Notes (sous presse).

Adaptation et changement global : approche évolutive et mecanistique de l'adaptation des lépidoptères aux changements environnementaux

Coordination :
Jean-François MARTIN Centre de Biologie et de Gestion des Populations,
Campus International de Baillarguet CS 30016, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex,
Tel : 0499 623 320, Fax : 0499 623 345,
martinjf@ensam.inra.fr

Participants au projet :
Chris W. WHEAT, Max Planck Institute of Chemical Ecology
Ward B. WATT, Stanford University
Guy Lempérière, Université Joseph Fourier, Laboratoire d'Ecologie Alpine

Mots clés :
Réchauffement global, adaptation, Lépidoptères, stress thermique, mécanistique

Résumé du projet

Il est de plus en plus manifeste que le réchauffement global actuel influence les écosystèmes et, notamment, induit le déplacement de certains groups animaux vers les régions plus froides. C'est le cas des Lépidoptères pour lesquels on a montré un déplacement significatif de 30 km en moyenne des espèces Européennes et Nord Américaines. Parmi les Lépidoptères, le genre Colias est un organisme modèle pour étudier l'adaptation aux variations climatiques. En particulier, les partenaires de ce programme ont mis en évidence l'impact de la sélection naturelle liée au stress thermique et à l'augmentation de stochasticité thermique sur le polymorphisme d'une enzyme qui contrôle le métabolisme : la phosphoglucose isomérase. Des études précédentes en enzymologie (Ward B. Watt), biologie moléculaire (Chris Wheat) et écologie fonctionnelle (Jean-François Martin) ont permis d'aboutir à un schéma global d'interaction milieu/individu/stress thermique qui sélectionne des compositions génotypiques particulières selon les niches microclimatiques.

Ce phénomène a été démontré pour une espèce de papillons Nord Américaine. Au cours de ce programme, nous avons pour objectif de vérifier la possible généralisation de ce mécanisme tant dans l'espace, en étudiant des espèces à large répartition c'est-à-dire présentes à la fois dans les Alpes et les Montagnes Rocheuses, mais aussi généralisation dans l'évolution du genre voire des Lépidoptères au sens large.

Nous pensons que l'approche pluridisciplinaire et mécanistique de l'adaptation des Lépidoptères aux variations environnementales et en particulier à la stochasticité et au réchauffement, permettront de mieux comprendre les mécanismes globaux parallèles qui influencent la distribution actuelle et l'évolution de ce groupe, par ailleurs bio-indicateur classique d'un grand nombre de milieux.

Premiers résultats et discussion – impact des difficultés rencontrées

Les perspectives de réalisation du programme sont complètement dépendantes de la santé des populations de *Colias* et sont donc malheureusement imprévisibles. Nous avons échantillonné en été 2005 des populations de *Arcyptera fusca* (criquet) qui est présent dans des conditions environnementales très proches de celles de nos espèces de *Colias* ciblées par le programme. Il est par ailleurs connu que les criquets montrent une sélection au stress thermique dont les mécanismes mis en jeu sont très comparables pour les espèces étudiées dans les chaînes de montagnes Californiennes. Une solution envisageable, en cas de problème continu d'échantillonnage de *Colias*, serait dévaluer la possibilité d'utiliser des criquets comme espèce modèle du programme. Ces criquets se sont révélés en 2005 vivre sous des gradients de conditions altitudinales et environnementales comparables à celles des *Colias* et pourraient donc subir des pressions analogues. Cette solution nécessiterait le déblocage de la partie de budget non encore dépensée et sa requalification, principalement en missions de terrain et en biologie moléculaire.

La valorisation des résultats préliminaires obtenus parait difficile si ce n'est sous la forme de notes techniques, en particulier pour ce qui est de la banque de microsatellites sous réserve que les marqueurs extraits se révèlent utilisables. Le problème central de l'échantillonnage bloque les autres aspects du programme.

Conséquences du changement global sur la distribution et la démographie du Chabot (*Cottus gobio*) : une approche intégrative

Coordination :
Didier PONT
CEMAGREF, Unité HYAX Hydrobiologie. Groupement Aix en Provence
Le Tholonet. 13612 Aix en Provence
didier.pont@aix.cemagref.fr

Equipes participantes :
B. DUMONT, Cemagref HYAX Aix en Provence
B. HUGUENY, IRD UR 131. Hydrosystèmes Tropicaux
A. ABDOLI, F. CATTANEO, F. HERVANT, B. KAUFMAN, J.P. LENA, Y. REYJOL,
C. ROGERS, P. SAGNES, D. SCHMELLER
CNRSUMR 5023. Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux
S. CHARLES, A. CHAUMOT, N. MILIONI, UMR 5558. Biométrie Biologie Evolutive
N. LANDON, C. MONNERET, H. PIEGAY, M.L. COTTET,
UMR 5600. Environnement, Ville et Société
P. KESTEMONT, G. GRENOUILLET, URBO Namur Belgique

Mots clés :
Biodémographie, Ecophysiologie, Ichtyologie, Macroécologie, Modélisation

Abstract :

The project develops an integrative approach to the responses of a cryophilous fish species, the Bullhead (*Cottus gobio*) to global change (warming, fragmentation) by coupling approaches based on geomorphology, ecophysiology, population biology, macroecology, and modelling at two contrasting scales.

National databases are used to model large scale distribution (France) of 4 species (bullhead, trout, minnow, and stone loach) that compose headwater communities, and modified distributions linked to warming scenarios. Models developed on national fisheries data (C.S.P.) are generalized on a simplified hydrographic network of 8 440 river segments averaging 7.7 km in length, integrating estimations of modelling parameters (slope, drainage area, altitude, flow regime, and interpolated monthly mean values of actual and projected air temperatures). Monthly means of water temperatures were modelled in relation to air temperatures, and then species probability of occurrence was predicted for each segment to illustrate current and predicted modifications of species distribution under climate change scenarios. Results show substantial decrease in the distribution of cryophilous species in general, but also differences between species: trout is maintained in steep high-altitude refuges whereas Bullhead becomes restricted to headwater streams in cooler parts of northern France for the most part. Predicted species habitat loss and fragmentation is quantified regionally.

Several complementary approaches were applied to an isolated, fragmented population of Bullhead in the Bez river basin (275 km^2), a close-to-natural watershed in the Diois mountains (S.E. France). Bullhead populations have been quantified annually by age group since 2002, sampling every 750 m (>2 * home range) throughout this 33 km drainage network, so the dynamics of the whole population can be assessed and the dynamics of subpopulations compared between tributaries. Sites were equipped with temperature recorders, invertebrate populations were sampled, and channel geomorphology and dynamics were quantified.

Determinant factors in habitat favourability were identified (fluvial dynamics, resources) and the impact of a 1 in 100 year flood (Dec. 2003) on the population was analysed. Biodemographic studies show substantial contrasts in life history traits (life expectancy and age at maturity; reproductive effort) in relation to temperature. Variability of feeding resources was related to environmental factors (temperature, sedimentology) and bullhead niche breadth and feeding strategies were linked to predator age, predator population density, and to resource availability. Genotypic diversity was also analysed, showing the lowest diversity in disconnected upstream reaches of the Bez network, and lower diversity of the Bez population in comparison to two external populations, confirming the isolated nature of the population and upstream subpopulations.

Two experimental studies of physiological responses to thermal regimes spanning the range of predicted warming were applied (1) to populations from 2 Bez tributaries, and (2) to a population, with or without feeding stress. Main results are that reproductive effort peaks around 9°C and then decreases rapidly, that physiological responses differ between populations, but feeding stress had no effect.

Lastly, a spatially distributed matrix population model integrating passive larva dispersal and active juvenile dispersal in relation to survival and fecundity was developed. The model was calibrated to fit fragment-level metapopulation dynamics between obstacles in the Bez network, and can now be linked to secondary models of stress impact to simulate population level responses to global change.

Objectifs du projet

Notre objectif est de développer une approche intégrative des réponses d'une espèce de poisson cryophile (le chabot, (*Cottus gobio*) au changement global (réchauffement, fragmentation), en couplant des approches relevant de la géomorphologie, l'écophysiologie, la biologie des populations, la macroécologie et de la modélisation. Les attendus du projet sont :

– A large échelle (France), des bases de données importantes nous permettent d'envisager la modélisation des aires de distribution des 4 espèces (chabot,truite,vairon,loche) de la communauté des cours amont des cours d'eau, les modifications attendues de ces aires sous différents scénarios de réchauffement, et d'analyser les facteurs pouvant affecter la persistance locale et régionale (dont la fragmentation).
– A l'échelle d'une population fragmentée analysée dans son réseau hydrographique, on décrit les facteurs responsables de la favorabilité de l'habitat (dynamique fluviale, ressources), les réponses biodémographiques de groupes reproducteurs soumis à des environnements thermiques différents (variabilité des traits d'histoire de vie). Une analyse des flux géniques permettra d'apprécier le niveau de fragmentation. Ces travaux seront complétés par des approches expérimentales visant à préciser les réponses physiologiques aux variations de température, à évaluer l'importance des conditions nutritionnelles et à préciser le rôle de la plasticité dans l'adaptation aux conditions locales. Finalement, le recours à des modèles matriciels de populations dans leur version spatialisée nous permettra de construire un modèle général et à l'utiliser de manière prospective pour tenter de répondre à la question des impacts croisés du réchauffement climatique et de la fragmentation des habitats favorables.

Approche macroécologique : modifications des aires de distributions

A l'échelle de la France, notre objectif est de modéliser les distributions d'occurrence du chabot et de ses espèces accompagnatrices (truite, vairon, loche) afin de simuler les modifications des aires de distribution et leur degrés de fragmentation selon le scénario climatique produit par Météo-France (Gibelin & Déqué, 2003).

Pour ce faire, nous avons tout d'abord constitué sous SIG un réseau hydrographique simplifié sous forme de tronçons de 7.7 km de longueur en moyenne. Pour chaque tronçon, l'achat de données altitudinales à l'IGN et le recours à un MNT nous ont permis de calculer la superficie drainée et la pente moyenne du cours d'eau. On aboutit à un total de 8467 tronçons décrivant 65387 km de cours d'eau (ordre 3 et supérieur), et se distribuant entre les 54 principaux bassins et sous bassins hydrographiques français.

Les paramètres relatifs aux régimes thermiques des tronçons sont obtenus à partir de la base d'estimations des températures moyennes mensuelles de l'air 1980-99 (programme G.I.C.C. Aquabio). A l'aide d'un jeu de 803 stations du réseau RNDE décrivant les moyennes thermiques interannuelles de l'eau, nous avons modélisé les relations entre températures de l'air et de l'eau en hiver et en été en considérant les influences du régime hydrologique et de la taille du cours d'eau.

En parallèle, un jeu de 350 sites « de référence » (peu à pas de perturbations humaines) et leurs pêches associées ont été sélectionnés à partir des bases de données du CSP en vue de la calibration de modèles logistiques. Ces derniers prédisent les probabilités d'occurrence des espèces en fonction de la pente, de la superficie drainée ainsi que les températures moyennes hivernales (Déc-Jan-Fév) et estivales (Jun, Jul, Août) durant les cinq années précédant la date d'échantillonnage (durée de vie moyenne d'un poisson). Ces modèles ont été ensuite validés (cross-validation, indice de Kappa) et ont permis de simuler les distributions d'abondance actuelles des quatre espèces sur tout le réseau hydrographique.

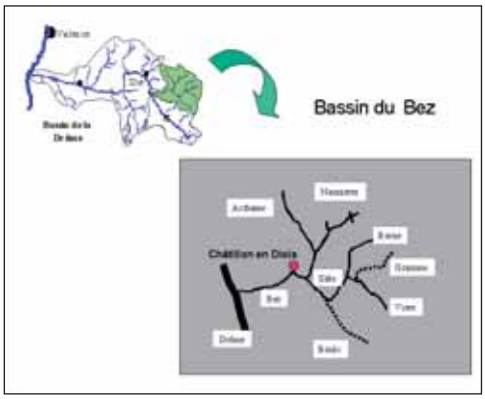
L'étape suivante a consisté à simuler ces distributions sous l'hypothèse de trois scénarios de réchauffement (le quart, la moitié et la totalité de l'anomalie thermique fournie par le scénario Météo-France). Les anomalies thermiques ont été interpolées au droit de chaque tronçon. Nous avons alors pu évaluer les pertes d'habitat favorable potentielle (en km de cours d'eau). Ainsi, il apparaît que le chabot est une espèce cryophile extrêmement sensible à toute modification climatique des cours d'eau du fait de sa niche écologique, plus étroite que celle de la truite par exemple. A la différence de cette dernière espèce, il ne pourra pas trouver refuge dans les zones les plus amont des cours d'eau du fait des conditions physiques trop contraignantes (fortes pentes). Il en résulte que les réponses potentielles de ces deux espèces apparaissent potentiellement comme très différentes : élimination du chabot sur l'essentiel du territoire et maintenance dans des espaces relictuels en Nord-Est, maintien de populations isolées de truite dans les zones apicales montagneuses des réseaux hydrographiques avec un fort taux de fragmentation. Un accroissement potentiel de la compétition avec des espèces de cyprinidés rhéophiles (mieux adaptés à des eaux plus chaudes) est également examiné.

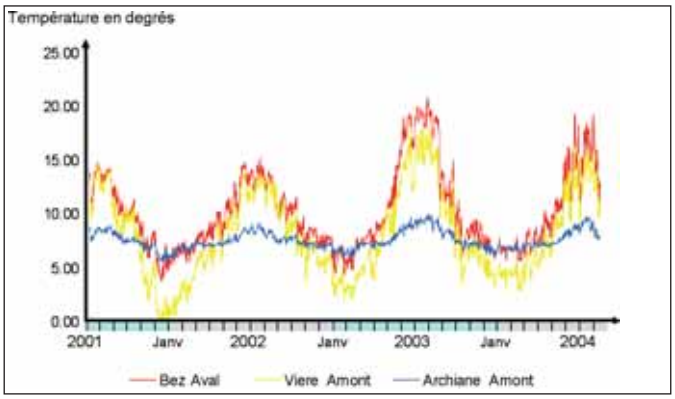
On peut également définir la niche écologique d'une espèce comme étant l'ensemble des conditions environnementales permettant un taux d'accroissement positif des populations. A l' aide de séries long-terme (10 ans) provenant de France et de Suède et permettant de calculer un r moyen par population on a cherché à définir la niche thermique du chabot en examinant les taux d'accroissement. La température pour laquelle le r moyen est maximum concorde avec le pic d' occurrence donné par les modèles logistiques. Deux approches indépendantes conduisent donc à définir le même optimum thermique pour cette espèce.

Approche populationnelle : réponses biodémographiques dans un réseau hydrographique.

Analyse in situ des réponses biodémographiques

Les implications écologiques à long terme de la fragmentation des réseaux hydrographiques et du réchauffement global sur les peuplements aquatiques des cours d'eau de moyenne montagne sont multiples et complexes. Dans ce contexte, il est nécessaire d'acquérir les connaissances et de développer les outils qui nous permettront de comprendre la dynamique des populations piscicoles les plus sensibles (espèces cryophiles) et de prédire leurs évolutions futures.





Localisation du réseau hydrographique étudié et exemples de trois régimes thermiques

Nos travaux se concentrent dans le bassin de la Drôme et plus particulièrement le sous bassin du Bez. Ce bassin d'une superficie de 275 m^2 et de débit moyen à l'exutoire de 4,47 $m^3.s^{-1}$ se caractérise par un bassin versant proche de l'état naturel. Il fait l'objet, depuis 2001, d'une instrumentation par des enregistreurs thermiques en continu, qui met en évidence une forte hétérogénéité des régimes thermiques entre les différents affluents, en liaison avec une position en limite du climat méditerranéen et la présence d'alimentations karstiques. Par ailleurs, il présente encore une réelle dynamique fluviale et de fortes capacités de transport sédimentaire.

Les deux seules espèces piscicoles présentes (truite, chabot) font l'objet d'un suivi quantitatif annuel avec distinction des classes d'âge pour le chabot depuis 2002. Une méthodologie originale a été mise au point afin de pouvoir appréhender la population dans sa totalité. L'ensemble du réseau hydrographique (33 km) est prospecté tous les ans à raison d'un échantillonnage tous les 750 m (distance 2 à 3 fois supérieure au home range). Cette population étant une population fermée, il nous est dés lors possible d'évaluer la taille de cette population et d'analyser sa variabilité démographique en fonction des régimes thermiques prévalant dans les différents affluents. En complément de ce dispositif, nous avons suivi sur 6 stations la reproduction de l'espèce en 2002 et 2003 afin d'analyser la variabilité des traits d'histoire de vie.

De nombreux résultats ont d'ors et déjà été obtenus concernant les relations entre fécondité, diamètre des œufs et allocation à la reproduction d'une part et température, condition maternelle (taille et âge de la femelle) et densités de conspécifiques. De même, nous avons pu modéliser les patrons de croissance selon différentes conditions thermiques. La variabilité de l'age à la maturité est également analysée. Sur l'ensemble du réseau, on met également en évidence une réduction de l'âge moyen de la population dans les secteurs les plus chauds.

Nos résultats montrent un effet important de la température sur les stratégies démographiques de l'espèce. Dans un même petit bassin hydrographique, les chabots démontrent une très forte variabilité de leurs traits d'histoire de vie et l'ensemble de nos résultats semblent confirmer les prédictions théoriques (Stearns, 1992[1] ; Roff, 1992[2] ; Pauly, 1980[3]). Un accroissement de température, dans une gamme de quelques degrés, tend à accroître l'allocation à la reproduction, la croissance chez les jeunes, à réduire l'âge à la reproduction, à accroître la longueur infinie et la longévité. On peut également émettre l'hypothèse, pour la gamme thermique étudiée, d'une plus faible mortalité chez les jeunes mais à l'inverse, d'une réduction de la survie chez les adultes âgés. Cette situation ne peut que favoriser l'apparition de trade-off entre les différents traits d'histoire de vie. Le chabot semble donc bien capable de développer des stratégies de reproduction et de survie alternatives (au sens de Wootton, 1998[4]) en fonction de son environnement. Par rapport à la problématique du changement climatique, cette plasticité est donc bien à prendre en compte pour tenter de prédire les conséquences d'un réchauffement sur les biocénoses des zones amont et de moyenne montagne de nos réseaux. Cependant il serait utile que ces observations soient confirmées par des études expérimentales et sur d'autres bassins versants caractérisant également la diversité des conditions de vie de cette espèce à l'échelle de son aire de distribution. Enfin, ces résultats obtenus sur le terrain ne nous permettent en aucun cas de conclure quand à la signification de cette variabilité des traits de vie et des démarches expérimentales seraient à prévoir à l'avenir pour préciser le caractère adaptatif de ces réponses.

Ressources alimentaires et niche trophique

Le mode d'utilisation des ressources peut différer selon les groupes et les individus au sein d'une même population. Les facteurs explicatifs potentiels sont notamment la disponibilité des ressources et les processus densités-dépendant. La théorie de l'optimal foraging prédit que la largeur de niche alimentaire d'une population s'accroît avec un accroissement de la compétition interspécifique et que, au niveau individuel, cette réponse peut être engendrée soit par un accroissement de la largeur des niches individuelles, soit par une spécialisation des individus. Ces hypothèses ont été testées sur 6 sous populations de chabot du réseau (181 contenus stomacaux) et les peuplements d'invertébrés en place ont également été analysés.

---

1 Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.

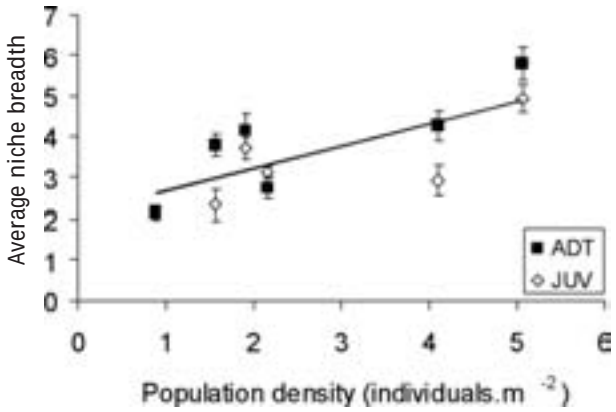
2 Roff, D. A. (1992). The evolution of life histories. Chapman & Hall.

3 Pauly, D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 39:175–192.

4 Wootton, R. J. (1998). Ecology of Teleost Fishes, 2nd ed. London: Chapman & Hall. 386 pp

Les premiers suivis réalisés sur les peuplements de macro-invertébrés montrent que la ressource est limitée mais assez également répartie entre les différents compartiments et sous-populations du système (en moyenne environ 10 000 invertébrés par m^2, écart-type de 3 760 individus), avec cependant l'exception des Gats (ressources faibles, capacité d'accueil benthique amoindrie par l'incrustation calcaire et le dépôt limono-argileux). Dans ce réseau hydrographique, le jeu de données estivales de la faune des invertébrés benthiques, nous montre que l'on peut distinguer des sous-ensembles suggérés essentiellement par deux critères stationnels : l'ambiance thermique, reliée à la proximité de tampon karstique et non à l'altitude, et l'ambiance sédimentaire reliée à la stabilité hydrologique et au taux de colmatage/inscrustation des supports aquatiques. Par ailleurs, une espèce de Trichoptère nouvelle pour la science a pu être décrite (Botosaneanu, & Dumont, 2003[5]).

Au niveau des prédateurs, la largeur de niche individuelle tend à s'accroître lorsque la densité de conspécifiques augmente, soit un possible accroissement de la compétition inter-individuelle. Dans une situation particulière (rivière Gats) où les ressources sont particulièrement faibles, les individus tendent à démontrer une très forte spécialisation et à inclure dans leur régime des conspécifiques (très jeunes stades). Au niveau populationnel, la largeur de niche s'accroît également lorsque la ressource décroît, probablement par l'inclusion dans le régime alimentaire de proies non optimales.



Relation entre la largeur moyenne de la niche individuelle par site(+/- SE) et la densité de la population

De manière générale, les ressources semblent donc limitantes. Dans ce contexte, un accroissement thermique aurait pour conséquence de modifier qualitativement et quantitativement les ressources disponibles. Des études complémentaires s'avèrent nécessaire pour étudier ces interactions entre effets thermiques directs sur l'espèce et indirects sur les proies. De plus, il serait également intéressant de prendre en compte une possible compétition avec la truite également invertivore notamment chez les jeunes stades.

Habitat, épisodes hydrologiques extrêmes et survie

En complément de l'influence de la température, il est bien connu que les poissons d'eau douce sont également sensibles à la variabilité hydrologique et en particulier aux événements extrêmes (grandes crues, étiages sévères). Dans ce cadre, nous avons pu suivre les effets d'une crue de temps de retour au moins centennale (débit moyen journalier maximal de plus de 130 $m^3.s^{-1}$ en décembre 2003) sur le transport solide grossier (étude géomorphologique) et la survie des poissons. Les chabots étant en effet des organismes à mode de vie benthique, ils ne sont affectés de façon importante par les crues que lorsque ces dernières sont morphogènes.

Au niveau géomorphologique, des campagnes de terrain ont été menées en 2002 et en 2004 sur la totalité du réseau (61 stations dont celles concernées par le suivi piscicole). Les échantillons de particules recueillies aléatoirement dans le lit mouillé ont fait l'objet de différentes mesures relatives à leur taille et leur forme.

5 Botosaneanu, L., Dumont, B. (2003). Une nouvelle espèce de Metanoea McLachlan des Préalpes du Vercors (Trichopt., Limnephilidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, vol.108, no 3

L'accent a en particulier été mis sur une étude de leur émoussé avec le développement d'une méthodologie informatisée originale. Les résultats mettent en évidence, en cas de crue sévère, l'importance des apports sédimentaires latéraux par rapport au transport longitudinal avec une relative homogénéisation des différents faciès et une relative diminution de la granulométrie. La très importante remise en mouvement des sédiments grossiers pendant la crue (parfois sur plus de 50 cm d'épaisseur) a entraîné un très fort accroissement de la mortalité chez les chabots dans la mesure où ils n'ont pu trouver d'autres refuges hydrauliques. Cette mortalité exceptionnelle est plus élevée chez les adultes âgés. On peut émettre l'hypothèse que les jeunes ont pu trouver refuge en s'enfonçant plus profondément au sein de la masse sédimentaire grâce à une taille plus petite (5-7 cm) leur permettant de se mouvoir dans le milieu interstitiel entre les galets.

Approches expérimentales écophysiologiques

Accroissement thermique et variabilité des réponses populationnelles

Le but de cette étude était de déterminer l'influence de la température et de la population d'origine sur la plasticité phénotypique des traits reproductifs du chabot (*Cottus gobio L.*), dans le contexte d'un réchauffement climatique. Ce travail expérimental a consisté à élever des chabots (n=198) issus de deux populations du bassin du Bez (Département de la Drôme) : Borne (POPb) et Nonnières (POPn), à trois régimes thermiques distincts (T1 : 6 °C ; T2 : 9 °C ; T3 : 12 °C). A la fin de cette période d'élevage (4 mois), le nombre et la taille des œufs ont été évalués et la concentration en triglycéride a été déterminé dans les muscles et dans les gonades.

Les résultats montrent que, à l'exception de la masse corporelle, la température d'élevage a un effet significatif sur la valeur de l'indicateur testé (masse des gonades, nombre et diamètre des œufs, concentration en triglycérides dans les muscles et les gonades) (Tableau 1). Précisément, une température d'élevage élevée (T3 = 12 °C) a un effet négatif sur la valeur de la réponse. La population d'origine a, quant à elle, un effet significatif uniquement sur les variables physiologiques (concentration de triglycérides dans les muscles et les gonades) (Tableau 1). Pour les muscles, elle est plus forte pour POPb que pour POPn, tandis que pour les gonades, elle est plus forte pour POPn que pour POPb, et ceci quelle que soit la température. Cette étude montre qu'une augmentation de la température consécutive à un réchauffement climatique pourrait avoir un effet négatif sur les populations de chabot de Borne et de Nonnières. Ceci est un indice en faveur d'une stratégie d'histoire de vie différente entre ces deux populations, au moins en terme de physiologie, ce qui pourrait engendrer des réponses différentes suite à un réchauffement climatique. Ce résultat met également en évidence l'importance de la prise en compte de paramètres physiologiques en complément des classiques mesures sur les produits de la reproduction pour apprécier des modifications dans la stratégie d'allocation des ressources.

Effets croisés température-ration alimentaire sur la reproduction

En conditions expérimentales, nous avons testé l'effet température croisé avec l'effet ration alimentaire sur le développement ovocytaire et la spermatogenèse (histologie des gonades), le contrôle stéroïdien de la reproduction (17 β-Oestradiol et Testostérone pour les femelles, Testostérone et 11-Kétotestostérone pour les mâles), la vitellogenèse (dosage de la vitellogénine pour les femelles) et les concentrations hépatiques en indicateurs de stress (dosage des protéines HSP70).

Au total, 287 poissons ont été maintenus en plate forme expérimentale permettant de croiser 3 régimes thermiques (T1=6-10°C, T2=10-14°C et T3=14-18°C) et 2 niveaux trophiques (100 % et 50 % de satiété). Des prélèvements, effectués en début d'expérience (D0) puis tous les mois (D1, D2 et D3) durant la période de maturation des chabots, ont permis d'obtenir une vision dynamique de la maturation des gonades, ainsi que d'identifier l'influence des facteurs thermiques et trophiques impliqués dans cette maturation.

L'évolution temporelle des rapports gonado-somatiques et des concentrations des différents stéroïdes dosés montre que les poissons de T2 semblent avoir pondu entre D1 et D2, alors que ceux de T1 se sont reproduits à partir de D2. Aucune reproduction n'a été observée pour la température la plus élevée.

Pour chaque stéroïde dosé comme pour les rapports gonado-somatiques, les modèles d'analyse de variance ont identifié une évolution temporelle et un effet de la température, tandis qu'aucun effet du niveau d'alimentation n'a pu être observé. Seuls les dosages des protéines de stress HSP70 ont permis de mettre en évidence un effet significatif du niveau d'alimentation. Probablement que les niveaux d'alimentation choisis, fixés sur base de la satiété déterminée par observation du comportement alimentaire des chabots lors de l'apport de

nourriture, n'étaient pas suffisamment contrastés pour forcer les individus à allouer l'énergie de manière significativement différente. Une ration réellement restreinte, de l'ordre de 10-20 % de la ration ad libitum aurait probablement pu modifier plus sensiblement l'allocation énergétique, et déclencher des phénomènes de régression gonadiques, destinées à réorienter l'énergie destinée à la reproduction vers des fonctions plus vitales pour les organismes.

Approche génétique : fragmentation des populations

Afin de définir le degré d'isolement des sous-populations de Chabot dans le système directionnel (amont-aval) fragmenté du bassin du Bez, nous avons déterminé les génotypes microsatellites de 30 individus pour 7 stations correspondant aux compartiments définis par les seuils et les barrages. 6 marqueurs microsatellites ont été choisis pour leur forte variabilité (plus de 15 allèles, Englbrecht et al, 1999[6]). Une démarche identique a également été menée sur 2 cours d'eau du bassin rhodanien situé à l'extérieur du bassin de la Drôme.

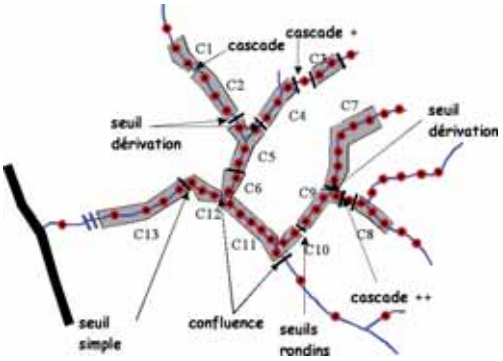
Les résultats obtenus montrent tout d'abord un isolement global de la population du bassin du Bez comparé à deux autres rivières hors bassin (la Galaure et la Bourne). Les populations du Bez ont des richesses alléliques inférieures et la plupart ont des hétérozygoties faibles. Ces valeurs sont similaires à celles reportées pour des systèmes très isolés du nord de l'Europe, alors que les valeurs de la Galaure et de la Bourne sont plus proches de celles de systèmes ouverts (Knaepkens et al, 2002[7]). Au sein du réseau du Bez, les populations les moins diverses sont des populations de tête de Bassin (Archiane, Vière). Les populations d'aval comme celles de Gats et celle du Bez sont plus riches.

La différentiation inter-populationnelle a été résumée par les valeurs de Fst, calculées pour chaque paire de population. On observe une très forte différentiation en particulier entre populations de tête de Bassin. La population de la Vière est particulièrement isolée, ainsi que celle de l'Archiane supérieure, qui présente par ailleurs des conditions environnementales particulières (alimentation purement karstique et isolement par un seuil). La circulation des individus semble plus aisée entre l'Archiane inférieure et le ruisseau de Nonnières, ainsi qu'entre les Gats et la Borne. La population du Bez, la plus avale, semble quand à elle connectée aux deux grands ensembles amont d'affluents.

En première conclusion, les populations du bassin du Bez semblent sujettes à une forte fragmentation et les populations d'amont semblent condamnées à envoyer des migrants en aval, mais à ne jamais en recevoir. Ces résultats sont cohérents avec la disposition des seuils dans le réseau provoquant des ruptures de connectivité aval-amont. Une preuve indirecte de ce phénomène est la constatation d'un Fis élevé dans la population la plus diverse (à l'aval : Bez): cela pourrait résulter d'un effet Wahlund, un effet de mélange de populations différentes, qui va augmenter le nombre d'individus homozygotes dans les échantillonnages.

Modélisations discretisées dans l'espace

A partir des données recueillies sur le terrain, nous avons travaillé sur un modèle mathématique permettant d'évaluer l'importance des flux de dispersants et de traduire en hypothèses démographiques les implications de cette dispersion dans la dynamique de la population globale. Le réseau du Bez est fragmenté en 13 sites (C1, C2,… ,C13) du fait des ruptures naturelles qui constituent des obstacles et des aménagements (Figure 1). Des individus habitant dans un même site et interagissant les uns avec les autres, constituent une population locale ou sous-population. L'ensemble de ces populations locales constitue alors une métapopulation et se caractérise par des dispersions d'un site à l'autre.



Le réseau du Bez et la fragmentation en 13 sites géographiques, séparés par des obstacles de nature différentes.

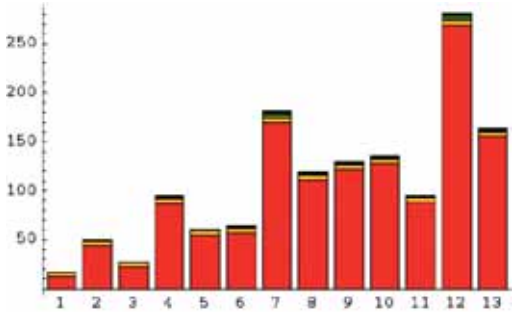
6 C. C. Englbrecht, C. R. Largiader, B. Haenfling and D. Tautz, 1999, Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in the European bullhead Cottus gobio L. (Osteichthyes) and their applicability to related taxa, Molecular Ecology, 8, 1966-1969.

7 G. Knaepkens, D. Knapen, L. Bervoets, B. Hanfling, E. Verheyen and M. Eens, 2002, Genetic diversity and condition factor: a significant relationship in Flemish but not in German populations of the European bullhead (Cottus gobio L.), Heredity, 89 Part 4, 280-287.

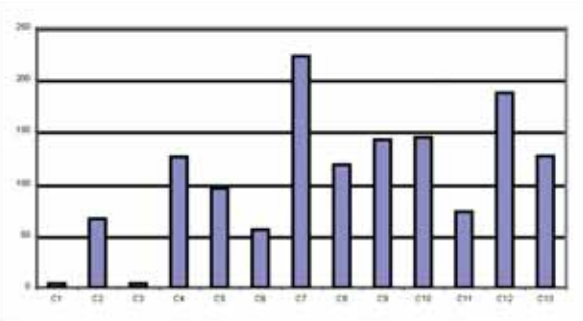
La franchissabilité des obstacles par les chabots est fonction de la hauteur des obstacles et du débit des cours d'eau. Nous disposons des indices de franchissabilité amont/aval et aval/amont des juvéniles, ainsi que des indices de dispersion larvaire de dévalaison : La dispersion est passive pour les larves qui peuvent migrer dans le site juste en aval du site de ponte. La dispersion est active et automnale pour les 0+ (juvéniles de six mois). Le passage est supposé possible dans le site juste en aval ou juste en amont.

Ainsi, du fait de cette dispersion, nous avons travaillé avec un modèle spatialisé. De plus, l'espèce étudiée présente une hétérogénéité de l'âge à la maturité sexuelle (plasticité liée à différents paramètres environnementaux tels que la température de l'eau), ayant pour conséquence la subdivision de la classe adulte. Nous avons donc mis en place un modèle spatialisé avec structuration en classes d'âge sur la base de la théorie des modèles de Leslie.

Les premiers résultats montrent une bonne calibration du modèle par rapport aux données expérimentales et confirment le patron de dispersion introduit dans le modèle.



Simulation à partir du modèle calibré



Distribution des chabots observée dans le bassin.

L'étape finale de modélisation est donc l'intégration de modèles d'effet secondaires dans le modèle matricielle pour prendre en compte l'impact de la température sur les paramètres d'entrée : survie, fécondité, dispersion. On peut alors simuler les conséquences d'un réchauffement sur le devenir à long terme de ces populations isolées.

- *Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis pour publication et en préparation*

Publiés et sous presse

Abdoli A., D. Pont & P. Sagnes (2005,). Influence of female age, body size and environmental conditions on annual egg production of the bullhead (Bez drainage, France). *Journal of Fish Biology*. 67: 1-15.

Chaumot, A., Milioni, N., Abdoli, A., Pont, D., & Charles, S. (2005) A relevant modeling approach to evaluate spatial heterogeneity in a bullhead population. *Ecological Modelling*, (submitted)

Abdoli A., D. Pont & P. Sagnes (2006). Intrabasin variations in age and growth of bullhead (cottus gobio l.): the effects of temperature. Journal of Fish Biology, (submitted)

Soumis

Cattanéo C., Hugueny B., Abdoli A., Dumont B. & D. Pont. Foraging strategies in sculpin (Cottus gobio L., Cottidæ) populations: intraspecific competition drives niche expansion and diet specialization.

Reyjol Y., Hervant F., Léna J.P., Abdoli A. & D. Pont. Influence of temperature and population on the fecundity of the bullhead (Cottus gobio L.): a biological and physiological approach.

Dynamique des champs de *Laminaria digitata*, ressource algale en Bretagne : Impacts biotiques, abiotiques et anthropiques

Coordination :
Myriam VALERO[1]
« Evolution et Génétique des Populations Marines », UMR 7144 CNRS/UMPC
Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff,
BP 74, Place Georges Teissier, 29682 ROSCOFF cedex
Tél : 02.98.29.23.28 - Fax : 02.98.29.23.36 /
valero@sb-roscoff.fr
et
Carolyn ENGEL[1]

Participants :
Pierre ARZEL[2], Anne CREACH[3], Dominique DAVOULT[4], Christophe DESTOMBE[1], François GEVAERT[5], Catherine LEBLANC[6], Guy LEVAVASSEUR[4], Philippe POTIN[6] et Frédérique VIARD[1]

Adresses :

1 Equipe EGPM « Evolution et Génétique des Populations Marines », UMR 7144 CNRS/UMPC Adaptation et Diversité en Milieu Marin.

2 Equipe DRV/RH « Direction des Ressources Vivantes, Ressources Halieutiques », IFREMER,

3 UMR 8016 CNRS/USTL GEPV, Université des Sciences et Technologies de Lille,

4 Equipe EB « Ecologie Benthique », UMR 7144 CNRS/UPMC AD2M,

5 Equipe 3P « Phycologie et Production Primaire », FRE 2816 CNRS/USTL ELICO, Station Marine de Wimereux,

6 Equipe BDA « Biochimie de Défenses des Algues », UMR 7139 CNRS/UPMC,

Mots clés :
Compétition interspécifique, dynamique et génétique des populations, écologie chimique, écophysiologie et réponses aux stress

Abstract :

Kelps, giant brown seaweeds, are a dominant feature of many temperate coastlines where they form ecosystems similar to terrestrial forests. *Laminaria digitata* is the dominant species along the Brittany coast where it is harvested for its high quality alginates. Its species range appears to be changing under the effect of the climatic changes and/or anthropogenic pressures. In the southern limit of its range, *L. digitata* populations are regressing in favour of the annual kelp species *Saccorhiza polyschides*. The main objective of this project was to investigate the responses of *L. digitata* to competition with *S. polyschides*. Moreover, multidisciplinary and complementary approaches were employed to analyse the genetic and demographic susceptibility of *L. digitata* stands to physical (light and temperature) and biotic (interspecific competition and response to pathogens) stresses. Our results show that *L. digitata* stands are potentially threatened by the effects of climatic change and anthropogenic activity. Indeed, *L. digitata* appears much less tolerant to light and thermal stress than *S. polyschides* and therefore potentially more vulnerable to pathogens. Our results suggest that the interaction between the two species follows a model of ecological succession, *L. digitata* being the climax species. In this context, we predict using a prospective demographic model, that harvesting may be a

threat for the persistence of the populations. Finally, even though genetic diversity seems to be decreasing under the effect of population fragmentation, no direct harvesting effect could be discerned. However, higher diversities tend to be observed in harvested zones, probably because these zones make up the large, accessible fields preferred by the fishermen. Overall, our results suggest that harvesting practices need to be adapted to the potential fluctuations of abundance in order to sustain this marine resource.

1. Objectifs du projet

Les changements globaux modifient la distribution des espèces et la structure des populations, notamment en décalant la localisation des optima environnementaux. Dans ce contexte, la répartition de l'algue brune *Laminaria digitata*, exploitée en Bretagne, est en train de se modifier sous l'action des changements climatiques et/ou des pressions anthropiques. Le déplacement de la limite sud de l'aire de répartition de *L. digitata* vers le nord depuis les 50 dernières années pourrait entraîner une diminution de la productivité des peuplements du fait de processus de « mal-adaptation » influençant la croissance, la reproduction et le recrutement des individus en limite d'aire. Par ailleurs, l'exploitation des forêts de *L. digitata* conduit à une fragmentation des populations qui pourrait exacerber ce phénomène en réduisant la diversité génétique (par dérive génétique) et en isolant les populations (rupture des flux de gènes). Enfin, il a été constaté une augmentation concomitante d'une autre grande algue brune, *Saccorhiza polyschides* qui en entrant en compétition avec *L. digitata* renforcerait les processus cités ci-dessus.

L'objectif de ce programme de recherche était d'évaluer la vulnérabilité génétique et démographique de *L. digitata* face à des facteurs abiotiques (température, lumière, fragmentation due à la récolte) et biotiques (compétition interspécifique et défense contre des algues endophytes) via une approche multidisciplinaire. Une approche de biologie des populations associant la génétique des populations et la dynamique des populations de deux espèces compétitrices a été menée de concert avec une approche écophysiologique analysant les potentialités adaptatives de ces laminaires aux facteurs abiotiques (température, lumière), une analyse de la biochimie des défenses explorant la susceptibilité aux pathogènes et à la compétition interspécifique et une étude historique statistique qui tente de dégager des tendances reliant les productions biologiques et économiques en fonction de paramètres climatiques.

Algue brune Laminaria digitata

Algue brune, Saccorhiza polyschides

2. Principaux résultats

2.1. Corrélations historiques du paysage et des conditions climatiques

Deux jeux de données historiques ont été examinés en parallèle : d'une part une synthèse des données de cartographie avec estimation des biomasses en place et d'autre part des données de l'évolution des quantités d'algues exploitées par les goémoniers.

L'analyse des données historiques disponibles en Bretagne sur les stocks de laminaires depuis 1909 met en évidence l'hétérogénéité des sources de données et la difficulté à réaliser une synthèse fiable. En particulier, un biais important dans ce jeu de données vient du fait que la plupart des études ont été réalisées dans le but de rechercher de nouveaux secteurs d'exploitation potentiels, et non pas dans celui d'estimer les ressources dans les zones déjà exploitées. Il est donc difficile à partir de ces informations d'analyser l'évolution globale des stocks (i.e. ressources) à l'échelle du siècle.

Néanmoins, en vue d'une analyse plus poussée, nous avons pu sélectionner parmi l'ensemble des donnés disponibles, les suivis des peuplements de *L. digitata* recensés depuis 1989 en deux stations du littoral nord breton (Portsall et Porspoder). Ces données ont été analysées en parallèle avec l'évolution des quantités de *L. digitata* débarquées dans le même secteur de pêche. Les suivis temporels dans les deux sites comme l'analyse des pêcheries montrent clairement une diminution de la biomasse de 1989 à 2000 suivie d'une réaugmentation depuis 2000 que ce soit *in situ* ou dans l'estimation des quantités débarquées.

Dans les suivis in situ, plusieurs techniques statistiques ont été employées pour explorer les associations entre les données biologiques et les paramètres environnementaux mais aucune tendance marquée entre ces deux types de données n'a pu être mise en évidence. Une des limites de cette approche est la durée relativement courte (16 ans) de la série temporelle analysée qui ne permet pas de s'affranchir de l'effet cyclique intrinsèque de certains paramètres comme le cycle de 11 ans de la température de l'eau et du rayonnement ainsi que le cycle de Saros de 18,6 ans pour la durée d'émersion. Nos résultats n'ont pas permis de conforter l'hypothèse d'une diminution des stocks liée à l'évolution des paramètres physiques, en particulier la température, même si celle-ci semble être un des facteurs de régulation de la biomasse, comme cela a pu être montré pour le phytoplancton, le zooplancton ou certaines espèces de poissons (Greene & Pershing 2000 ; Beaugrand & Reid 2003).

En ce qui concerne l'analyse des quantités de *L. digitata* débarquées dans ce même secteur, il semble que la baisse de production observée de 1989 jusqu'à 2002 soit essentiellement due à des changements de pratique de pêche et non à une diminution de la ressource (Knoch 2005). En effet, depuis les années 1990 on assiste à un remplacement progressif des petits bateaux par des bateaux de plus grande capacité de charge ce qui s'est traduit par une diminution de l'effort de pêche : l'augmentation du tonnage des bateaux n'a pas compensé les cessations d'activité dans le secteur goémonier.

2.2. Dynamique démographique des forêts de laminaires : interactions interspécifiques entre *L. digitata* et l'espèce opportuniste *Saccorhiza polyschides*

L'analyse comparative de la dynamique des populations des deux espèces a été entreprise dans le but de prédire l'effet éventuel de la récolte de *L. digitata* sur l'arrivée et l'installation de l'espèce opportuniste *S. polyschides*.

Ces deux espèces présentent un cycle de reproduction caractérisé par l'alternance d'individus sporophytiques macroscopiques pouvant atteindre plus de deux mètres et d'individus gamétophytiques mâles et femelles microscopiques. A partir de données mesurables sur le terrain sur la phase macroscopique (i.e. sporophytique), les paramètres démographiques (survie, recrutement, croissance, fécondité) ont été estimés sur les deux espèces cibles afin de tester si la dynamique de l'interaction démographique entre ces deux espèces suivait un modèle de succession écologique typique des forêts : certaines perturbations ouvrent des brèches dans la canopée et permettent l'installation des espèces pionnières ; ensuite, la voûte se referme, et conduit à l'élimination des espèces pionnières par exclusion compétitive par la disponibilité en lumière (Alvarez-Buylla & García-Barrios 1993; Cipollini *et al.* 1994; Horvitz & Schemske 1995; Valverde & Silvertown 1997). Ce modèle suppose l'existence d'un équilibre compensatoire entre une stratégie « rapide » typique de l'espèce pionnière (mortalité, fécondité et taux de croissances élevés) et une stratégie « lente » typique de l'espèce climax (mortalité, fécondité et taux de croissances faibles) au cours de l'évolution du paysage (Figure 1). Nous faisons l'hypothèse ici que l'exploitation des « forêts » de laminaire ouvrirait des brèches

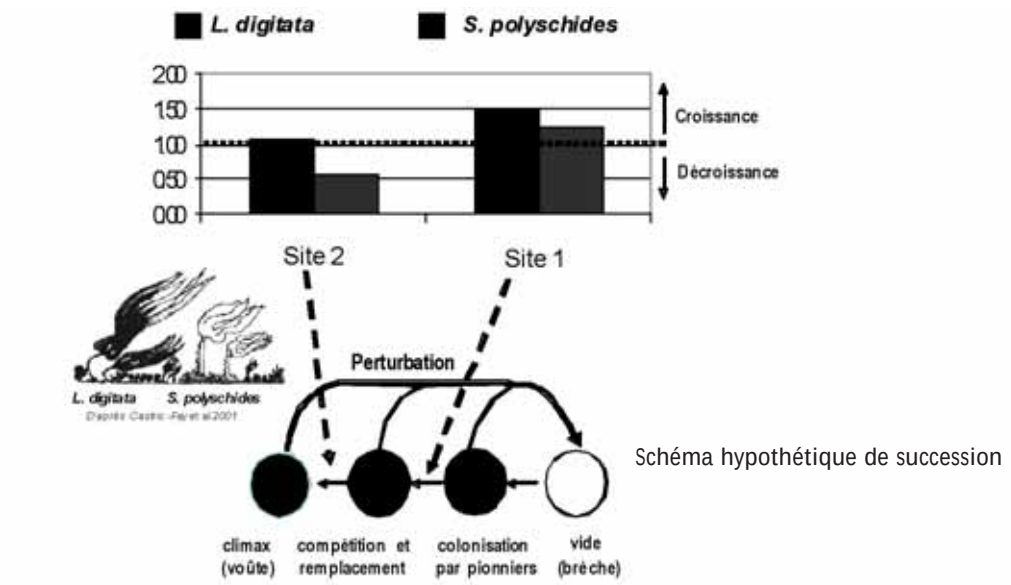


Figure 1 : Taux de croissance instantanés des populations de Laminaria digitata et de Saccorhiza polyschides dans deux sites du secteur de Roscoff. L'interprétation de la dynamique démographique de chacun de ces sites est proposée dans le cadre du modèle de compétition interspécifique au sein de la succession écologique.

que l'espèce annuelle, *S. polyschides* pourrait exploiter grâce à ses capacités accrues de dispersion et de recrutement suivie d'une croissance rapide. Par la suite, l'espèce pérenne, *L. digitata*, meilleure compétitrice, remplacerait *S. polyschides* et fermerait les brèches.

Un suivi individuel dans la zone de co-occurrence de *L. digitata* et *S. polyschides* a été mis en place depuis février 2005 dans deux sites proches de Roscoff. Dans ces sites, les individus sporophytiques ont été bagués (306 au total) et suivis mensuellement à pied ou en plongée selon les coefficients de marée. Les premiers résultats obtenus au bout d'un an sont présentés ici. Ils confirment que *S. polyschides* est une espèce annuelle alors que *L. digitata* est pérenne. Néanmoins, de façon inattendue, deux vagues de recrutements successifs de sporophytes en fin de printemps et fin d'automne sont observés de façon synchrone chez les deux espèces suggérant qu'il existe une banque de gamétophytes microscopiques dormants. Chez l'espèce annuelle, la coexistence de deux cohortes n'avait jamais été décrite auparavant.

Les deux sites ont révélé des dynamiques démographiques distinctes : les taux de recrutement et de croissance instantanée de la population (Nt_{+1}/N_t) étant plus importants dans le site 1 que dans le site 2 pour les deux espèces (Figure 1). Malgré ces différences de dynamique entre sites, *S. polyschides* montre une stratégie pionnière avec des taux de recrutement toujours plus élevés que ceux de *L. digitata*, quel que soit le site.

Un modèle matriciel a été construit pour *L. digitata* afin de comparer le comportement démographique dans les deux sites d'étude et d'évaluer, via une analyse de perturbation, l'impact de la récolte et de l'existence d'une banque d'individus microscopiques. Ce modèle comprend quatre stades du cycle de vie : un stade microscopique (gamétophyte) et trois stades macroscopiques (sporophytes), définis selon leur fertilité respective (production de spores).

En considérant que le stade microscopique ne survivait pas plus d'un an, le modèle confirme les dynamiques contrastées déjà mise en évidence entre les deux sites (Figure 1) et indique qu'après perturbation, la stabilité serait plus rapidement atteinte dans le site 2 (le plus proche du climax) que dans le site 1. Comme attendu dans le modèle de succession, la compétition interspécifique pourrait expliquer le plus faible taux de survie des sporophytes de *L. digitata* dans le site où le recrutement de *S. polyschides* est le plus fort (site 1).

L'analyse de perturbation reflète également un contraste entre sites. Tandis que pour le site 1, le paramètre critique pour la survie de la population est la croissance végétative des individus (élasticité de 50,4 %), pour le site 2 c'est le taux de survie des grands sporophytes qui est le plus important (élasticité 66,3 %). Etant donné que la récolte des populations naturelles affecte majoritairement la survie des grands sporophytes, cette analyse de perturbation prédit que la récolte pourrait avoir un impact négatif sur la persistance d'une popu-

lation qui se comporterait comme le site 2. L'impact serait moindre dans un site comme le site 1, à condition que la récolte ait lieu après le pic d'émission de spores (après septembre).

Enfin, pour explorer l'impact de la persistance du stade microscopique sur le taux de croissance, nous avons fait varier le taux de survie de ce stade dans le modèle matriciel. Les résultats prédisent que la banque de gamétophytes microscopiques a peu d'impact sur la dynamique des populations tant que la survie de cette phase n'est pas équivalente à celles des grands sporophytes.

2.3. Perturbations anthropiques et structures génétiques de *L. digitata* et *S. polyschides*

Suite aux attendus du modèle de succession écologique (Figure 1), nous avons fait l'hypothèse qu'à capacité de dispersion égale, une différenciation génétique plus forte était attendue chez *S. polyschides* (espèce annuelle) par rapport à *L. digitata* (espèce pérenne). Dans ce contexte, il en découlait que *L. digitata* devait être plus sensible à l'effet de la fragmentation des populations (par exemple suite à la récolte) que *S. polyschides* présentant un mode de fonctionnement de type métapopulationnel. Afin de comparer la structure génétique des deux espèces cibles, nous avons développé 10 locus microsatellites chez *S. polyschides* (Engel *et al.*, in prep) et échantillonné une vingtaine de sites communs aux deux espèces le long de l'Atlantique Nord et de la Manche. Les premiers résultats présentés ici concernent l'étude de 7 populations bretonnes situées dans la région la plus exploitée par les goémoniers. Néanmoins, les pratiques de récolte rendent impossible la définition de zones exploitées vs. non exploitée au sein cette même région. En conséquence, l'effet de l'exploitation ne peut pas être testé indépendamment de l'effet spatial. Comme attendu, *S. polyschides* montre une différenciation génétique plus forte que *L. digitata* (F_{st} global significatif chez les deux espèces et respectivement de 0,104 et 0,066). L'observation d'une plus forte structure spatiale conjointement à une diversité génétique plus faible (Figure 2) suggère que la taille efficace des populations est plus faible chez l'espèce *S. polyschides* considérée comme pionnière et donc potentiellement soumise à des phénomènes d'extinction/recolonisation fréquents. Par ailleurs, aucun effet de la récolte sur la diversité génétique n'a été mis en évidence ni chez *L. digitata*, ni chez *S. polyschides* (Figure 2). Cette absence d'effet de la récolte pourrait être expliquée par le fait que ces premières analyses portent toutes sur des zones qui ont été ou sont encore actuellement exploitées et qu'aucune région témoin n'a pour l'instant été étudiée. En revanche, le patron de différenciation génétique est étonnamment similaire chez les deux espèces. En particulier, on retrouve chez *S. polyschides* le même impact de l'interruption du substrat et/ou de la trajectoire de courant

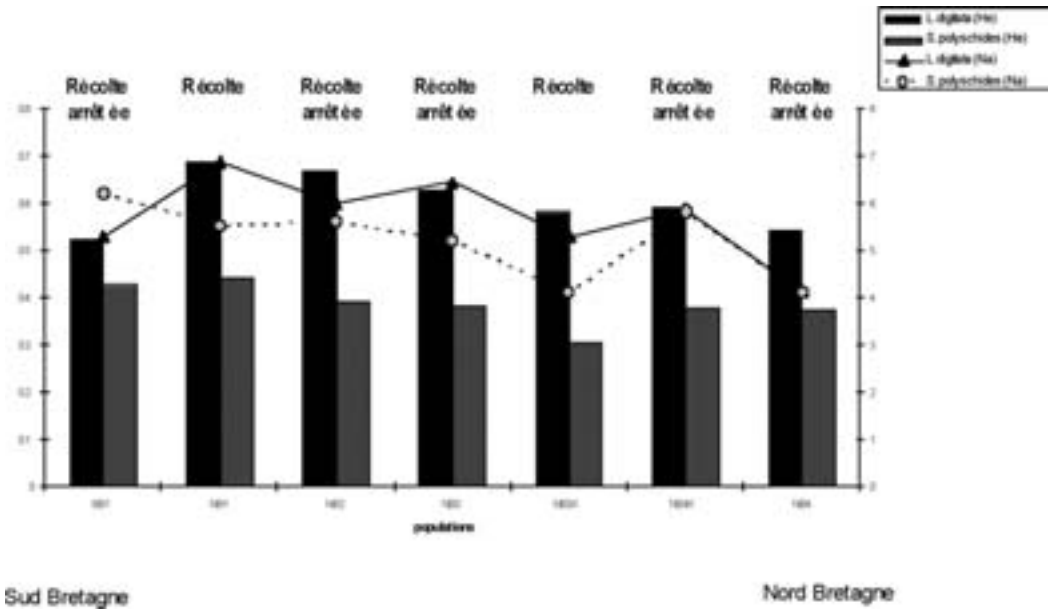


Figure 2 : Diversité génétique des populations bretonnes de Laminaria digitata et de Saccorhiza polyschides dans les zones exploitées (récoltées ou anciennement récoltées).

que celui mis en évidence dans les mêmes sites sur les populations de *L. digitata* étudiées une dizaine d'années auparavant par Billot *et al.* (2003).

Dans ce contexte, comme les suivis à long terme montraient une forte diminution de la biomasse depuis les années 1990 jusqu'à 2000 (voir ci-dessus), nous avons cherché à estimer quel avait été son effet sur la diversité génétique des populations de *L. digitata*. En profitant des données déjà publiées sur une dizaine de populations bretonnes et normandes échantillonnées en 1997 et 1998 par Billot *et al.* (2003), il était possible, en ré-échantillonnant les mêmes sites à deux générations d'écart, d'analyser la variation spatio-temporelle de la diversité génétique (Tayalé 2006). Les premières analyses confirment que la distance géographique à elle seule ne suffit pas à expliquer les modalités de la différenciation génétique chez cette espèce (Billot et al., 2003). L'existence d'un flux génique orienté (continuum normano-breton) depuis les côtes nord-bretonnes vers le golfe normano-breton et, un isolement entre ce dernier et le littoral normand, en accord avec les schémas de la circulation résiduelle en Manche (Salomon & Breton 1993) et/ ou l'interruption du substrat sont maintenant clairement démontrés grâce aux méthodes d'assignation (Cornuet et al. 1999). Toutefois, la différenciation au sein du continuum normano-breton s'est accentuée entre les deux périodes d'échantillonnage (167 sur 231 individus soit 73% sont aujourd'hui assignés à leur population d'origine contre 46% lors du précédent échantillonnage de Billot et *et al.* (2003) peut-être suite à un isolement croissant dû à la diminution de la biomasse des peuplements décrite ci-dessus. La variation temporelle de la structure génétique n'est significative que dans les populations isolées (F_{st} variant de 0,09 à 0,12, selon les populations toutes situées en dehors du continuum) mais ne s'accompagne pas d'une réduction significative de la diversité génétique. Dans ce contexte, il était particulièrement intéressant d'étudier la variation temporelle entre populations situées en limite d'aire. Celles-ci bien que ne montrant pas de variabilité temporelle significative, révèlent une diminution de leur variabilité génétique au cours du temps. Cela suggère que ces populations courent potentiellement un risque d'extinction. Enfin, les populations qui sont dans des régions soumises à l'exploitation présentent, sur les deux périodes d'échantillonnages, les indices de diversité les plus élevées. Ce résultat paradoxal peut être expliqué par le fait que seules sont exploitées les populations de taille suffisante et facilement accessibles. A l'inverse, les populations de petite taille, où de plus faibles niveaux de diversité génétiques sont attendus, ne sont pas récoltées. Dans ce cadre, il serait particulièrement intéressant d'examiner le cas des populations dont l'exploitation a été abandonnée depuis quelques années notamment parce que leur productivité/biomasse avait diminuée.

2.4. Ecophysiologie comparative : évaluation du comportement photosynthétique et des potentialités d'adaptation de *L. digitata* et *S. polyschides*

Selon les attendus du modèle de compétition interspécifique, en tant qu'espèce opportuniste, *S. polyschides* devrait montrer une plus grande gamme de tolérance aux facteurs environnementaux que l'espèce climax *L. digitata*. Cette hypothèse a été testée en comparant les réponses physiologiques des deux espèces *in situ* en conditions naturelles et en laboratoire sous conditions contrôlées face à des stress lumineux et thermiques. Ceci permettait d'acquérir une meilleure compréhension fonctionnelle de l'influence du changement global, sur les populations de *L. digitata* et *S. polyschides*.

Des mesures non destructives ni intrusives de la fluorescence de la chlorophylle a sous lumière modulée ont été réalisées près de Roscoff, en plongée à l'aide d'un Diving PAM (fluorimètre immergeable, Walz, Effeltrich). Les paramètres mesurés permettent ainsi d'estimer le rendement quantique effectif du PSII ($_{PSII}$), l'importance de la vitesse relative de transfert des électrons au niveau du PSII (rETR) et l'efficacité photochimique du PSII (Fv/Fm). Les résultats obtenus montrent que sous faible éclairement (début de cycle de marée), le rendement quantique optimal (Fv/Fm) ne diffère pas significativement entre les deux espèces. L'augmentation de l'éclairement à marée descendante s'accompagne d'une diminution du rendement quantique et de la mise en place d'un processus de photoprotection. Ce mécanisme photoprotecteur permet aux algues de maintenir un rendement photosynthétique élevé à basse mer. La vitesse relative de transfert d'électrons au niveau du photosystème II (rETR) augmente avec l'éclairement, atteignant un plateau chez *L. digitata* (traduisant que tous les centres réactionnels des PSII sont sollicités) alors qu'en parallèle, l'activité de *S. polyschides* continue d'augmenter. *S. polyschides* montre donc un seuil de saturation plus élevé et une meilleure utilisation des fortes intensités lumineuses que *L. digitata*. Les mêmes réponses ont été observées in situ quels que soient le niveau bathymétrique (+1,2 m vs -2,5 m) ou la saison (printemps vs été) et suggèrent que *L. digitata* est plus sensible aux forts éclairements que *S. polyschides*. Les résultats obtenus en conditions expérimentales confirment que la photosynthèse nette de *S. polyschides* est toujours supérieure à

celle de *L. digitata*, quel que soit l'éclairement incident considéré (de 0 à 1000 µmol phtons.m-2.s-1) et indépendamment de la saison (printemps, été et hiver). En manipulant la durée et l'intensité de l'éclairement, nous avons étudié la réponse des deux espèces au stress lumineux. En résumé, *S. polyschides* s'avère généralement plus résistante aux stress lumineux que *L. digitata* sauf pour les jeunes thalles de bas niveau soumis à un stress lumineux extrême.

Afin de comparer les potentialités d'acclimatation des deux espèces face aux variations de la température, des expérimentations ont été mises en place sous éclairement constant et saturant. Les résultats obtenus indiquent que, quels que soient la température considérée et le niveau bathymétrique d'origine, *S. polyschides* présente une activité photosynthétique supérieure à celle de *L. digitata* et qui augmente de façon beaucoup plus importante avec la température (Figure 3). *S. polyschides* serait plus tolérante aux températures élevées que *L. digitata* et potentiellement plus apte à faire face aux variations de température. Lors d'une diminution de température du milieu ambiant, l'activité photosynthétique à tendance à diminuer pour les deux espèces. Cette diminution est plus prononcée dans le cas de *S. polyschides*, au point où les deux espèces montrent une activité photosynthétique sensiblement équivalente en hiver. Ce résultat suggère que *L. digitata* serait plus résistante aux basses températures que *S. polyschides*.

A l'issue de toutes ces expérimentations, du point de vue strictement physiologique, *L. digitata* apparaît être moins résistante aux forts éclairements et moins tolérante aux augmentations de température que *S. polyschides* : ces caractéristiques confèrent à cette dernière certains avantages dans leur concurrence face à un changement climatique tendant vers un réchauffement global de la planète et de l'eau de mer en particulier.

2.5. Ecologie chimique de la réponse aux agresseurs et à la compétition interspécifique

La fragmentation des forêts de *L. digitata* ainsi que le réchauffement climatique contribuent à diminuer l'adaptation des individus aux conditions locales et par conséquent sont susceptibles d'entraîner une augmentation de la vulnérabilité des laminaires face aux facteurs abiotiques et biotiques. Dans les populations naturelles, certaines espèces d'algues endophytes pathogènes (*Laminariocolax tomentosoides, L. aecidioides* et *Laminarionema elsbetiae*) sont capables de pénétrer dans les jeunes thalles de *L. digitata* et de provoquer une forte inhibition de la croissance des plantules. L'objectif ici était d'estimer les capacités de réponse de *L. digitata* face à ces algues endophytes.

La réponse aux stress biotiques a été estimée d'une part en mesurant l'activité photosynthétique (fluorescence) des individus de *L. digitata* sains et infectés et d'autre part en étudiant la production des composés chimiques intervenant dans les réactions de défenses. Les résultats préliminaires sur la mesure d'activité

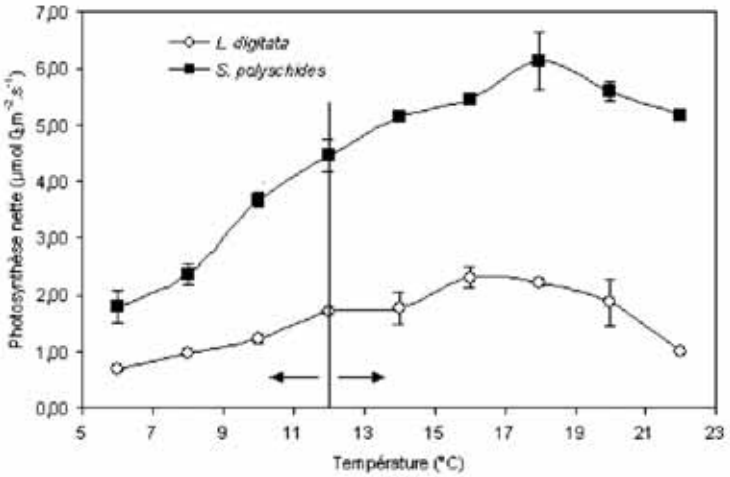


Figure 3 : Réponses de l'activité photosynthétique de L. digitata et S. polyschides (n=4 individus par espèce) face à des variations de température.(mesures effectuées à 300 µmol photons.m-2.s-1, salinité 35, l'axe vertical représente la température initiale des expériences).

photosynthétique, obtenus sur des individus sauvages sains et infectés, prélevés à Porspoder et à Roscoff, ne nous a pas permis de mettre en évidence l'existence d'une différence d'activité entre les deux types d'individus. Par ailleurs, la caractérisation de la défense (résistance) aux agressions biotiques chez les laminaires montre que les produits de dégradation d'oligosaccharides d'alginate (composantes de la paroi cellulaire) élicitent une libération de peroxyde d'hydrogène (le « burst oxydatif ») qui agit en tant qu'antiseptique, inhibant la prolifération de la flore microbienne à la surface du thalle (Küpper *et al.* 2001; Küpper *et al.* 2002). Expérimentalement, l'addition d'oligo-guluronates (produits de dégradation d'oligosaccharides d'alginate) ou l'addition d'un extrait de *L. elsbetiae* dans le milieu d'incubation des jeunes sporophytes se traduit, dès les premières minutes, par une augmentation rapide et transitoire de peroxyde d'hydrogène. Nous avons récemment identifié les lipopolysaccharides (LPS) bactériens en tant qu'éliciteurs de ce burst oxydant et induisant une cascade d'oxydation d'acides gras (Küpper *et al.* sous presse).

Or, les dérivés de l'oxygénation d'acides gras libres sont connus comme des médiateurs puissants de la réponse immunitaire chez les mammifères (leucotriènes, prostaglandines), comme signaux modulant les défenses (jasmonate) ou comme molécules allélopathiques (aldehydes) chez les plantes terrestres. Il apparaît que l'acide jasmonique, l'acide arachidonique (C20:4) et l'acide linolénique (C18:3) élicitent un burst oxydatif chez *L. digitata* (Küpper *et al.* 2001). De plus, ces composés semblent avoir des propriétés vaccinales contre l'algue brune endophyte *L. tomentosoides*, car des traitements à ces composés conduisent à une protection de l'algue brune hôte. En comparaison des valeurs observées chez les plantules dites « contrôle », les niveaux d'acides gras libres sont significativement plus importants chez les individus traités par les préparations de LPS. Ces résultats suggèrent que la voie de synthèse des oxylipines est impliquée dans la mise en place des réactions de défense chez *L. digitata*. Il est maintenant pertinent de tester les fonctions physiologiques et écologiques de ces métabolites chez *L. digitata*, notamment leur rôle dans la réponse à la présence d'un endophyte ou dans une situation de compétition avec *S. polyschides*.

3. Conclusion et perspectives

Plusieurs arguments convergent pour suggérer que les peuplements de *L. digitata* sont menacés par les effets du changement climatique et de l'activité anthropique. En effet, la gamme de tolérance de *L. digitata* aux stress lumineux et thermique apparaît beaucoup plus faible que celle de l'espèce pionnière *S. polyschides* ce qui pourrait fragiliser la persistance des populations de *L. digitata* face à une compétition interspécifique accrue et aux éventuelles agressions par des pathogènes. Les premiers résultats suggèrent que l'interaction compétitrice entre *L. digitata* et *S. polyschides* suit un modèle de succession écologique, *L. digitata* étant l'espèce climax. Grâce à la construction d'un modèle démographique, nous avons pu prédire que les pratiques de récolte pouvaient être une menace pour la persistance des populations. Cependant, de nombreuses interrogations restent encore en suspens et nécessiteraient des approches complémentaires d'écologie fonctionnelle et expérimentale pour tester les hypothèses avancées. En effet, même si la diversité génétique des populations semble effectivement diminuer sous l'action de la fragmentation/isolement des populations, aucun effet direct de la récolte sur celle-ci n'a pu être mis en évidence. Au contraire, les plus fortes diversités sont observées dans les zones exploitées. Ce résultat de prime abord paradoxal s'explique aisément en remarquant que les zones exploitées sont choisies en fonction de la taille des populations, les goémoniers récoltant préférentiellement les plus grands champs de laminaires. L'analyse des données historiques ne permet pas d'expliquer la baisse de biomasse ni par l'effet du changement climatique ni par l'augmentation de la pression de pêche. Toutefois ces résultats révèlent la méconnaissance de l'évaluation des stocks des forêts de grandes algues brunes même dans les zones où elles sont exploitées. Il est donc indispensable de mieux caractériser et évaluer la ressource disponible, par exemple, via le développement de nouvelles techniques spécifiques de l'étude des populations immergées. De plus les contraintes économiques et sociales de l'activité goémonière doivent être prises en compte pour proposer de nouvelles pratiques d'utilisation. Il s'agit de s'adapter aux fluctuations potentielles d'abondance pour poursuivre une exploitation durable et respectueuse de l'environnement conciliant des impératifs de conservation de la biodiversité. Une réflexion s'est engagée dans ce sens via la rédaction d'un nouveau projet de recherche (ECOKELP soumis dans le cadre de l'appel d'offre de l'ANR Biodiversité) rassemblant un partenariat international de biologistes, économistes, gestionnaires et industriels. Ce projet a pour but une meilleure compréhension des processus biologiques qui agissent sur la distribution et la diversité des espèces en environnement côtier, mais également d'analyser les moteurs économiques, la perception sociale et la politique de gestion des algues brunes.

Bibliographie

Alvarez-Buylla, E.R. & R. García-Barrios (1993) Models of patch dynamics in tropical forests. Trends Ecol. Evol. 8:201-204.

Beaugrand, G. & P.C. Reid (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. Global Change Biology 9:801-817.

Billot, C., C.R. Engel, S. Rousvoal, B. Kloareg & M. Valero (2003) Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: the case of the kelp Laminaria digitata in the English Channel. Mar. Ecol. Prog. Ser. 253:111-121.

Castric-Fey, A., A. Girard-Descatoire, M.T. L'Hardy-Halos & S. Derrien-Courtel (2001) La vie sous-marine en Bretagne: découverte des fonds rocheux. Mèze (34), France: Biotope.

Cipollini, M.L., D.A. Wallace-Stenft & D.F. Whigham (1994) A model of patch dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the dioecious shrub Lindera benzoin (Lauraceae). J. Ecol. 82:621-633.

Cornuet, J.-M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup & M. Solignac (1999) New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. Genetics 153:1989-2000.

Greene, C.H. & A.J. Pershing (2000) The response of Calanus finmarchicus popualtions to climate variability in the Northwest Atlantic: basin-scale forcing associated with the North Atlantic Oscillantion. ICES Journal of Marine Science 57:1536-1544.

Horvitz, C.C. & D.W. Schemske (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. Ecol. Monogr. 65:155-192.

Knoch, D. (2005) Effets conjugués de l'exploitation et des facteurs environnementaux sur les populations de Laminaria digitata. Mémoire de Master 2, Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océnographie et Environnements Marins. Université Pierre & Marie Curie.

Küpper, F.C., E. Gaquerel, E.-M. Boneberg, *et al.* (sous presse) Early events in the perception of lipopolysaccharides in the brown alga Laminaria digitata include an oxidative burst and activation of fatty acid oxidation cascades. Journal of Experimental Botany.

Küpper, F.C., B. Kloareg, J. Guern & P. Potin (2001) Oligoguluronates elicit an oxidative burst in brown algal kelp, Laminaria digitata. Plant Physiology 125:278-291.

Küpper, F.C., D.G. Müller, A.F. Peters, B. Kloareg & P. Potin (2002) Oligoalginate recognition and oxidative burst play a key role in natural and induced resistance of sporophytes of Laminariales. Journal of Chemical Ecology 28:2057-2081.

Salomon, J.C. & M. Breton (1993) An atlas of long-term currents in the Channel. Oceanica Acta 16:439-448.

Tayalé, A. (2006) Effet du changement global sur l'évolution de l'aire de distribution de l'algue exploitée, Laminaria digitata. Mémoire de Master 2, Océanographie, spécialité Biologie et écologie marine. Université de la Méditerranée Aix-Marseille II.

Valverde, T. & J. Silvertown (1997) A metapopulation model for Primula vulgaris, a temperate forest understorey herb. J. Ecol. 85:193-210.

Changement global et biodiversité des forêts tropicales : modélisation spatiale du couvert arboré dans un paysage forestier fragmenté

Coordination :
Jérôme CHAVE (CNRS)
Christophe THEBAUD (Université Paul Sabatier)
UMR 5174 Evolution et Diversité Biologique (EDB) CNRS/Université Paul Sabatier
Toulouse III 118 Route de Narbonne 31062 Toulouse
Tél 05 61 55 67 60 Fax : 05 61 55 73 27
chave@cict.fr

La diversité biologique dans les forêts tropicales humides reste connue essentiellement à partir de relevés ponctuels. L'analyse des données disponibles suggère que l'effort d'échantillonnage de cette biodiversité reste insuffisant, et la compréhension de son fonctionnement parcellaire. Cela est d'autant plus regrettable que les forêts tropicales comptent les écosystèmes naturels parmi les plus menacés de la planète par les activités anthropiques. En outre, ces changements sont susceptible d'avoir des conséquences importantes les cycles biogéochimiques, par exemple. Un mécanisme de la modification de la composition des assemblages d'espèces concerne les migrations dans les paysages tropicaux fragmentés par l'homme, et les modifications des interactions entre plantes et animaux dans ces paysages. Il est essentiel de développer une approche intégrative pour l'étude des paysages forestiers tropicaux fragmentés, qui prenne en compte les mécanismes de la dynamique spatiale et temporelle à cette échelle du paysage .

La présente étude a été menée dans l'un des paysages forestiers tropicaux dont la biodiversité est la mieux connue au monde : la zone du Canal de Panama. Des études écologiques détaillées y ont été menées depuis près d'un demi-siècle, et les programmes de recherches menés dans les vingt dernières années sur la dispersion des graines et la dynamique forestière ont permis d'acquérir de précieuses connaissances sur le fonctionnement et de la diversité de cet écosystème. Notre projet s'est attaché à étudier les mécanismes structurants de la biodiversité à cette échelle spatiale, à la fois la diversité locale (ou alpha-diversité) et la diversité entre sites (ou béta-diversité).

Le plan de recherche du présent projet prévoyait quatre étapes :

– approche corrélative pour étudier le lien entre la diversité spatiale et les facteurs environnementaux ;
– compilation de données biologiques sur les espèces ;
– développement d'une modélisation spatialement explicite ;
– extension du programme à d'autres environnements.

Le présent résumé suit cette chronologie.

Approche entre la diversité spatiale et les facteurs environnementaux

Nous avons développé une approche corrélative visant à la recherche de facteurs environnementaux abiotiques expliquant la distribution de la diversité des arbres à l'échelle du bassin versant du Canal de Panama. Nous avons utilisé des méthodes statistiques bien établies (Legendre et Legendre 1998) afin de mettre en évidence le rôle respectif de l'environnement et de la distance géographique (relié à la capacité de dispersion entre parcelles d'échantillonnage) sur la béta-diversité, dans 54 parcelles permanentes de 1 ha dans lesquelles tous les arbres ont été mesurés et identifiés à l'espèce. La béta-diversité a été quantifiée par la matrice de diversité, dont les termes non-diagonaux mesurent la fraction d'espèces en commun entre deux sites distincts.

Nous avons montré que la distance géographique seule prédit 22-27 % de la variation dans la matrice de diversité, en fonction de la l'analyse d'ordination choisie (CCA ou RDA). L'environnement seul prédit 10-12 % de la variation totale. Finalement, l'interaction entre distance géographique et environnement explique 13-19 % de la variation. Ceci prouve le rôle important (mais pas unique) joué par les facteurs historiques, reliés à la capacité limitée de la dispersion des arbres tropicaux, plutôt que l'environnement, dans la mise en place de la diversité en arbre de la forêt tropicale Panaméenne.

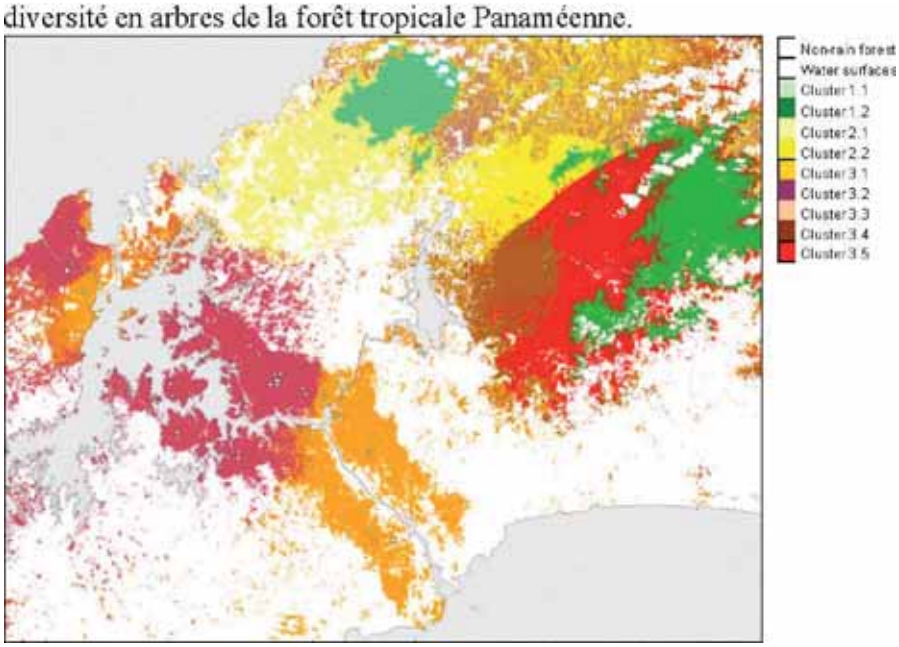


Figure 1. Types forestiers prédits pour le basin versant du Canal de Panama, à partir des résultats d'un modèle de régressions multiples sur les matrices de dissimilarité et une méthode d'agrégation hiérarchique. Le modèle statistique prend en compte l'élévation, quatre bandes spectrales, et le logarithme de la distance géographique (R^2 = 0.573, P<0.001). Le modèle est extrapolé aux zones enforestées, à l'exclusion des zones déjà déforestées. Les couleurs représentent les types de forêt à deux niveaux hiérarchiques différents: à 8 % avec trois groupes principaux (vert, jaune et marron) et à 20 % avec neuf groupes de plus fin niveau. En blanc, zones non forestées (agriculture, zones urbaines, mangroves, nuages). D'après Chust et al. 2006.

Nous avons discuté les implications de ces travaux sur la théorie neutraliste de la biodiversité. La théorie neutraliste suggère que seules les processus historiques (fluctuations démographiques, limitation de la dispersion) expliquent les patrons de biodiversité, négligeant ainsi les possibles différences de niches entre espèces. Il est clair, au vu de nos résultats, qu'à elle seule cette théorie ne permet pas d'expliquer tous les patrons de biodiversité à l'échelle du bassin versant du Canal de Panama. Cependant, il est également clair que la distribution des espèces n'est pas uniquement due à un déterminisme environnemental. Par ailleurs, ces résultats ont des implications pratiques en termes de réponse des communautés à des perturbations environnementales : une mise en évidence de la limitation de la capacité de dispersion à faible échelle spatiale, permet de prédire une réponse lente des écosystèmes aux perturbations anthropiques. Ces recherches ont fait l'objet d'une publication (Chust *et al.* 2006) et d'une communication (poster) au congrès annuel de l'Association for Tropical Biology and Conservation (Miami USA). Finalement, nous avons appliqué les mêmes méthodes à une communauté anthropisée des Pyrénées espagnoles dans un article sous presse (Chust *et al.* sous presse). Nous avons aussi étendu ces concepts à la diversité phylogénétique, c'est-à-dire en considérant une matrice de distances floristiques entre sites non plus seulement fondée sur la similarité entre espèces mais aussi sur la similarité phylogénétique entre ces espèces (J. Chave, G. Chust et C. Thébaud, sous presse dans un ouvrage collectif édité par le Santa Fe Institute, *Scaling Biodiversity*).

Compilation des données biologiques sur les espèces

Cette étape a été développée en collaboration avec nos collègues américains (HC Muller-Landau, SJ Wright) dans le cadre d'un programme plus vaste. La hauteur a été mesurée pour plus de 6.000 arbres, et les densités moyennes des espèces estimées directement pour la plupart des espèces rencontrées sur le dispositif permanent. Des données sur les dimensions des propagules avaient été compilées auparavant, ainsi que des informations sur la démographie des espèces. Un article sur la compilation d'une base de données sur la densité des bois néotropicaux est sous presse (Chave *et al.* sous presse). Un financement additionnel a par ailleurs été obtenu du Centre for Tropical Forest Science afin de compléter les informations sur la densité du bois des arbres à l'échelle régionale (voir site internet http://www.edb.ups-tlse.fr/equipe1/chave/ctfswd.htm). Les données sur les traits morphologiques des arbres ont été utilisées pour tester une théorie controversée en écologie, la théorie métabolique. Cette théorie stipule que l'essentiel des patrons écologiques observés, comme la distribution des espèces, mais aussi la productivité, et même le taux de spéciation, dépendent essentiellement de processus métaboliques à l'échelle de l'individu. Nous avons mis en évidence avec des jeux de données à Panama que cette théorie ne s'applique pas pour ces forêts tropicales (Muller-Landau *et al.* 2006).

Développement de modélisation spatialement explicite de la végétation arborée d'un paysage

Nous avons exploré cette question à l'aide de simulations simplifiées du modèle TROLL (Chave 1999). Le développement de modélisation spatialement explicite de la végétation arborée d'un paysage dépend de manière cruciale du paramétrage des modules de dispersion des graines. En effet, c'est le seul mécanisme par lequel des corrélations spatiales peuvent s'établir en l'absence de structuration spatiale des niches écologiques. Depuis, des travaux de génétique des populations d'arbres à Panama (Jones & Hubbell, Ecology in press, Hardesty et al Ecology Letters 9, 516 -525) ont montré que les estimations de taux de dispersion à l'aide de collecteurs de graine et de modèles inverses étaient de mauvais prédicteurs des taux de dispersion réels (cas du *Jacaranda copaia* pour A. Jones, cas du *Simarouba amara* pour D. Hardesty). Cela pose un pro-

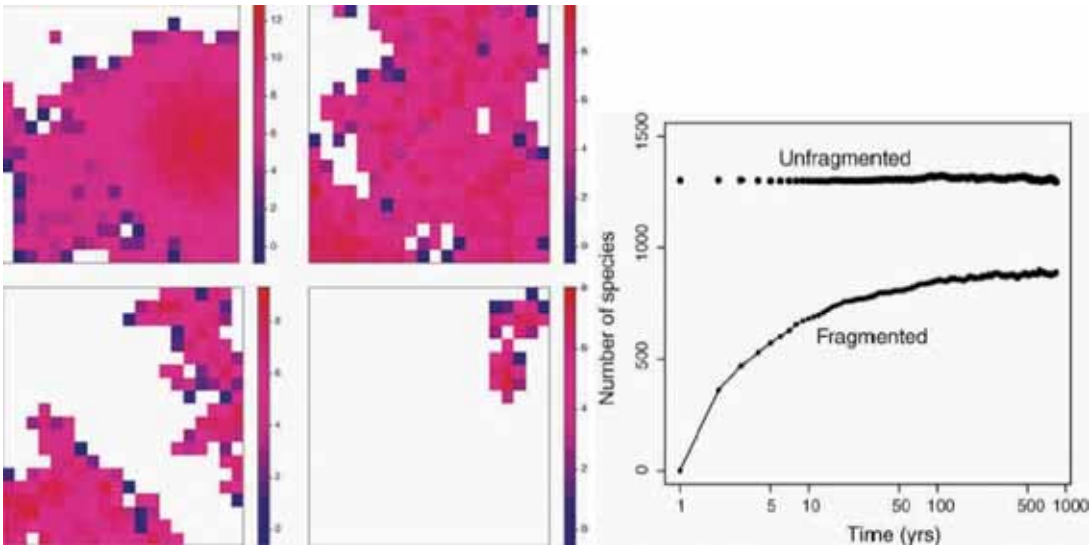


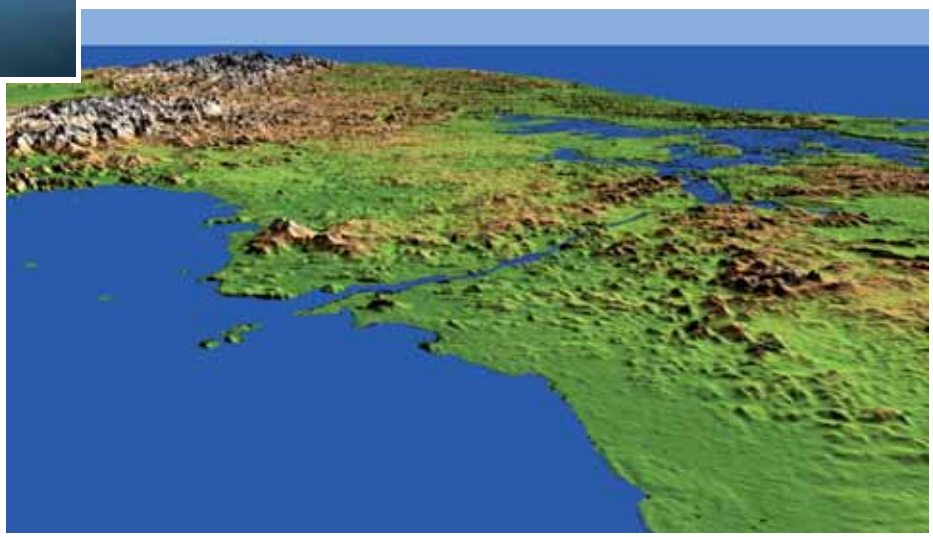
Figure 2. Gauche : distribution de quatre espèces choisies au hasard dans une simulation neutre avec dispersion limitée entre communautés locales. La simulation représente 400 communautés locales (une communauté locale représente 10 x 10 km²) avec dispersion entre premiers voisins. Les codes de couleur représentent le logarithme de l'abondance locale de l'espèce. Droite : scénario de fragmentation dans une communauté partiellement dégradée par la construction d'une route conduisant à la dégradation d'une zone de 200 km de long et 10 km de large. On suppose ensuite que cette bande est ré-envahie par la végétation, par immigration depuis les communautés voisines. Après 1000 ans de simulation, la zone fragmentée possède une diversité plus faible que dans la zone non fragmentée.

blème très sérieux pour la communauté scientifique : il semble qu'aussi ambitieux que soit un projet d'écologie de la dispersion, les hypothèses mécanistes ne reflètent que très mal les processus réels tels qu'ils sont mis en lumière par les analyses de parenté. Afin de tester l'impact de la fragmentation d'un paysage forestier sur la composition spécifique, et en présence de dispersion limitée, nous avons donc choisi une approche plus simple, celle d'un modèle de métacommunauté neutre (Chase *et al.* 2005), dans lequel nous avons simulé un paysage d'équilibre que nous avons soumis à différents scénarios de fragmentation, comparables à ceux générés par l'activité humaine à Panama. Nous avons montré qu'en raison de la présence de structure spatiale dans une métacommunauté neutre, une fragmentation locale et même non durable pouvait avoir des effets sur de longues durées : même si après la fin de la perturbation, la diversité croît de nouveau et très rapidement, le niveau atteint après quelques années (20-50 ans) reste environ 30% au dessous du niveau initial (Chave et Norden, sous presse).

Acquis en termes de transferts

Nous avons discuté les perspectives de transfert de ces approches pour d'autres sites d'étude. Depuis le début de ce projet, de nombreuses publications sont apparues sur des thématiques connexes et dans différents environnements tant tropicaux (Vormisto *et al.* 2004) que tempérés (Cottenie 2005). Cette thématique reste donc active. Nous avons contribué à ce développement en France d'outre-mer : en Guyane Française et à La Réunion. En particulier, via des collaborations avec Prof. Dominique Strasberg (Université Saint Denis La Réunion) qui a co-encadré deux projets de Mastère II à Toulouse sur l'analyse de la béta-diversité sur l'île à partir de 770 relevés phyto-écologiques (projet de Master II d'Aurélien Jamoneau 2005 et de Julien Eyraud en 2006). Nous espérons également développer un test de ces hypothèses en Guyane française, dans lequel nous aurons la possibilité d'intégrer les informations floristiques à une hypothèse phylogénétique pour les espèces coexistant dans la communauté. Finalement, nous avons rédigé un article de revue sur la bétadiversité, qui devrait paraître dans un ouvrage de référence sur l'écologie des communautés tropicales (J. Chave, in *Tropical Community Ecology* édité par W Carson et S Schnitzer).

Dans notre article accepté à Journal of Vegetation Science, nous avons produit une carte des types environnementaux fondée non seulement sur la richesse locale, mais aussi sur la similarité des sites. Nous avons utilité une approche statistique objective afin de construire des types de forêt, et ainsi guider les prises de décision en matière d'aménagement du territoire, dans une zone en fort développement, principalement du fait de l'importance du Canal de Panama (Figure 1).



Publications issues du projet

J Chave. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. Book: *Tropical Forest Community Ecology* edited by S Schnitzer and Walter Carson. Sous presse.

G Chust, A Perez-Haase, J Chave, J Ll Pretus. Linking floristic patterns and plant traits of Mediterranean communities in fragmented habitats. *Journal of Biogeography.* Sous presse.

G. Chust, J. Chave, R. Condit, S. Aguilar, R. Perez, S. Lao. Determinants and spatial modeling of tree beta-diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17, 83-92.

J. Chave, G. Chust, C. Thébaud. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. In: *Scaling Biodiversity Santa Fe Institute book edited by D Storch and P Marquet*.

J. Chave, H. Muller-Landau, T. Baker, T. Easdale, H. ter Steege, CO Webb. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications.* Sous presse.

H.C. Muller-Landau, R. Condit, J. Chave, S. Thomas, and 35 others. 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth, and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*. 9, 575-588.

J. Chave, N Norden. Changes of species diversity in a simulated fragmented neutral landscape. *Ecological Modelling*. Accepté

Littérature citée :

J. Chave 1999. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model, Ecological Modelling 124, 233 -254

K. Cottenie 2005 Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics Ecology Letters 8: 1175-1182

B.D. Hardesty *et al.* 2006 Genetic evidence of frequent long-distance recruitment in a vertebrate-dispersed tree. Ecology Letters 9, 516-525

P. Legendre & L Legendre Numerical Ecology. 2nd edition. Elsevier 1998

J. Vormisto *et al.* 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin Journal of Ecology 92, 577-588.

Session 2
Réponses fonctionnelles aux changements globaux

52 Relations fonctionnelles entre diversité végétale et diversité bactérienne en prairies permanentes sous deux régimes de fertilisation azotée. *Emile BENIZRI et Bernard AMIAUD*

58 Evaluation des modifications de la biodiversité marine sous l'influence du changement global en Méditerranée nord-occidentale. *Nicole BOURY-ESNAULT*

66 Stochasticité climatique et pâturage : rôle de l'hétérogénéité spatio-temporelle des ressources sur la diversité des peuplements de grands ongulés africains, et conséquence pour la diversité et le fonctionnement du système sol-plantes. *Hervé FRITZ*

71 Diversité dans le sol et dynamique du paysage dans la France continentale ; recherche de groupes fonctionnels et modélisation. *Patrick LAVELLE*

78 Effet de substitutions d'essence et de l'augmentation en CO_2 de l'atmosphère sur les communautés microbiennes intervenant dans le fonctionnement d'un écosystème forestier. *Francis MARTIN*

83 Diversité et recrutement dans un écosystème pélagique. *Serge POULET*

Relations fonctionnelles entre diversité végétale et diversité bactérienne en prairies permanentes sous deux régimes de fertilisation azotée

Coordinateurs :
Emile BENIZRI* & Bernard AMIAUD
*UMR Agronomie et Environnement INPL (ENSAIA) INRA Nancy-Colmar,
2 avenue de la Forêt de Haye, B.P.172, 54505 Vandoeuvre-lès-Nancy,
emile.benizri@ensaia.inpl-nancy.fr

Mots clés :
Prairies, diversité microbienne, Biolog, RISA, Dactylis glomerata

Abstract

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has emerged as a major scientific issue today. Although, few studies have measured interactions between soil microorganisms and plant diversity. Our purpose is to examine the link between plant diversity and microbial communities in fertilized versus unfertilized grasslands. The study was carried out in a permanent grassland with the same agricultural practices since 13 years in north-eastern France. The experimental design included 3 replicates plots of 100 m^2 per treatment (unfertilized or 120 kg N ha^{-1}). In each plot, 18 samples of soil and vegetation were taken at 3 dates during the floristic development. For each sample the ground cover of each species was estimated. Soil samples were used to measure the metabolic fingerprints of microorganisms by using Biolog® GN2 microplates. Floristic diversity and carbon substrate utilization patterns of rhizobacterial communities were more diversified in unfertilized than fertilized plots. In unfertilized plots the development of *Convolvulus arvensis* and two legumes (*Trifolium pratense* and *Trifolium repens*) could leads to the maintenance of floristic diversity.

Introduction

Les écosystèmes exploités par l'Homme selon différents régimes de production fournissent des produits utilisés par la société. Mais les écosystèmes de tous types, de par leur fonctionnement naturel, assurent également un certain nombre de processus au profit des communautés vivantes. Outre les produits et les aménités qu'ils génèrent, les écosystèmes sont la base du maintien de la qualité des éléments tels que l'air, l'eau, la fertilité des sols.

Le fonctionnement des écosystèmes résulte de l'activité des organismes et de la fraction abiotique qui les composent. Néanmoins, le conditionnement du fonctionnement des écosystèmes par la diversité des organismes qui le constitue reste inexpliqué. La perte de diversité résultant d'une anthropisation exacerbée serait-elle à l'origine de la perturbation des grands processus fonctionnels, à savoir essentiellement les flux de matière et d'énergie, à l'échelle locale ou globale ? La réponse à cette question requiert l'acquisition de connaissances qui restent floues. L'effet de sélection, dans le sens d'une diminution de la diversité, engendre des effets négatifs sur les capacités des écosystèmes à maintenir un équilibre des cycles biogéochimiques (Hector *et al.*, 1999). Certes, mais outre la perte de diversité, c'est avant tout l'effet de complémentarité des espèces qui semble régir les capacités des écosystèmes. La complémentarité entre les stratégies d'utilisation des ressources des différentes espèces aboutit à une forme de division du travail et à une meilleure exploitation collective des ressources disponibles (éléments minéraux...). C'est ainsi que l'effet de complémentarité serait à l'origine de l'augmentation de la production primaire avec la diversité végétale dans les prairies. En

d'autres termes, le partage des ressources ou des interactions positives entre espèces de plantes améliorerait la production primaire (Loreau et Hector, 2001).

La production primaire végétale nécessite la présence de minéraux essentiels au développement de la plante. Les ressources utilisées par les végétaux dans le sol sont issues de la minéralisation de la matière organique par les microorganismes pour une part. L'un des principaux agents de la minéralisation est la composante bactérienne du sol.

Considérer les éléments d'un écosystème comme des entités distinctes, n'aurait aucun sens. Chacun se trouve lié par des relations mutuelles à une ou plusieurs composantes de l'écosystème considéré. Ainsi, les bactéries du sol sont intimement liées aux végétaux dans une zone préférentielle où s'établit, entre autre, ce mutualisme : la rhizosphère. La plante libère au niveau de cette zone de nombreux composés aux origines variées (Whipps, 1990). Outre les effets de certaines de ces molécules agissant de manière non spécifique sur la biocénose rhizosphérique, de nombreuses substances libérées au niveau de la rhizosphère par la plante, ont des propriétés chimiotactiques (positives ou négatives) vis-à-vis des bactéries (Mandimba *et al.*, 1986). Ces rhizodépôts sont de nature diverse pour une même espèce végétale, au cours de sa phénologie, et peuvent être également de nature variable selon l'espèce considérée. Ces dépôts carbonés ont une forte incidence sur les communautés microbiennes autochtones de la rhizosphère. Celles-ci développent des activités enzymatiques permettant entre autre la remobilisation de ces sources de carbone et d'azote. De nombreuses études ont montré que les pratiques culturales avaient une incidence sur la qualité et la quantité de la rhizodéposition (Bardgett *et al.*, 1998). Ceci pourrait avoir une incidence sur la microflore et ses fonctions dans le sol.

La fertilisation des sols engendre une diminution de la diversité de la flore épigée (Pykälä, 2000). De plus, les prairies gérées dans un système de production extensif, proposeraient une diversité globale microbienne plus importante que les prairies subissant des apports azotés dans un régime de production intensif (Yeates *et al.*, 1997).

Une variation de la diversité des communautés microbiennes telluriques pourrait engendrer une variation fonctionnelle de ces mêmes communautés. Ainsi, on peut se demander quelles sont les relations fonctionnelles entre la diversité floristique et la diversité des communautés microbiennes du sol en prairies permanentes ? Quelles sont les relations entre la diversité de la microflore tellurique et les pratiques culturales en prairies permanentes ?

L'objectif de ce travail est donc de comprendre les liens qui existent entre les rhizodépôts libérés par les plantes des milieux prairiaux et les microorganismes telluriques dans des prairies permanentes soumises à deux régimes d'exploitation contrastés.

1. Dispositif expérimental

1.1. Situation et description du site

Les prairies étudiées sont localisées dans les Vosges sur la commune de Mirecourt, sur le site expérimental de la station de l'INRA-SAD de Mirecourt. Le sol est à dominance argilo-limoneuse. Ces prairies sont établies depuis 1992 et gérées de façon constante dans le temps. La première prairie est gérée selon un modèle agricole de production intensive. Un apport de fumure azotée minérale de 120 unités/hectare est réalisé annuellement, fractionné en trois apports. L'apport est réalisé sous forme d'ammonitrate. La seconde prairie est gérée selon un modèle agricole de production extensive sans aucun apport de matières azotées. Les deux prairies reçoivent un amendement de fond constitué de potassium et phosphate à raison de 40 unités/hectare/an.

1.2. Mise en place du dispositif d'expérimentation

Chaque prairie est divisée en trois parcelles de 100 m^2. Ces parcelles sont divisées en quadrats de 50 cm de côté. Sur chaque parcelle, 6 échantillons sont constitués. Ainsi, nous disposons au total de 36 échantillons dont 18 sur prairies fertilisées et 18 sur prairies non fertilisées. Une carotte de sol est prélevée au niveau des 36 échantillons sélectionnés. Les prélèvements de sol sont réalisés par prélèvement de carottes de 5 cm de diamètre sur 15 cm de hauteur. Les cinq prélèvements formant un échantillon sont mélangés et ramené au laboratoire pour y effectuer les analyses. Pour réaliser un suivi de l'évolution des influences de la fertilisation azotée minérale sur la microflore tellurique, trois campagnes de prélèvement sont réalisées aux dates suivantes : 11 avril, 13 mai, 11 juin 2003. Ainsi, les analyses sont réalisées sur 36 échantillons par campagnes, soit au total pour les trois campagnes, des analyses réalisées sur 108 échantillons.

2. Caractérisation des communautés bactériennes

2.1. Caractérisation phénotypiques des communautés bactériennes par le système Biolog

Le système Biolog GN2 est utilisé en écologie microbienne pour comparer les aptitudes cataboliques de communautés microbiennes isolées de différentes niches écologiques. Il est basé sur l'oxydation de 95 substrats carbonés différents. L'intensité de coloration est estimée par mesure de l'absorbance des puits à 550 nm (Grayston *et al.*, 1998).

2.2. Structure génétique des communautés bactériennes

La méthode utilisée est la RISA (Ribosomal Intergenic Spacer Analysis). Après une extraction-purification de l'ADN à partir des échantillons de sol (conservés à -80°C) à l'aide du Kit Bio101 (Qbiogene), elle consiste en l'amplification de l'espaceur inter-génique 16S-23S de l'opéron ribosomal bactérien. Ce polymorphisme de longueur est exploité grâce à des migrations sur gel de polyacrylamide permettant la séparation des brins d'ADN de longueurs différentes. Les profils de migration obtenus sont photographiés et leur similarité est comparée par analyses factorielles des correspondances (AFC).

3. Mesures sur la flore épigée

Les espèces végétales sont identifiées par des relevés de végétations à chaque date de prélèvement pour les 18 échantillons. Le pourcentage de recouvrement de chaque espèce est estimé par la méthode des poignées de De Vries (De Vries, 1949) permettant de calculer la richesse spécifique et le coefficient de similarité de Sorensen (IS = 2Sij/Si+Sj avec Si la richesse spécifique de l'échantillon i, Sj la richesse spécifique de l'échantillon j, Sij le nombre d'espèce commun entre les deux échantillons), (Looman and Campbell, 1960).

RESULTATS

Caractérisation de la diversité microbienne

Diversité des aptitudes cataboliques des communautés bactériennes

Le nombre de substrats oxydés par les communautés bactériennes rhizosphériques diminue significativement au cours du temps dans le cas des parcelles fertilisées. De plus, les communautés bactériennes isolées des sols des parcelles fertilisées sont à même de métaboliser un nombre de substrats inférieur à celui des communautés issues des sols non fertilisés, et ceci quelque soit la date de prélèvement (Figure 1).

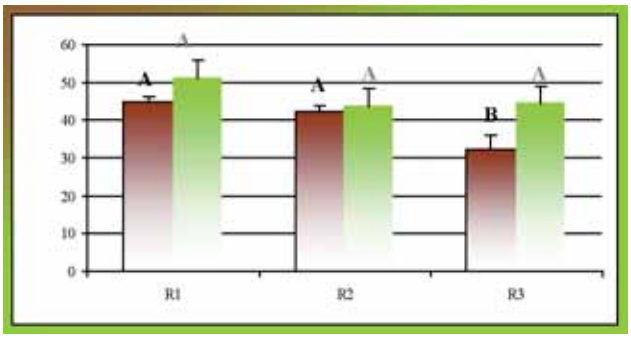


Figure 1 : Nombre de substrats Biolog oxydés à chaque récolte (R1, R2 et R3) en parcelle fertilisée (marron) et non fertilisée (vert).
Les moyennes (n = 18) avec des lettres différentes sont significativement différentes (P < 0.05).

Diversité de la structure génétique des communautés bactériennes

Dans cette partie nous ne traiterons pas les résultats obtenues pour la récolte 1 qui a été effectué en mars 2003, étant donné que nous avons rencontré des problèmes lors de l'amplification de l'ADN.

Ce problème a été constaté aussi bien sur les parcelles ayant reçu un amendement en azote que sur les parcelles n'ayant pas reçues d'amendement. Ainsi l'analyse des résultats sera faite uniquement sur la récolte 2 (avril 2003) et la récolte 3 (juin 2003).

La figure 2 montre une discrimination des communautés bactériennes en fonction du traitement de la prairie et en fonction de la période de récolte. La structure génétique globale des communautés bactériennes de la récolte 2 et de la récolte 3 sont différentes. En effet, leurs points représentatifs dans le plan principal s'opposent le long de l'axe des ordonnées avec une ordonnée négative pour R2+N et une ordonnée positive pour R3+N.

On peut donc noter une évolution temporelle de la structure génétique des communautés issues des parcelles ayant reçu un traitement en azote. Il apparaît que pour R2-N, la coordonnée moyenne présente une abscisse négative tandis que la coordonnée moyenne de R2+N a une abscisse positive. Cet effet du traitement est également visible avec la récolte 3 de façon moins prononcée.

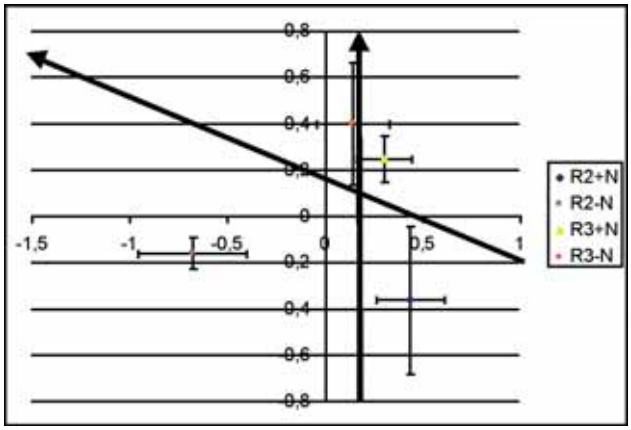


Figure 2 : Coordonnées moyennes et intervalles de confiance associés des points représentatifs des communautés bactériennes dans le plan principal de l'AFC.

Caractérisation de la flore épigée

L'axe 2 (DCA2) permet de dissocier les relevés de la parcelle non fertilisée selon les dates de prélèvement. Les relevés effectués dans la parcelle fertilisée se différencient selon l'axe 1 (DCA1) (Figure 3). Cette analyse permet de distinguer les relevés fertilisés de ceux effectués dans la parcelle non fertilisée. Cette distinction est confirmée par le calcul des indices de similarités entre les parcelles fertilisées et non fertilisées qui se situent entre 47,1% en avril à 35,3% en mai. Néanmoins, au sein de ces distinctions, les relevés fertilisés et non fertilisés en avril sont communs. Cette similitude de composition floristique s'explique par l'existence en début de cycle de végétation d'un cortège graminéen constituant le fond prairial des parcelles étudiées. L'apparition des espèces dicotylédones , différentes selon la modalité de fertilisation, en mai et juin entraîne les distinctions observées dans l'analyse entre les deux modalités de fertilisation.

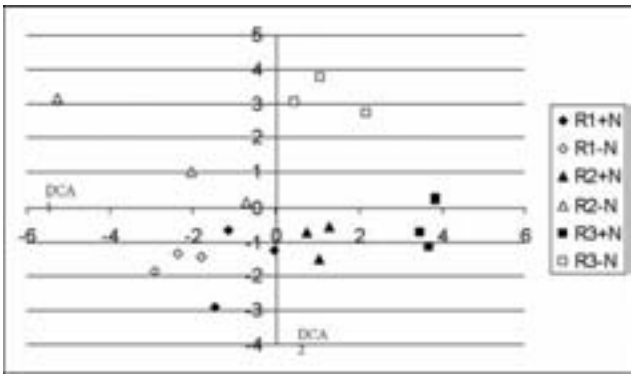


Figure 3 : Analyse de la composition floristique des parcelles fertilisée et non fertilisée pour les trois dates de récolte (R1 :avril, R2 :mai, R3 : juin) par DCA.

La richesse spécifique est significativement supérieur (p<0.001) dans les parcelles non fertilisées pour chaque dates de prélèvement (Figure 4). Cette richesse spécifique diminue significativement (p<0.05) au cours de la campagne de prélèvement dans les parcelles fertilisées comme dans celles non fertilisées. La fréquence relative de *Convolvulus arvensis* est significativement supérieure dans les parcelles non fertilisées en comparaison de celles fertilisées au mois de juin. L'étude de la composition floristique montre une diminution significative des fréquences relatives de *Dactylis glomerata* dans les parcelles non fertilisées et dans les parcelles fertilisées pour deux légumineuses (*Trifolium pratense* et *Trifolium repens*) (Benizri et Amiaud, 2005). Au mois de juin, la fréquence relative de *Dactylis glomerata* est significativement supérieure (p<0.05) dans les parcelles fertilisées en comparaison à celles ne recevant pas fertilisation azotée. La dynamique de végétation observée confirme les effets connus de la fertilisation azoté qui a pour tendance d'homogénéiser la composition floristique et par la même diminuer la diversité floristique.

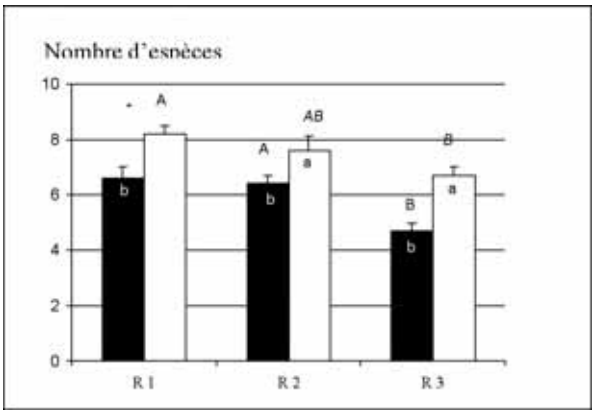


Figure 4 : Richesse spécifique des parcelles fertilisée (noire) et non fertilisée (blanc) pour les trois dates de récolte (R1 : avril, R2 : mai, R3 : juin)

Relations entre la flore microbienne et la flore épigée

L'ACC met en évidence le lien entre le développement du *Dactylis glomerata* et de *Trisetum flavescens* en parcelles fertilisées et une oxydation des composés azotés préférentielle par les communautés bactériennes dans ces mêmes parcelles. Dans les relevés de la parcelle non fertilisée, caractérisée par une diversité floristique plus élevée et le développement de *Agrostis stolonifera* et de *Convolvulus arvensis* en juin, les communautés bactériennes utilisent préférentiellement les carbohydrates.

Conclusion

Les nombreuses études réalisées sur l'influence de l'apport d'azote minéral sur la diversité microbienne rhizosphérique n'aboutissent pas toujours aux mêmes conclusions. En effet, Donnison *et al.* (2000) ont mis en évidence que la fertilisation azotée minérale modifiait les capacités physiologiques des communautés bactériennes du sol alors que Bardgett *et al.* (1998) ont constaté que l'apport de fumures azotées minérales pouvait induire une augmentation de la croissance et de l'activité des communautés microbiennes du sol. Les effets de la fertilisation azotée sont par conséquent imprévisibles (Wardle *et al.*, 1997) et sont très certainement régis par le milieu. Cette variabilité des effets constatés, traduit la complexité des écosystèmes prairials.

L'objectif de ce travail était de comprendre les liens existant entre la diversité floristique et les microorganismes telluriques dans des prairies permanentes soumises à deux régimes d'exploitation contrastés. Deux résultats majeurs ont été obtenus de cette étude. D'une part, il ressort que la diversité des aptitudes trophiques des communautés bactériennes est fortement influencée par le type de couvert végétal. D'autre part, il apparaît que ces aptitudes cataboliques évoluent au cours du temps, de manière corrélative à la dynamique

de la flore épigée. Ainsi, une diversité floristique plus importante et maintenue dans le temps, du fait de succession végétale, pourrait être à l'origine du maintien d'une activité catabolique des communautés bactériennes diversifiée dans les prairies non fertilisées.

Par ailleurs, les essais en plein champ étant soumis à de trop nombreux facteurs biologiques (phénologie de la plante, climat...), une expérimentation en microcosme pourrait permettre de se substituer aux pressions de l'environnement naturel. Ainsi, pour tenter d'observer l'effet propre de la fertilisation azotée minérale sur la diversité microbienne, des essais en serre avec des conditions d'expérimentation constantes pourraient être une solution adaptée (température constante, humidité des sols constante, rhizodéposition constante conditionnée par une fauche des végétaux afin de les maintenir dans une phase active de croissance en continu…). Dans ce cadre, une estimation de la biomasse microbienne pourrait être effectuée par la méthode de fumigation-extraction. L'activité microbienne pourrait en outre être évaluée par une mesure de l'activité respiratoire hétérotrophe estimée par la mesure de la production de CO_2 dans le sol. Enfin, une caractérisation de la diversité génétique par une approche de biologie moléculaire (réalisation d'une banque de clones) viendraient compléter cette étude.

Bibliographie

Bardgett R.D., Wardle D.A., Yeates G.W., 1998, Linking above-ground and below-ground interactions : how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms, *Soil Biology and Biochemestry*, Ser. 30, 1867-1878.

Benizri E., Amiaud B., 2005. Relationship between plant and soil microbial communities in fertilized grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 2055-2064.

Donnison L.M., Griffith G.S., Hedge J., Hobbs P.J., Bardgett R.D., 2000, Management influences on soil microbial communities and their function in botanically diverse haymeadows of northern England and Wales, *Soil Biology and Biochemestry*, Ser.32, 253-263.

Grayston S.J., Wang S., Campbell C.D., Edwards A.C., 1998, Selective influence of plant species on microbial diversity in the rizosphere, *Soil Biology and Biochemestry*, Ser. 30, 369-378

Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn A.J., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Högberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C.H.P., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H., 1999, Plant diversity and productivity experiments in european grasslands, *Science*, Ser. 286, 1123-1127.

Loreau M., Hector A., 2001, Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments, *Nature*, Ser. 412, 72-76

Preston-Mafham J., Boddy L., Randerson P.F., 2002, Analysis of microbial community functional divesity using sole-carbon-source utlisation profiles- a critique, *FEMS Microbiology Ecology*, Ser. 42, 1-14

Pykälä J., 2000, Mitigating human effects on european biodiversity through traditional animal husbrandy, *Conservation Biology*, Ser. 14, 705-712.

Vance A.E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S., 1987, Microbial biomass measurement in forest soils : the use of the chloroform fumigation-incubation method in stringly acid soils, *Soil Biology and Biochemestry*, Ser. 19, 697-702

Wardle D.A., Bonner K.I., Nicholson K.S., 1997, Biodiversity and plant litter : experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function, *Okios*, Ser. 79, 247-258

Whipps J.M., 1990, Carbon economy, in The Rhizosphere, 59-97, Lynch J.M., Mitchell J.M. (eds), Wiley and Sons, Chichester

Yeates G.W., Bardgett R.D., Cook R., Hobbs P.J., Bowling P.J., Potter J.F., 1997, Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes, *Journal of Applied Ecology*, Ser. 34, 453-470.

Evaluation des modifications de la biodiversité marine sous l'influence du changement global en Méditerranée nord-occidentale

Coordination :
Nicole BOURY-ESNAULT
UMR-CNRS 6540 DIMAR, Station marine d'Endoume,
rue de la Batterie des Lions 13007-Marseille Tél : 0491041629 ; fax 0491041635 ;
esnault@com.univ-mrs.fr

Participants :
Didier AURELLE[1], Nathaniel BENSOUSSAN[1], Nicole BOURY-ESNAULT[1,4], Pierre CHEVALDONNÉ[1], Joaquim GARRABOU[1], Jean-Georges HARMELIN[4,5], Lucien LAUBIER[1], Jean-Baptiste LEDOUX[1], Christophe LEJEUSNE[1], Christian MARSCHAL[1], Thierry PEREZ[3,1], Jean-Claude ROMANO[2], Oriol TORRENTS[1,5], Jean VACELET[1]

[1] UMR 6540 DIMAR « DIversité, évolution et écologie fonctionelle MARine »,
[2] UMR CNRS 6134 « Systèmes Physiques de l'Environnement »,
[3] Centro d'Estudios Avanzados de Blanes (Espagne),
[4] Parc National de Port-Cros,
[5] Parc marin de la Côte bleue

Mots-clés :
Séries à long terme, phénologie, dynamique, génétique, thermotolérance.

Principaux résultats

La Méditerranée nord-occidentale est une région sensible au changement climatique. Les impacts potentiels de ce changement pourraient avoir des conséquences dramatiques sur la conservation de nombreux écosystèmes et espèces. L'objectif majeur de ce programme est d'étudier par une approche pluridisciplinaire les mécanismes qui peuvent conduire à des modifications de la biodiversité marine littorale, engendrant ainsi des conséquences sur les activités humaines dépendantes. Il est nécessaire d'envisager une stratégie de surveillance à long terme de la biodiversité marine méditerranéenne.

Objectif 1. Recueil et gestion d'informations concernant les données physiques : Les enregistrements de température de l'eau de mer sur les côtes de la Méditerranée nord-occidentale

Les données de température enregistrées provenant de chaînes de thermistances mises en place entre les Iles Medes et Port-Cros pour ce projet, ou à partir de données compilées montrent un réchauffement de l'environnement côtier. Sur une période de 28 ans (1974-2001), le rythme de ce réchauffement a été estimé à respectivement 1,0°C et 0,8°C pour les deux plus longues séries Estartit et Villefranche-sur-Mer. Il est plus

élevé à 20m (1.4°C) contre 0.7°C à 80m. A partir de séries plus courtes (Marseille >1994 et Banyuls-sur-Mer >1998) on décèle la présence, dans toutes ces séries, d'épisodes d'anomalies thermiques positives concordantes. On a pu aussi repérer de telles anomalies, au cours des années 1982, 1990, 1994, 1997, 1999 et 2003, avec au moins deux mois de durée consécutive, voire trois (1997). Certains signalements de mortalité d'organismes, antérieurs à 1999 peuvent être corrélés à ces anomalies thermiques positives (1994-1997). Ces anomalies de la température de l'eau de mer, sont statistiquement beaucoup plus fréquentes depuis le début des années 1990, se produisant entre mai et octobre, surtout entre 0 et 30m. Il est à noter que plus la profondeur est importante et plus ces anomalies sont décalées vers l'automne. Ceci est en accord avec les décalages dans le temps des maxima thermiques en fonction de la profondeur (Fig. 1).

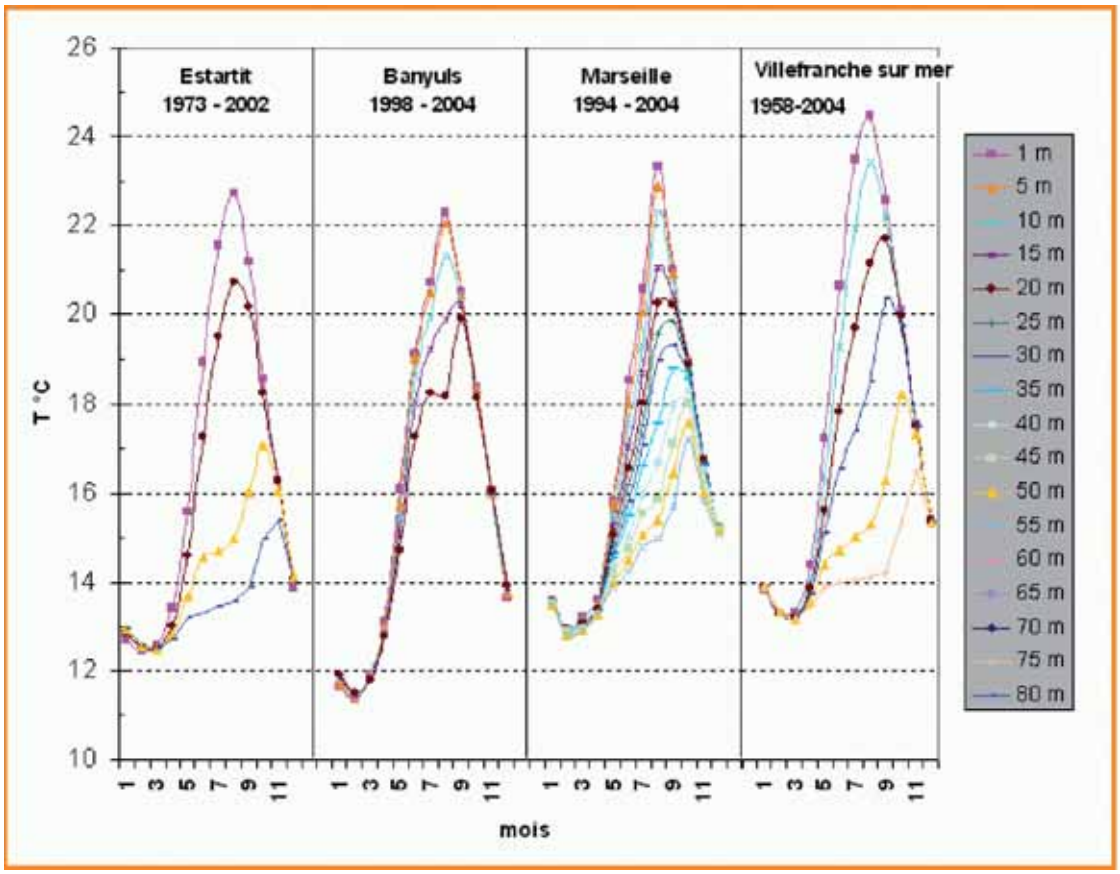


Figure 1. Moyennes mensuelles des températures de l'eau de mer à différentes profondeurs de quatre sites en Méditerranée nord-occidentale.
Origine des données : Estartit : Salat et Pascual, 1994, com pers. - Banyuls, Marseille, Villefranche, service d'observation des OSU des trois sites et service national SOMLIT de l'INSU.
Traitement N. Bensoussan (UMR 6540-DIMAR).

La comparaison des anomalies de 1999 et 2003 et de la structure thermique verticale (0 à 50m) permet de distinguer deux types de situations. Dans la première, un écart (de l'ordre de 2°C) aux moyennes pluriannuelles se prolonge et concerne une couche d'eau de plusieurs dizaines de mètres. Dans la seconde (2003), l'épisode est plus bref et confiné à la couche de surface (10 m) mais les écarts sont plus importants (4 à 5°C). Ces deux scénarios se sont traduit par des mortalités massives, mais confinées aux couches concernées. Ceci confirme l'effet direct ou indirect de ces anomalies thermiques. Par contre, l'anomalie de 1999, repérable dans les enregistrements de température de Banyuls et de l'Estartit ne semble pas avoir eu de conséquences biologiques documentées dans ces sites apparaissant globalement plus « froids ».

L'implantation de mouillages instrumentés en enregistreurs thermiques, qui a été développé pour ce programme, permet de confirmer cette vision globale, mais aussi de la corriger par des particularités locales, se manifestant à l'échelle des côtes du bassin nord-occidental de la Méditerranée. Dans le site de Marseille, ces instruments confirment par exemple une température annuelle sensiblement plus froide que pour Port-

Cros et Villefranche situés plus à l'est et à la même latitude mais aussi avec Scandola (Corse) localisé nettement plus au sud. Au contraire, vers l'ouest Banyuls et Estartit présentent des températures hivernales nettement plus basses d'en moyenne 1°C.

De plus, les spécificités météorologiques des sites peuvent induire des refroidissements brusques, même en période estivale par remontées d'eaux profondes plus froides, des épisodes violents de vents de secteur nord mettant fin à des épisodes d'anomalie thermique. Ceci est très net dans la région de Marseille mais s'atténue vers l'est (Villefranche-sur-Mer, Port-Cros), vers le sud-ouest (Estartit-Medes) ou le sud (Scandola-Corse). La connaissance couplée des données hydrologiques et météorologiques est importante pour comprendre la dynamique de développement et les conséquences de ces anomalies. Il faut également prendre en compte pour l'adaptation/résistance des organismes à ces anomalies, les fluctuations de la profondeur de la thermocline à très court espace de temps (quelques heures). Les enregistrements en continu montrent qu'en été, avec une thermocline très marquée, les niveaux 15 à 35m subissent une très forte variabilité thermique avec une amplitude pouvant parfois atteindre la dizaine de degré en quelques heures.

Objectif 2. Recueil et gestion d'informations historiques et actuelles concernant les espèces et les communautés de Méditerranée nord-occidentale

Les effets de la tendance au réchauffement des eaux littorales de la Méditerranée mise en évidence récemment se traduisent déjà sur les écosystèmes par deux types de phénomènes :

– la modification des aires de répartition géographique des espèces et
– par des événements de mortalité massive.

Dans le cadre de ce projet, on a développé une base de données démontrant l'augmentation de l'abondance d'espèces thermophiles en Méditerranée nord-occidentale et/ou la disparition ou la réduction d'abondance d'espèces « froides ». Cette base de données a permis aussi de recenser les cas d'épizootie ou de mortalités d'invertébrés associés aux fonds rocheux. Ces informations ont été obtenues à partir d'une revue de la littérature ainsi que par des informations fournies par d'autres laboratoires marins de Méditerranée.

Nous avons observé une nette tendance à la progression des espèces à caractère thermophile vers la partie nord de la Méditerranée occidentale, ce qui est en accord avec des observations faites au milieu des années 90. Nous avons pu quantifier pour la première fois l'étendue des changements observés. Au total, 46 espèces montrent un changement de distribution. 70 % de ces espèces sont mobiles et parmi elles, on trouve essentiellement des poissons. Les espèces mobiles montrent des changements des aires de répartition beaucoup plus importantes que les espèces sessiles. Ainsi, la girelle paon *Thallasoma pavo* dont l'aire de répartition a progressé d'environ 1000 km sur le littoral. La mobilité et les modes de reproduction, favorisant a priori une forte capacité de dispersion, pourraient expliquer ces résultats. Depuis la fin des années 80, le mérou brun, *Epinephelus marginatus*, se reproduit dans les aires marines protégées et un changement de la structure démographique de la population avec présence de juvéniles a été observé. Concernant la réduction des aires de répartition moins d'informations sont disponibles. Le cas le mieux documenté concerne le mysidacé cavernicole *Hemimysis speluncula* qui a disparu de nombreuses grottes de Méditerranée NO (Chevaldonné & Lejeusne 2003).

Objectif 3. Dynamique et structure génétique de populations d'invertébrés modèles (*Paramuricea clavata, Spongia officinalis, Hemimysis sp., Corallium rubrum*) soumises à des conditions environnementales contrastées. Acquisition de séries de données à long terme pour discerner les effets des tendances climatiques.

Des populations de gorgonaires sont suivies depuis 1998 dans différents sites des Calanques de Marseille. Les résultats sur l'évolution de la biomasse de populations suivies depuis 1998 montrent clairement :

– les effets de la mortalité de 1999 et
– une faible récupération 6 ans après l'événement.

Etant donné la profondeur des suivis, les populations n'ont pas subi de fortes mortalités pendant l'anomalie thermique de 2003. Toutefois, la plupart des populations montrent une faible augmentation du pourcentage de colonies affectées et plus particulièrement du pourcentage de colonies mortes en 2003 pour reprendre ensuite la tendance à la baisse.

Une population abondante de *Spongia officinalis* est suivie depuis 1998 dans le Parc National de Port-Cros. En 1999, 90% des spécimens sont affectés sur l'ensemble du Parc avec des taux de mortalité entre 50 et 75% selon les localités. Cet événement n'a pas eu d'effet immédiat sur la structure démographique des populations et de nombreuses recrues observées à partir de 2001 témoignaient d'une bonne capacité de récupération. En 2003, un fort taux de mortalité a été de nouveau observé, mais dans ce cas, les éponges les plus jeunes se sont révélées plus sensibles. En 2001 a été mis en place un autre suivi de population dans la région marseillaise, où les effets de l'événement de 1999 avaient été modérés. En 2003, cette population n'a montré que des nécroses partielles.

Le suivi régulier de populations de mysidacés cavernicoles, a montré l'existence de modifications de la biodiversité de cette région (Chevaldonné & Lejeusne 2003). Une étude de la dynamique de l'espèce *Hemimysis margalefi*, nouvelle espèce dominante de mysidacés en Méditerranée nord-occidentale a mis en évidence la présence de 4 cohortes/an, une reproduction continue mais un recrutement discontinu. Ces données, associées à des expériences de thermotolérance comparée (Lejeusne & Chevaldonné 2005), ont montré le caractère plus thermophile de l'espèce *H. margalefi* par rapport à sa congénère *H. speluncola*, espèce d'affinité tempérée actuellement menacée par le réchauffement de la Méditerranée.

La cytochrome oxydase I (COI) s'est révélée très polymorphe au niveau populationnel chez les mysidacés *Hemimysis margalefi* et *H. speluncola*. Nous avons démontré une très forte structuration génétique à l'échelle méditerranéenne chez *H. margalefi* constituée de 6 groupes génétiques distincts avec peu ou pas d'échanges. Un de ces groupes constituerait une espèce cryptique en mer Adriatique. Dans la région de Marseille où deux groupes se juxtaposent, les conditions locales d'hydrodynamisme conditionnent les échanges entre groupes entraînant des barrières au flux génique sur de très courtes distances (2km) en fonction des régimes de vent et donc de courants (Lejeusne 2005 ; Lejeusne & Chevaldonné, in press).

Objectif 4. Cycle de vie et effort de reproduction chez des populations d'invertébrés soumises à des conditions environnementales différentes : *Spongia officinalis & Corallium rubrum*.

L'étude du cycle de vie et de la reproduction est essentielle pour l'interprétation de l'écologie et de la biologie de la population adulte. Le cycle reproducteur de *S. officinalis* (Perez *et al.* 2006) et du corail rouge a été suivi sur deux années dans la Grotte à corail (11 – 14 m, Côte des Calanques). Nous avons étudié les différentes étapes de la reproduction et quantifié l'effort reproducteur de ces deux espèces patrimoniales au cours du temps et en relation avec les variations de température. La connaissance du cycle et de ses variations liées aux perturbations est essentielle pour élaborer des scénarios prédictifs et proposer des solutions de gestion de ces espèces menacées par le réchauffement.

Le cycle reproducteur de *S. officinalis* se caractérise par la présence de périodes bien distinctes pour la spermatogenèse et l'ovogenèse. L'ovogenèse est observée durant tout le cycle reproducteur au sein de la population, tous les individus ne sont pas en reproduction toute l'année. Dans les deux cycles reproducteurs étudiés, la spermatogenèse apparaît durant la période hivernale, où la température moyenne était de 13,5°C ou au moment de la chute de température en automne (t°~ 17°C). Par contre, il n'existe pas d'apparente corrélation entre l'ovogenèse et la température. La production des ovocytes est quasi constante durant le printemps, avec un pic en hiver (t° ~ 15 et 13,5°C). Ce pic d'ovocytes coïncide avec la spermatogenèse et le niveau de production d'embryons le plus élevé du cycle. Il existe une corrélation entre la température et l'émission des larves en été (t°~19°C). Plusieurs hypothèses pourraient expliquer l'observation d'embryons durant toute l'année alors que la spermatogenèse est discontinue :

– Les embryons observés sont issus de la fécondation d'ovocytes par des spermatozoïdes issus d'une autre population locale que celle étudiée (individus d'une localité voisine, ou de la même localité mais situés à une autre profondeur).
– Tous les embryons observés résultent de la production locale de spermatozoïdes, mais connaissent des phases de dormance plus ou moins longues selon les saisons.

Pour *Corallium rubrum*, les données préliminaires sur l'évolution mensuelle du nombre des gonades ♂ et ♀ pour chaque classe de taille mettent en évidence la présence des deux cohortes de gonades pendant 8 mois (janvier à août) chez les colonies ♀ et pendant seulement 2–3 mois chez les gonades ♂ (avril à juin). La fécondation a lieu en juin et l'incubation des larves dans les polypes ♀ s'achève en juillet. La variabilité de l'effort reproducteur a été étudiée sur d'autres populations de la côte des Calanques, de la Côte Bleue et la côte nord–ouest de la Corse. Pour chaque localité, l'effort reproducteur a été évalué en quantifiant le nombre de gonades matures présentes dans 10 polypes apicaux sur 20 colonies (10 ♂ et 10 ♀). 14 stations ont été échantillonnées et 3 facteurs ont été testés : habitat (extérieur et intérieur de grotte), profondeur (20 et 40 m) et zone géographique (Calanques, Côte Bleue et Corse).

Objectif 5. Thermotolérance et expression de biomarqueurs de stress

L'hypothèse d'une altération de l'intensité de production de défenses chimiques a été envisagée pour expliquer des épizooties chez des spongiaires et anthozoaires. Nous avons étudié les relations entre conditions environnementales, intensité d'un stress et intensité de production de défenses chimiques. La toxicité naturelle de ces modèles est évaluée grâce à une méthode standardisée, le test Microtox, (Fig. 2).

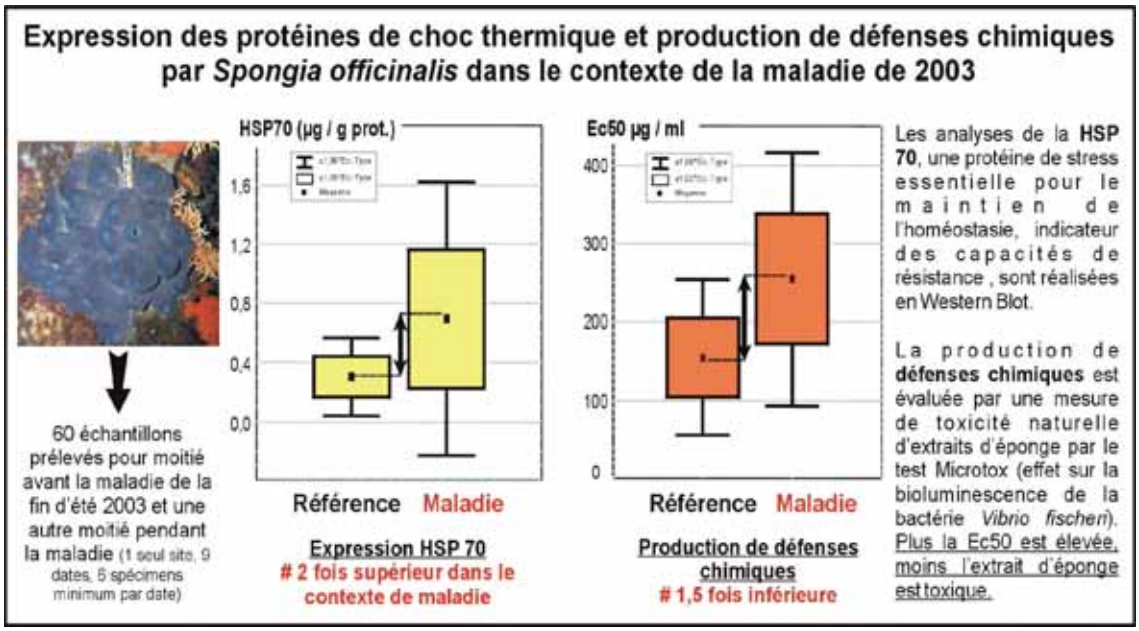


Figure 2 : Expression des deux marqueurs de stress dans le contexte d'une anomalie thermique positive ayant engendré la dernière mortalité massive d'invertébrés de Méditerranée nord occidentale.

Chez les spongiaires, l'analyse de l'expression de la HSP70 (Heat Shock Proteins) en corrélation avec les fluctuations de température et les tests Microtox a été effectuée sur la même série d'échantillons que celle utilisée pour l'étude du cycle de reproduction. L'analyse comparée de l'expression des deux marqueurs autour de l'anomalie thermique de 2003 montre qu'ils fluctuent de la même manière. En regroupant séparément les analyses effectuées sur des échantillons prélevés avant et pendant l'anomalie thermique, on mesure l'effet de ce type d'événement au niveau biochimique. L'augmentation de l'expression des protéines chaperonnes (HSP 70) est corrélée à la diminution des défenses chimiques. Ces premiers résultats semblent donc montrer que le maintien de l'homéostasie cellulaire peut se faire au détriment de certaines activités métaboliques comme par exemple la production de défenses chimiques. Des premières analyses chromatographiques confirment la diminution de la production de certaines substances bioactives dans le contexte de maladie. Les capacités de défenses étant réduites, la « porte » est alors entrouverte pour toutes sortes de pathogènes.

Pour le corail rouge, des expériences de thermotolérance ont été réalisées à deux reprises en 2003 et 2004 dans des aquariums du Centre Scientifique de Monaco (CSM) afin de tester la résistance à l'élévation de la température de deux populations (11–14 m et 40 m) de la côte des Calanques. Des températures allant de 18°C à 30°C ont été testées sur de longue durée (25 jours) et de courte durée (5 jours). La tolérance du corail rouge à l'augmentation de la température en aquarium a été évaluée en analysant le pourcentage de nécrose des colonies, le taux de calcification par l'étude de l'incorporation de ^{45}Ca et l'activité des polypes. Les échantillons commencent à montrer des nécroses du cortex à une température de 25°C pour les expériences de longue durée. Les colonies provenant de populations peu profondes (11–14 m) montrent une meilleure résistance à l'augmentation de température que celles de 40m. Ainsi, lors d'un stress thermique, les colonies profondes nécrosent plus vite et plus complètement en comparaison avec les colonies peu profondes. Cette différence entre populations provenant de profondeurs différentes est confirmée par les expériences de longue et courte durée. L'incorporation de ^{45}Ca et l'activité des polypes montrent des résultats similaires.

La nouvelle espèce dominante de mysidacé cavernicole, *H. margalefi*, plus thermotolérante que l'espèce endémique de Méditerranée nord-occidentale *H. speluncola* qu'elle a remplacé dans de nombreuses grottes, constitue un modèle idéal pour étudier les fluctuations naturelles de l'expression de marqueurs de résistance tel que les HSP. Nous avons évalué la sensibilité de ce marqueur de stress thermique vis-à-vis des fluctuations saisonnières de température (Lejeusne *et al.* in press).

Résultats en termes de transfert

Les archives récupérées et traitées au cours de ce programme ont démontré sans ambiguïté le rôle du changement climatique global comme cause, directe ou indirecte, de mortalités massives au sein des peuplements benthiques méditerranéens à travers des « événements » devenus plus fréquents dans les dernières années. Ceci a convaincu des gestionnaires tel le PNPC (Parc National de Port-Cros) et le Ministère de l'Environnement monégasque d'équiper un certains nombre de sites en thermographes selon notre protocole. L'expérience acquise à partir de la mortalité massive de 1999 a permis de rechercher en « temps réel » sur la série SOMLIT (INSU) de Marseille la signature de l'anomalie de 2003. Cette capacité de « prévision » nous a permis de constater sur le terrain les conséquences immédiates de cette nouvelle anomalie thermique. Un réseau d'alerte sur l'ensemble du littoral de la Méditerranée nord-occidentale devrait être mis en place.

Les résultats sur la biologie des populations du corail rouge ont mis en évidence des traits de vie caractéristiques d'espèces à très faible dynamique. Des recommandations pourront être discutées avec tous les acteurs impliqués dans l'exploitation et la conservation de cette ressource (Affaires maritimes, pêcheurs professionnels, responsables de réserves biologiques, etc.) pour garantir le maintien des populations du corail rouge peu profondes (0–50m de profondeur). Par ailleurs, les données de thermotolérance couplées avec les séries à long terme des enregistreurs de température *in situ* fournissent un outil indispensable pour la gestion des espèces. Ces données permettront de mieux prédire les futures mortalités massives d'invertébrés marins associées aux anomalies thermiques positives qui auront lieu dans les prochaines décennies selon l'actuel scénario de réchauffement global qui affecte la Méditerranée nord–occidentale.

Corallium rubrum

Spongia officinalis

Paramuricea clavata

Conclusions et perspectives

La tendance au réchauffement climatique, dans ses rythmes comme dans son amplitude prévisible et ses conséquences sur les peuplements marins et la biodiversité ne peut s'appréhender que sur le long terme. L'effort d'acquisition de mesures de températures sera poursuivi et d'autres archives marines seront recherchées. A une échelle plus globale de l'ensemble de la Méditerranée des collaborations en Méditerranée orientale, partie la plus chaude de la Méditerranée seront à accentuer.

Nos résultats indiquent que l'on peut s'attendre à d'importantes modifications de la biodiversité marine méditerranéenne pour les prochaines décennies, du fait de migrations, extinctions ou remplacements d'espèces, et d'effets cascades potentiels. Ces modifications pourraient conduire à une altération du fonctionnement des écosystèmes. La Méditerranée ne représente que 0,82 % de la surface des océans, mais abrite entre 4 et 18 % de la biodiversité marine mondiale. Le changement global en Méditerranée pourrait donc bien avoir des conséquences dramatiques pour la conservation de la biodiversité dans son ensemble.

Le développement d'un réseau de surveillance des communautés benthiques de la Méditerranée, à l'échelle transnational, s'avère comme un besoin urgent pour avoir des informations précises sur l'état des communautés, pouvoir formuler de plans de gestion de la biodiversité et des « services » que fournissent les écosystèmes marins. Le suivi des populations de gorgonaires indique que ces populations ont subi des fortes réductions de leur biomasse. La récupération des populations est encore loin d'être atteinte et la probable répétition de ces événements risque de la limiter. Le couplage entre les travaux de suivi et la modélisation de la dynamique de populations en fonction de différents scénarios de régime de perturbations devraient nous apporter des informations précieuses sur la résilience des populations.

Les résultats acquis sur la biologie (cycle de vie, effort reproducteur, variabilité de la fécondité le long de gradients environnementaux) du corail rouge et de l'éponge de toilette apportent des informations capitales permettant d'énoncer des recommandations pour améliorer les plans de gestion et de conservation de ces espèces emblématiques de Méditerranée.

Valorisation des travaux

Abboud– Abi Saab M., Romano J.-C., Bensoussan N., Fakhri M. 2004. Suivis temporels comparés de la structure thermique d'eaux côtières libanaises (Batroun) et françaises (Marseille) entre juin 1999 et octobre 2002. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Geoscience.*, 336 : 1379-1390.

Bensoussan N., Romano J.-C., Lafont M. & El-Haikali B, 2004. Importance du choix des échelles de temps pertinentes pour l'étude du fonctionnement d'écosystèmes marins littoraux. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Geoscience.*, 336: 909-918

Benzid D., De Jong L., Lejeusne C., Chevaldonné P., Moreau X. (2006) Serotonin expression in cave crustaceans: a possible implication in circadian behavioural migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335, 74-81

Bonhomme, D. , Garrabou, J., Pérez, T., Sartoretto, S. & Harmelin, J.-G. 2003. Impact and recovery from a mass mortality event of the gorgonian Paramuricea clavata populations on the french Mediterranean coasts. *Geophysical Research Abstracts* 5:10676

Boury-Esnault, N., Pérez, T., Garrabou, J., Bonhomme, D., Chevaldonné, P., Lejeusne, C., Marschal, C., Torrents, O., Harmelin, J.G., Vacelet, J., Zibrowius, H. 2003. Dynamique de la biodiversité marine : perturbations récentes des paysages sous-marins méditerranéens, signal d'un changement climatique ? In Weber, J. (Ed.) *Biodiversité, séminaire de l'Institut Français de la Biodiversité*. IFB, Paris: 105-108.

Chevaldonné P. & Lejeusne C. (2003) Regional warming-induced species shift in NW Mediterranean marine caves. *Ecology Letters* 6 (4) : 371-379

Garrabou, J., Pérez, T., Chevaldonné, P., Bensoussan, N., Torrents, O., Lejeusne, C., Romano, J.C., Vacelet, J., Boury-Esnault, N., Harmelin-Vivien, M., Verlaque, M., Boudouresque, C.- F. & Harmelin, J.-G. 2003.

Is global change a real threat for conservation of the NW Mediterranean marine biodiversity ? *Geophysical Research Abstracts* 5:10522

Laubier, L., Pérez, T., Lejeusne, C., Garrabou, J., Chevaldonné, P., Torrents, O., Bensoussan, N., Romano, J.C., Vacelet, J., Boury-Esnault, N., & Harmelin, J.G. 2004. Changement global et vulnérabilité des écosystèmes marins côtiers. Le cas de la Méditerranée nord-occidentale. In Weber, J. (Ed.) *Deuxièmes journées de l'Institut Français de la Biodiversité, 25-28 mai 2004, Marseille*. IFB, Paris : 76-77.

Laubier, L., Pérez, T., Lejeusne, C., Garrabou, J., Chevaldonné, P., Vacelet, J., Boury-Esnault, N., & Harmelin, J.G. 2003. La Méditerranée se réchauffe-t-elle ? *Marine Life 13* (1-2): 71-81

Lejeusne, C.,& Chevaldonné, P. 2004. Les mysidacés de grottes de Méditerranée nord occidentale : victimes discrètes du changement climatique ? In Weber, J. (Ed.) *Deuxièmes journées de l'Institut Français de la Biodiversité, 25-28 mai 2004, Marseille*. IFB, Paris: 127.

Lejeusne C. & Chevaldonné P. 2005. Population structure and life history of *Hemimysis margalefi* (Crustacea: Mysidacea), a 'thermophilic' cave-dwelling species benefiting from the warming of the NW Mediterranean. *Marine Ecology-Progress Series* 287 : 189-199.

Lejeusne, C. & Chevaldonné, P. Brooding crustaceans in a highly fragmented habitat: the genetic structure of Mediterranean marine cave-dwelling mysid populations. *Molecular Ecology* (in press).

Lejeusne, C., Pérez, T., Sarrazin, V. & Chevaldonné, P. Baseline expression of Heat Shock Proteins (HSP) of a ‘thermotolerant’ Mediterranean marine species largely influenced by natural temperature fluctuations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* (sous presse).

Perez, T., Lejeusne, C., Garrabou, J., Chevaldonné, P., Bensoussan, N., Romano, J.C., Laubier, L., Harmelin, J.G. & Torrents, O. 2004. Changement global et vulnérabilité des écosystèmes marins côtiers. Le cas de la Méditerranée nord-occidentale. *In 16èmes Rencontres régionales de l’environnement : changements climatiques en Méditerranée, 19-21 octobre 2004, Toulon*. ARPE-PACA, Marseille: 4 pp.

Torrents, O. (2005) Biologie des populations du corail rouge de Méditerranée *Compte rendu des travaux scientifiques du Parc Marin de la Côte Bleue*.

Stochasticité climatique et pâturage : rôle de l'hétérogénéité spatio-temporelle des ressources sur la diversité des peuplements de grands ongulés africains

Coordination :
Hervé FRITZ,
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé,
CNRS UPR 1934, BP 14, 79360 Beauvoir-sur-Niort,
Tel : 05 49 09 61 11, Fax : 05 49 09 65 26,
fritzh@cebc.cnrs.fr

Participants au projet :
Jacques GIGNOUX,
UMR 7625 « Fonctionnement et Evolution des Systèmes Biologiques », ENS,

Collaborations :
Luc ABBADIE, UMR 7625 ; Eric MOUGIN, Josiane SEGHIERI, Valérie Le DANTEC,
Laurent KERGOAT : CESBIO ; Patrick BOURGERON Université du Colorado
Xavier Le ROUX, UMR 5557 Ecologie Microbienne (CNRS-Univ. Lyon / USC INRA),
Claire COMMEAU, Valérie DEGRANGE, Nadine GUILLAUMAUD, CNRS UPR 1934
David AUGUSTINE Université de Syracuse, USA.

Mots clés :
Changement climatique, eau de surface, communauté d'herbivores,
productivité primaire, savanes

Abstract

We used long term Rainfall, NDVI data and ungulate census at the regional scale, as well as fine-grained Rainfall, NDVI and seasonal as well as annual data on herbivore abundance and distribution in a semi-arid savanna site. We show that climate in the subregion mostly changed through an increase in extreme drought frequency, and discuss the fact that it will not only affect the primary production but also the distribution and availability of surface water. At the scale of Hwange, the interplay between surface water and primary production drives the dynamics of elephants, and is likely to also drive those of the other water-dependent species. The regional comparison showed that grazers and browsers differed slightly in their response to environmental factors, and primary productivity. Grazers were directly linked to primary production and rainfall, whereas meso-browsers seemed independent from these two variables. We point out that species will not respond similarly to climate-induced changes in the amount and spatio-temporal variation in rainfall and primary production. Further, we underline that changes in water distribution may in fact be of more consequences for ungulate communities, and urge to question the management of protected areas based on artificial provisioning of water.

Principaux résultats

Acquis scientifiques

Objectifs

1. Déterminer la relation entre les variations spatio-temporelles des ressources (production primaire et eau de surface) et la dynamique spatio-temporelle de la structure du peuplement. Et ce notamment en explicitant également les liens à long terme entre pluviométrie, nutriments du sol, productivité primaire et abondance des populations.

2. Identifier la part relative des catastrophes naturelles (fluctuation climatiques) et de la compétition (intra et interspécifique, sauvage ou domestique) dans la dynamique des peuplements d'ongulés sauvages. Notamment, déterminer la vulnérabilité relative des brouteurs et paisseurs aux fluctuations climatiques et à la présence de cheptel domestique, afin d'éclairer les histoires évolutives des taxons concernés, et de prédire les tendances à venir.

Résultats

Quatre analyses ont été conduites :

(1) la relation précipitation – production primaire à l'échelle régionale en comparant la dynamique spatiale et temporelle dans 33 aires protégées africaines décrivant un gradient de pluviométrie annuelle moyenne (Chamaillé-Jammes et al soumis *J. Trop. Ecol.*). Nos résultats reproduisent ceux observés dans différents biomes américains. Il existe une forte relation linéaire positive à l'échelle spatiale entre pluviométrie et production primaire. Cependant cette relation pluviométrie – productivité n'est significative que dans les milieux les plus arides quand elle est étudiée à l'échelle temporelle, inter-annuelle. La pente de cette relation décroît en effet exponnentiellement avec la pluviométrie annuelle moyenne des écosystèmes, et est toujours inférieure à la pente observée à l'échelle spatiale. Ceci indique qu'à une échelle temporelle courte la variabilité de la pluviométrie peut ne pas avoir d'effets détectable sur la productivité des écosystèmes, bien que des modifications majeures soient à attendre à plus long-terme (approximé par l'échelle spatiale). Divers hypothèses sont posées pour expliquer un telle absence de relation à l'échelle temporelle: contraintes autres que celle de la disponibilité en eau, délais dans l'effet de la pluviométrie, et en particulier interactions avec la pluviométrie de l'année précédente...

Dans cette étude nous nous sommes aussi concentré les anomalies de pluviométrie et de productivité les plus importantes, tant positives que négatives. Nous avons en particulier montré que les productivités maximales n'étaient pas toujours associées aux pluviométries maximales, mais qu'un pattern était évident le long du gradient de pluviométrie annuelle moyenne. Les productivités maximales sont associées aux pluviométrie maximales en milieu aride, puis à des pluviométries de plus en plus faible dans les milieux plus 'humides', jusqu'a être associées aux pluviométries les plus faibles dans les milieux à forte pluviométrie annuelle moyenne. Cette observation est cohérente avec l'hypothèse d'une contrainte nutritionnelle croissante avec la PAM. En effet, les fortes pluviométries entraîne un lessivage des nutriments du sol vers des zones inaccessibles aux plantes. Les fortes pluviométries dans les sites a déjà forte PAM renforce donc cette contrainte. L'image globale qui se dessine du fonctionnement des écosystèmes est donc de deux contraintes, la disponibilité en eau et celle en nutriments, qui varient de manière opposées le long du gradient de PAM. Il est intéressant de souligner que les patterns observés sont similaires dans de multiples biomes, malgré les variations de structure végétale, de sol...

(2) étude de la relation pluviométrie - productivité primaire à l'échelle locale, en étudiant ses patterns spatiaux et temporels dans le parc national de Hwange, Zimbabwe (Chamaillé-Jammes *et al.* in press *Int.J. Remote Sens.*). Nous montrons en particulier que la relation pluviométrie – productivité est beaucoup plus forte à l'échelle saisonnière, avec un délai d'un mois, qu'à l'échelle inter annuelle. Cela laisse supposer que des changements de timing de la pluviométrie pourraient avoir un effet plus important que des variations de quantité. En utilisant une ACP sur les images de production primaire nous avons aussi montré que les facteurs qui modulent cette relation diffèrent à ces deux échelles de temps. A l'échelle saisonnière il apparaît que la topographie soit un facteur majeur de la variabilité spatiale de la productivité, probablement par modi-

fication de la rétention de la pluie. La dichotomie entre espèces à feuillage persistant ou à feuillage caduc est aussi identifiée par l'analyse comme l'un des facteurs les plus important de variation de la productivité à l'échelle saisonnière. Ces facteurs ne sont pas mis en évidence par une analyse similaire à l'échelle inter annuelle. Seule la distribution spatiale de la pluviométrie est mise en évidence comme facteur de variation spatiale de la productivité, et aucune caractéristique de terrain ne ressort de l'analyse. Cependant, une part importante de la variabilité n'est pas expliquée, suggérant qu'une multitude de facteurs de faible importance se conjuguent pour déterminer la variabilité spatiale de la productivité végétale à l'échelle inter annuelle.

(3) relier ces fluctuations de productivité primaire avec la dynamique spatio-temporelle de populations animales. En première approche nous nous sommes intéressé à la population d'éléphants. La très grand taille de cette espèce devrait la rendre sensible aux variations de biomasse végétale, et sa faible sélectivité alimentaire rend l'usage d'un indice de végétation peu problématique. Les comptages sont aussi d'une bonne précision et couvrent plus de 20 années.

Après avoir décrit l'évolution de la population durant ces 20 dernières années, qui semble atteindre un plateau suggérant un phénomène de densité-dépendance, nous avons montré que le taux de croissance de la population est affecté par la production primaire, mais que le rôle de l'eau de surface est primordial dans ces écosystèmes semi-arides. En effet, la régulation de l'abondance des éléphants semble se faire par l'agrégation autour des points d'eau, qui restreigne la domaine de prospection alimentaire (« ressource-clé » Illius & O'Connor 2000) et amplifie les phénomènes de densités dépendance (Chamaillé-Jammes et al soumis *J. Anim. Ecol.*). Ce phénomène est encore plus flagrant lorsque l'on examine la relative croissance de la population dans les différentes zones du parc, qui montrent une plus forte croissance là où les densités de trous d'eau sont les plus forte, et en plus une saturation de l'espace (Chamaillé-Jammes *et al.* soumis *J. Appl. Ecol.* Figure 1.). La pluviométrie influe sur la production végétale et sur l'eau, mais beaucoup plus sur l'eau. La combinaison de ces deux facteurs semble être un mécanisme fort de la régulation de la population d'éléphant, même si ce n'est probablement qu'une régulation locale d'une sous population. Ce mécanisme de régulation de population par la taille du domaine vitale de saison sèche dépendant de l'eau, plutôt que par la production primaire qui s'y trouve (car moins variable), devrait jouer aussi pour les autres espèces. Des analyses préliminaires sur l'évolution à long-terme des autres espèces ont été réalisées. Des corrélations croisées semblent montrer un effet positif de la pluviométrie sur la majorité des espèces, bien que le délai entre les changements de régimes pluviométrique et les variations d'effectifs différent selon les espèces. L'hétérogénéité spatiale de la dynamique des ressources est un élément critique dans la compréhension de ces changements (Owen-Smith 2004). Un fort bruit existe cependant dans ces données et pour poursuivre l'analyse il est nécessaire de trouver de meilleures techniques.

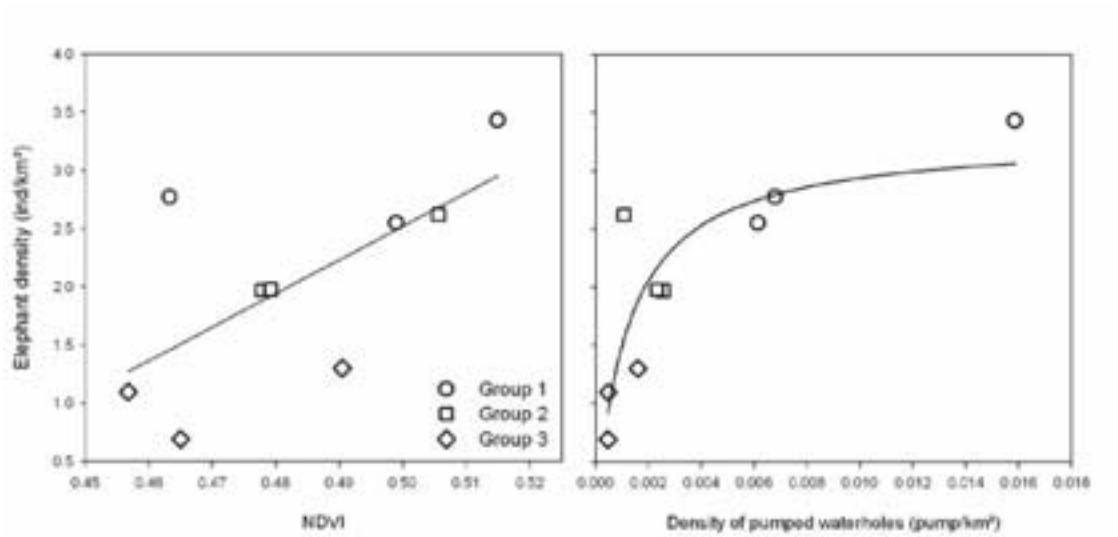


Figure 1: Déterminant des variations spatiales de la densité d'éléphants dans le parc de Hwange. La densité de trou d'eau est un meilleur prédicteur, bien que la production primaire soit aussi un élément explicatif.

(4) analyse des changements de composition du peuplements. Cette partie est composée de deux approches, l'une longitudinales sur le parc de Hwange, afin de dégager les tendances et formuler les hypothèses quant à l'importance des effets directs et indirects des éléphants, de l'eau et des sécheresses, l'autres comparative entre sites à l'échelle régionale pour dégager des patterns généraux.

Sur Hwange, huit des douze espèces de mésoherbivores (masse corporelle < 1000 kg) semblent décroitre depuis près de 20 ans, alors que la population d'éléphants a augmenté de manière significative (Valeix et al soumis *Biol. Cons*.). Ce phénomène est également observable dans le parc national de Kruger, pour lequel la relative sécheresse des deux dernières décades (moins de pluie et absence de pluie de saison sèche) priverait les herbivores de ressources pastorales de saison sèches (Ogutu & Owen-Smith 2003). Dans Hwange, nos résultats montrent que la compétition par les éléphants pour les ressources trophiques ne peut pas expliquer l'ensemble des tendances, bien que cette hypothèse reste dominante pour les ongulés de type brouteurs. La compétition pour l'eau, amplifiée durant les années sèches (Valeix *et al.* soumis *Ecology* ; Valeix *et al.* soumis *Behaviour*), ainsi que l'augmentation de vulnérabilité au prédateurs par la transformation des habitats refuges sont des alternatives plausibles pour une partie des espèces.

L'analyse comparative régionale montre que le biomasse et la diversité des peuplements d'ongulés dépendent de la pluviométrie annuelle, et par conséquent de la production primaire, ce que confirme l'analyse sur les NDVI. Cependant, les classes de qualités de sols jouent également, y compris une fois l'analyse faite avec les NDVI, suggérant que la qualités du sols influence la production primaire et la qualité nutritionnelle de cette production (comme suggérer dans Fritz & Duncan 1994 et Fritz *et al.* 2002). L'hétérogénéité spatio-temporelle de la qualité des ressources et les différences de contraintes nutritionnelles sont à l'origine d'un modèle synthétique liant variables climatiques et diversité des mammifères herbivores (Olff *et al.* 2000). Au sein du peuplement, les différentes classes trophiques et de taille ne réagissent pas de la même manière à ces paramètres environnementaux, en effet si globalement la biomasse des brouteurs (*browsers*) et celle des paisseurs (*grazers*) répondent à la pluviométrie annuelle, seule les paisseurs semblent répondre à la qualité du sol. Au sein des paisseurs, les différentes classes de tailles corporelles (megaherbivores > 1000kg, et mesoherbivores > 2 kg et < 1000kg) répondent similairement alors que chez les brouteurs, seules les mégaherbivores (éléphant principalement) répondent aux facteurs environnementaux. L'analyse direct de la relation production primaire – biomasse d'herbivore en utilisant les NDVI donnent des résultats un peu différents pour les mésoherbivores brouteurs, imposant de dissocier les brouteurs stricts des « mixed-feeders », qui eux réagissent à la production primaire (Fritz et al *in prep*).

Ces différences de réponses impliquent des variations spécifiques, ou de groupes d'espèces, dans la réponse aux changements climatiques.

Transfert pour la gestion

Dans les systèmes gérés par pompages, la contrainte de disponibilité en eau de surface est partiellement levée, mais elle oriente spatialement l'utilisation de la production primaire, et par conséquent amplifie les effets de l'hétérogénéité de celle-ci. Les systèmes de pompages amplifient également la compétition pour la ressource clé qu'est l'eau, et ce notamment lorsqu'il existe des espèces dominantes comme l'éléphant. La formalisation de ces conclusions, somme toute assez intuitives, a permis de lancer un débat important sur l'interaction entre la gestion de l'eau de surface, la gestion des populations d'éléphants et la conservation de la diversité des mammifères herbivores, mais également de la végétation dont ils dépendent (African Wildlife Consultative Forum – SADC Stratégie Régionale).

Conclusions et perspectives

Les changements climatiques en cours, principalement à travers l'augmentation des sécheresses extrêmes (Chamaillé-Jammes *et al.* soumis *J. Arid Env*.), vont affectées la végétation, tant en structure qu'en composition, et par conséquent probablement la distribution des différentes espèces d'herbivores (Thuiller *et al.* 2006). Cependant, les conditions climatiques vont aussi affecter la variabilité de la production primaire ainsi que la distribution en eau de surface (Chamaillé-Jammes *et al.* in press Int. J. Remote Sens. ; Chamaillé-Jammes *et al.* soumis *J. Trop. Ecol*.; *Chamaillé-Jammes et al. soumis Austral Ecol*.). L'eau de surface pourrait bien être un régulateur encore plus important que le changement de type de végétation, par la contrainte

majeure imposée sur la distribution spatiale des herbivores (e.g. Redfern *et al.* 2003), mais également par l'augmentation locale de la compétition pour cette ressource-clé (Valeix *et al.* soumis *Ecology*). Dans les zones où l'eau de surface est maintenue artificiellement par pompage, tant dans les aires protégées que dans les zones pastorales, le décalage progressif entre eau de surface et production de la végétation pourrait amplifier les effets respectifs du changement climatiques sur ces deux composantes.

Deux pistes se dégagent déjà pour la suite, l'une autour de la modélisation des changements de l'hétérogénéité spatiotemporelle des ressources et de persistance des espèces d'herbivores (e.g. Fryxell *et al.* 2005) mais en introduisant les trous d'eau. L'autre consiste à analyser la pertinence des aires protégées actuelles, de leurs contours et de leur approvisionnement en eau, au vu des scénarios de changements climatiques, afin d'estimer dans quelles mesures elles continueront d'assurer leur fonction de conservation de la biodiversité, tant sur le plan des habitats que des espèces (e.g. Thuiller *et al.* 2006).

Principales références bibliographiques

Chamaillé-Jammes S, Fritz H & Murindagomo F. (in press) Spatial patterns of the NDVI-rainfall relationship at the seasonal and interannual time-scales in an African savanna. *International Journal of Remote Sensing*.

Fritz, H. & Duncan, P. (1994) On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London* B 256, 77-82.

Fritz, H., Duncan, P., Gordon, I.J. & Illius, A.W. (2002) Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities. *Oecologia* 131, 620-625.

Fryxell, J.M., Wilmshurst, J.F., Sinclair, A.R.E., Haydon, D.T., Holt, R.D. & Abrams, P.A. (2005) Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers. *Ecology Letters* 8, 328-335.

Illius, A.W., O'Connor, T.G. (2000) Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos* 89, 283-294.

Ogutu, J. O. & Owen-Smith, N. (2003) ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecology Letters* 6, 412-419.

Olff, H., M.E. Ritchie & H.H.T. Prins (2002). Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature* 415, 901 – 904.

Owen-Smith, N. (2004) Functional heterogeneity in resources within landscapes and herbivore population dynamics. *Landscape Ecology* 19, 761-771.

Redfern, J.V., Grant, R., Biggs, H. & Getz, W. (2003) Surface-water constraints on herbivore foraging in the Kruger National Park, South Africa. *Ecology* 84, 2092-2107.

Thuiller,W., Broennimann, O., Hughes, G., Alkemades, J.R.M., Midgley, G.F. & Corsi, F. (2006) Vulnerability of African mammals tpanthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Ecology* 12, 424-440.

Diversité dans le sol et dynamique du paysage dans la France continentale ; recherche de groupes fonctionnels et modélisation

Coordination :
Patrick LAVELLE,
UMR 137 BioSol. IRD - / Universités de Paris VI, VII et XII.
32, avenue Henri de Varagnat. 93143 Bondy Cedex – France,
Téléphone / Fax : 01 48 02 59 88 / 01 48 47 30 88,
lavelle@bondy.ird.fr

Partenaires :
Corinne ROULAND. Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux (LEST),
Université Paris XII – Val de Marne,
Florence DUBS. UMR 137 BioSol. IRD - / Universités de Paris VI, VII et XII.
Jean-François PONGE. Museum National d'Histoire Naturelle, CNRS UMR 8571
Sylvain DOLEDEC. Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS - Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux, « Biodiversité lotique et contraintes physiques ».

Mots clés :
Faune du sol, changement d'utilisation du sol, groupes de réponse, traits de vie

Abstract

The negative relationship between land use intensity and biodiversity also impacts soil communities, leading to an expected commensurate reduction in the ecosystem services that they provide. However, the nature of this change remains poorly documented, and with it the understanding of which landscape and habitat features are responsible for the shift in community composition. We predicted that life history traits increasing the ability of soil fauna to disperse would be more prevalent in communities as land use gets intensified. Ground beetles, collembolans, earthworms and environmental variables were sampled in four land use types across 6 different landscapes in France, in 2001 and 2002. We used a three-table ordination method (RLQ analysis) to identify the relationship between species life-history traits, landscape and habitat attributes. In highly intensified farming systems, Carabidae and Collembola species were small and had high dispersal abilities. Other traits also showed significant relationships with the main environmental axis: in the intensively managed sites species had broader and longer bodies. Earthworms showed different responses with smaller and more colored litter dwelling species in forests, larger less pigmented and more endogeic species in open land.

Principaux résultats

1. Questions et hypothèses

Les résultats présentés ici traitent la question suivante : le long d'un gradient d'intensification et de transformation du paysage qui affecte globalement la biodiversité du sol, quelles sont les espèces sélectionnées et en fonction de quels traits biologiques ?

La diversité de la faune du sol est considérée ici comme le résultat combiné de l'action de filtres environnementaux (contraintes externes aux communautés) et d'interactions entre espèces (contraintes internes aux communautés) (Decaëns, 2005). Ces deux types de contraintes agissent en interaction, à des échelles spatiales et temporelles qui leur sont propres, en sélectionnant les espèces adaptées aux conditions environnementales biotiques ou abiotiques et en excluant celles qui ne le sont pas.

Les résultats présentés ici concernent l'effet des contraintes externes aux communautés et se restreignent aux impacts humains liés aux changements d'utilisation du sol et aux pratiques de gestion.

Deux hypothèses sont testées :

– L'effet des contraintes externes (conditions physico-chimique du sol, pratiques de gestion, type de végétation, composition et fragmentation du paysage) sur les communautés locales de faune du sol est spécifiques du groupe étudié.
– L'effet de filtre des variables environnementales est lié à certains traits biologiques spécifiques.

2. Méthodes

2.1 Identification des facteurs environnementaux agissant comme filtre

L'impact des facteurs environnementaux sur la structure et l'organisation des assemblages d'espèces de faune du sol est analysé dans différents types de milieux (agricoles, prairials, forestiers). L'étude porte sur les Vers de terre, les Collemboles et Coléoptères Carabidae qui représentent des modes de vie et des fonctions bien différents. L'analyse de la matrice de données[1] (tableau sites x espèces) se fait à l'aide d'outils statistiques développés en écologie des communautés.

L'environnement est décrit à trois échelles différentes

– 1a *Micro-habitat endogé* : les variables sont décrites au niveau du point d'échantillonnage (orientation, pente, type de sol, type d'humus, pH, texture du sol, humidité relative, épaisseur de la couche organique & poids sec de litière).
– 1b *Micro-habitat épigé* : les variables sont décrites au niveau du point d'échantillonnage (utilisation du sol, type de gestion (forêt semi naturelle, artificielle, taillis, pâturage, prairie de fauche, culture) & stabilité de l'utilisation du sol (la même depuis 50 ans ou 20 ans).
– 2 *Habitat* : les variables sont décrites dans un cercle de 100 m de diamètre autour du point d'échantillonnage (pourcentage de culture, prairie, forêt de feuillus ou conifère, nombre de tache d'habitat & surface, périmètre et fragmentation moyenne).
– 3 *Paysage* : les variables sont décrites dans une fenêtre d'un km^2 (surface, nombre de tache, proximité, etc. des différentes occupation du sol (foret, culture, prairie) & diversité, agrégation, fragmentation, quantité de lisière de la mosaïque dans son ensemble).

La méthode utilise une procédure de sélection pas à pas des variables environnementales permettant d'exclure les variables non significatives (Cushman & McGarigal, 2002). Cette sélection est faite pour chaque jeu de données environnementales (microhabitat endogé, microhabitat épigé, habitat, paysage). La signification statistique des variables explicatives est déterminée par les tests de permutation de Monte Carlo. Chaque variable est soumise à un test de permutation et gardée si, et seulement si, elle contribue significativement à la variance expliquée ($p < 0.05$).

---

1 Les valeurs d'abondance sont transformées en log(X+1) afin de réduire l'effet des espèces dominantes. Pour réduire l'effet des espèces rares, seules les espèces dont la fréquences par unité d'échantillonnage est supérieure à 3 sont prises en compte.

2.2 Trois groupes contrastés de la faune du sol

Dans notre étude, l'identification à l'espèce est nécessaire pour la mise en relation des caractéristiques d'habitats avec les traits. Cette mise en relation implique également de disposer d'une connaissance préalable des espèces. La faune du sol étudiée ici concerne trois groupes contrastés de la faune du sol : les coléoptères carabiques, prédateurs de surface (prélevé par pièges Barber), les collemboles détritivores principalement inféodés aux couches holorganiques et les vers de terre, organismes ingénieurs actifs dans la litière et dans le sol minéral (prélevés par TSBF[2]).

2.3 Caractérisation des espèces par leurs traits écologiques

Le choix des traits de vie des espèces a été fait en fonction de leurs préférences écologiques et de leurs capacités de dispersion (Tableau 1). La liste de traits utilisée renseigne directement ou indirectement (traits doux) sur ces caractères. Renseignés à partir de la littérature et d'observations complémentaires, ils sont codés en fonction des modalités rencontrées.

	Carabes	Collemboles	Vers de terre
Traits écologiques	Régime alimentaire Mode de nutrition Préférences hydriques Topie : Distribution Développent des ailes Couleur des pattes Couleur du corps Forme du pronotum Stade d'hibernation Activité journalière Saison de reproduction	Type de disperseur Préférence d'habitat Organes sensoriels Appareil locomoteur Régime alimentaire Phototaxie/geotaxie Forme	Ripicolie Hygophilie Acidotolérance Alcalinorésistance Amplitude de pH Acidiphilie Taux de carbone dans le sol Taux d'azote dans le sol C/N Amplitude de C/N C/N minimum Calcicolie Catégorie écologique Pigmentation Forme de la queue Gradient de pigmentation antéro-postérieur Gradient dorso-ventral Développement musculaire des dissépiments

Tableau 1 : liste des traits de vie renseignés pour les carabes, les collemboles et les vers de terre

2.4 La méthode RLQ

La méthode RLQ permet de mettre en relation les traits de vie des espèces avec les caractéristiques des habitats en déterminant des associations entre ces deux composantes par l'intermédiaire de la distribution des espèces et en testant la signification de cette association (Dolédec, 1996). Les données environnementales utilisées pour la table R sont issues de l'analyse hiérarchique précédente (§2.1). Les données concernant les traits de vie des espèces sont codées dans une table Q traits écologiques. La table L qui fait le lien entre les tables R et Q est la matrice d'abondance des espèces par unité d'échantillonnage. Les valeurs d'abondance sont transformées en log(x+1) afin de réduire l'effet des espèces dominantes. Les variables des traits écolo-

2 La méthode dite TSBF, adaptée au milieu tempéré, consiste, sur un quadrat de 25 x 25 cm, en un tri manuel de la litière puis extraction active de la faune par deux applications de formol à 0.2% à 10 min. d'intervalle suivi d'un tri manuel de la terre sur une profondeur de 15 cm.

giques sont codées par catégorie. La table L est analysée par une AFC. La table R est analysée par une ACP pondérée par le poids des lignes de l'AFC sur la table L. La table Q traits écologiques est analysée par une ACM pondérée par le poids des colonnes de l'AFC sur la table L.

3. Résultats

Filtres environnementaux

Dans les 96 unités d'échantillonnage, la matrice de données carabes comprend 29 espèces pour 7972 individus, la matrice collemboles 54 espèces pour 9491 individus et la matrice vers de terre 8 espèces pour 119 individus[3]. Les résultats de la sélection pas à pas des variables environnementales, par niveau considéré, sont présenté dans le Tableau 2

Niveau	RDA (forward stepwise)	Variables selectionnées		
		Communauté des carabes	Communauté des collemboles	Communauté des vers de terre
[1]	Paysage	F_GYRATE, F_PD, F_AREA_AM	F_PLAND, F_PD, ENN	G_CONTIG
[2]	Habitat	L2, L4	L2, L5, Nb_patch, L9	L6, L5, F_Min
[3]	Microhabitat épigé	forest_s, forest_o, coppiced, L_50, Corine_t, crop	forest_o, forest_s, L_50, crop, Corine_t	forest_o, grass_mo, L_50
[4]	Microhabitat endogé	Litter_w, Depth_O	Depth_O, Soil_typ, pH, Moisture	pH, Hum_typ , Litter_w, Depth_O

Tableau 2 : Variables environnementales sélectionnées par régression multivariée pas à pas.

[1] F_GYRATE, F_PD, F_AREA et F_PLAND sont respectivement la compaction, le nombre de taches d'un trype d'utilisation, la surface et le pourcentage de forêt; G_CONTIG est la continuité des prairies et ENN la distance au plus proche voisin dans la fenêtre paysagère de 1 km^2.

[2] L2, L4, L5, L6, L9 sont respectivement le %, dans un rayon de 150 m autour du point d'échantillonnage, de prairie, forêt fermée de feuillus, forêt ouverte de conifères, forêt fermée de conifères et forêt fermé mixte, Nb_patch est le nombre de tache, F_Min la fragmentation minimum dans ce rayon de 150 m.

[3] forest_s est la gestion artificielle de la forêt, forest_o est la gestion semi-naturelle de la forêt, coppiced est la gestion en taillis, grass_mo est la fauche des prairies, crop est le labour des cultures, Corine_t est le type d'utilisation du sol et L50 est la stabilité de l'utilisation du sol sur les 50 dernières années ;

[4] Litter_w est le poids sec de litière, Depth_O est la hauteur de la couche de matière organique, Soil_typ est le type de sol, pH est le pH du sol, Moisture est l'humidité relative et Hum_typ est le type d'humus.

La partition de la variation environnementale, exprimée en part de variance expliquée, permet de comparer l'influence des niveaux d'action des filtres environnementaux chez les trois groupes zoologiques considérés. Le niveau paysage joue un rôle pour les carabes et les collemboles (respectivement 9,59 et 10,24 %). Le niveau habitat influence les trois groupes (respectivement 4,06, 16,14 et 20,98 % pour les carabes, les collemboles et les vers de terre). Le niveau microhabitat épigé est celui qui joue le plus grand rôle avec 47,6 % pour les carabes, 33,46 % pour les collemboles et 25,37 % pour les vers de terre. Le niveau sol est plus influent chez les collemboles (24,8 %) et les vers de terre (26,83 %) que chez les carabes (6,64 %). On observe aussi un effet conjoint des niveaux paysage et microhabitat pour les vers de terre (14,15 %), un effet

3 Les valeurs d'abondance sont transformées en log(X+1) afin de réduire l'effet des espèces dominantes. Pour réduire l'effet des espèces rares, seules les espèces dont la fréquences par unité d'échantillonnage est supérieure à 3 sont prises en compte.

conjoint des niveaux microhabitat et sol pour les carabes (23,62 %), les collemboles (12,2 %) et les vers de terre (4,88 %) et enfin un effet conjoint des niveaux paysage, habitat et microhabitat de 4,06 % pour les carabes.

Relation entre les variables environnementales et les traits des espèces

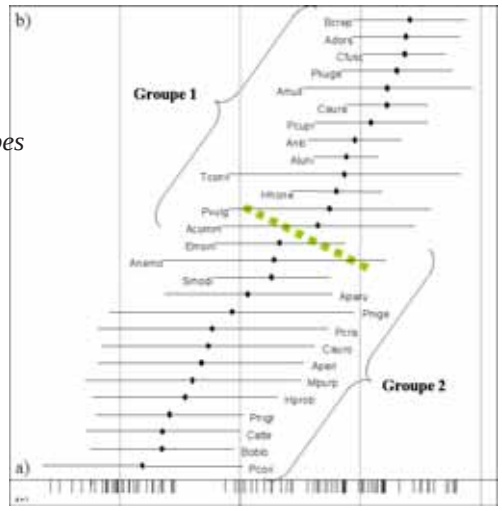
La relation entre la table R (variables environnementales) et la table Q (traits de vie des espèces) est significative, pour les 3 groupes étudiés ($p<0.001$). L'analyse RLQ représente l'inertie commune aux tables R, Q et L. Dans la suite des analyses, seule le premier axe de la RLQ est pris en compte car il extrait la majeur partie de la variabilité (94,44 %, dans le cas des carabes, 90,77 % dans le cas des vers de terre et 98,48 % dans le cas des collemboles). Ce premier axe représente donc la part principale de la co-structure entre la table R et la tables Q. La corrélation canonique entre les variables environnementales et les traits écologiques est forte (0,70 pour les carabes, 0,88 pour les vers de terre et 0,70 pour les collemboles).

Groupes de réponses et sélection des traits

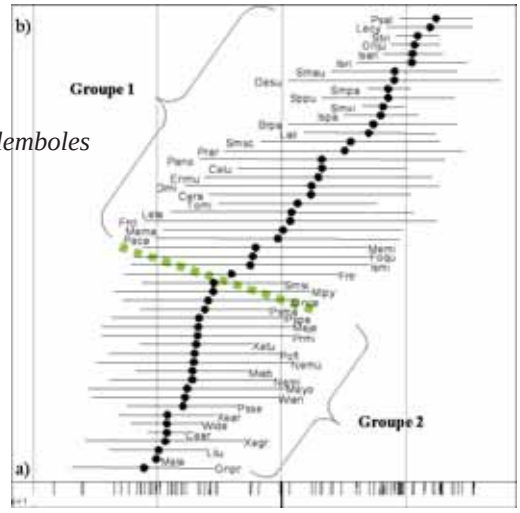
- le cas des carabes

Les scores des variables environnementales sur le 1er axe de la RLQ avec les traits écologiques opposent paysages boisés (F_Gyrate, F_Area, Litter_w et Depth_O) aux paysages fragmentés composés de prairies, de cultures et de bosquets (F_PD, L2 et crop). Les traits écologiques opposent les espèces brachyptères, au corps noir et coloré, à reproduction estivale aux espèces macroptères, de couleur « métallique » et à la reproduction printanière. Les espèces peuvent être représentées sur le premier axe de la RLQ par la moyenne pondérée des scores de leurs sites (Figure 1). Les carabes présentent deux groupes de réponses face à l'intensification de

Carabes



Collemboles



Vers de terre

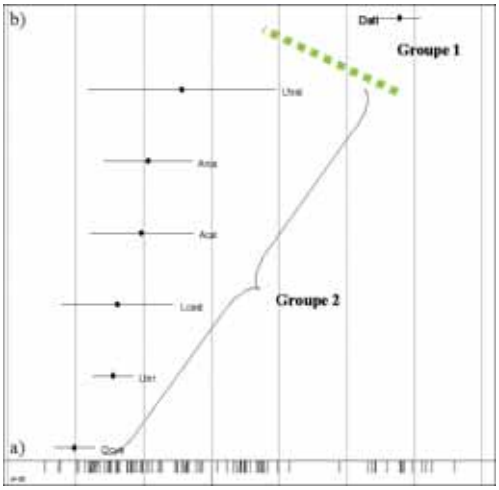


Figure 1 : Premier axe de la RLQ sur les traits écologiques :

a) score des unités d'échantillonnage et

b) position des espèces par leur score moyen des unités d'échantillonnages où elles sont présentes. La ligne horizontale représente la déviation standard de ces scores.

leur environnement. Le groupe 1 se caractérise par des espèces de petites tailles (9,25 mm de long en moyenne) avec de bonne capacités de dispersion (macroptère), un corps noir et métallique, une activité diurne et la reproduction au printemps. Le groupe 2 se caractérise par des espèces de grandes tailles (15,95 mm de long en moyenne) avec de faibles capacités de dispersion (brachyptère), un corps noir et coloré, une activité nocturne et la reproduction en été et en automne.

- *le cas des vers de terre*

Les scores des variables environnementales sur le 1er axe de la RLQ avec les traits écologiques opposent paysages prairials basiques (G_Contig et pH) aux forêts semi-naturelles ou aux forêts de conifères en place depuis plus de 50 ans (forest_o, L6 et L50). La Figure 1 représente le score des espèces sur le premier axe de la RLQ. Cette figure permet de visualiser qu'une espèce de vers de terre (Dendrobaena attemsi) présente une réponse particulière face à l'intensification en comparaison avec toutes les autres espèces de vers de terre. Cette espèce est petite (55 mm de long, 53 mg poids frais en moyenne) et fine (1 mm de diamètre), épigée, à faible développement musculaire, acidiphile strict. Le groupe des autres espèces se distribue de manière continue le long du gradient environnemental ; il se caractérise par des espèces de grandes tailles (92,1 mm de long, 2,32 g en moyenne) avec un développement musculaire moyen à élevé et une contractibilité forte.

- *le cas des collemboles*

Les scores des variables environnementales sur le 1er axe de la RLQ avec les traits écologiques opposent les paysages boisés (P_Land, forest_o et Depth_O) aux paysages prairials basiques (L2 et pH). Les traits écologiques opposent les espèces forestières à faible pouvoir de dispersion aux espèces de milieu agricole à fort pouvoir de dispersion. La représentation des espèces sur le premier axe de la RLQ (Figure 1) permet de séparer les deux groupes de réponses des collemboles face à l'intensification de leur environnement. Le groupe 1 se caractérise par des espèces de petite taille, aux yeux peu développés et sans furca tandis que le groupe 2 se caractérise par des espèces de grandes tailles, avec une furca et des yeux développés.

4. Discussion

L'effet des contraintes externes sur les communautés locales de faune du sol sont spécifiques du groupe étudié.

Les descripteurs pertinents de l'environnement ne sont pas les mêmes en fonction du groupe de faune considéré, à l'exception notable du niveau microhabitat épigé où les mêmes variables sont sélectionnées pour les collemboles et les carabes.

Les modèles développés montrent que le niveau microhabitat épigé est le niveau le plus important pour les trois groupes de faune du sol considérés. Il faut cependant noter que, pour les vers de terre, le niveau microhabitat endogé prend en compte une part équivalente de la variabilité de la communauté. Le niveau microhabitat endogé est le second niveau en ordre d'importance pour les collemboles suivi par le niveau habitat puis le niveau paysage. Tandis que le modèle carabes se caractérise par la prédominance du niveau microhabitat épigé (presque la moitié de la variabilité due à l'environnement) avec cependant une influence des autres niveaux paysage, habitat et microhabitat endogé.

Ces résultats montrent ainsi que les niveaux hiérarchiques de structuration des mosaïques paysagères ont des effets différents en fonction du groupe taxonomique considéré. L'effet des filtres environnementaux sur la structuration des communautés locales de faune du sol est donc propre au groupe étudié.

L'effet filtre des variables environnementales est lié à certains traits

La réponse des espèces n'est pas individuelle (sauf dans le cas du ver D. attemsi). Les espèces peuvent, de ce fait, être regroupées dans des catégories de réponses similaires. On peut supposer que les assemblages d'espèces répondent de manière similaire aux facteurs sous-jacents (changement d'utilisation du sol et qualité de l'habitat) en fonction de leurs traits de vie. Les groupes de réponse se forment donc en fonction des traits de vie des espèces.

Conclusions et perspectives

Existe-t-il une réponse commune entre les 3 groupes de faune du sol ?

Cette analyse montre que les espèces répondent aux patrons du paysage en accord avec leurs traits de vie. La réponse n'est pas spécifique, les espèces pouvant être regroupées dans des catégories de réponses similaires. Ainsi les assemblages d'espèces de carabes répondent-ils au gradient « forêt-culture » en formant des groupes de réponse d'espèces peu mobiles et grandes en forêt par opposition à des espèces petites et mobiles en cultures. Les collemboles présentent le même patron de réponse (espèces forestières peu mobiles vs. espèces de culture mobiles) mais en réponse à un gradient environnemental « forêt-prairie ». En ce qui concerne les vers de terre, les espèces se distribuent le long du gradient environnemental « forêt-prairie » de manière continue à l'exception d'une espèce aux préférences écologiques très spécifiques.

Pour conclure, quelque soit le groupe de faune considéré, le gradient environnemental « milieu fermé-milieu ouvert » est le facteur dominant dans la structuration des communauté à une échelle locale et la sélection des espèces, pour les carabes et les collemboles, se fait par le biais de leur préférence d'habitat et leur capacité à la dispersion. Les vers de terre se distribuent de manière continue le long de ce gradient.

Principales références bibliographiques

Cushman, S., A., and K. McGarigal. 2002. Hierarchical, Multi-scale decomposition of species-environment relationships. Landscape Ecology 17:637–646.

Decaëns T. (2005) Déterminismes et fonctions des communautés d'oligochètes terrestres – Implications dans la mise à disposition de services écosystémiques. In, p. 118. Université de Rouen

Dolédec, S., D. Chessel, C. ter Braak, J, F., and S. Champely. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. Environmental and Ecological Statistics 3:143-166.

Effet de substitutions d'essence et de l'augmentation en CO_2 de l'atmosphère sur les communautés microbiennes intervenant dans le fonctionnement d'un écosystème forestier

Coordinateur :
Francis MARTIN, UMR INRA/Université Henri Poincaré 1136,
Interactions Arbres/Micro-organismes, Centre INRA de Nancy, -54280 Champenoux
Tél. : 03 83.39.40.80 Fax : 03 83 39 40 69
fmartin@nancy.inra.fr

Participants au projet
F. Martin, J. Garbaye, F. Le Tacon, P. Frey-Klett, M. Buée, M. Chalot, A. Brun,
M. Morel, A. Kohler, P. Vion, J-P. Maurice (Groupe Mycologique Vosgien)
UMR INRA/UHP 1136, Interactions Arbres/Micro-organismes, INRA, 54280 Champenoux
J. Ranger, M-P. Turpault, B. Zeller, C. Calvaruso,
Unité de recherche Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, INRA, 54280 Champenoux
J. Berthelin, J. Moukoumi, C. Munier-Lamy, C. Mustin, N. Mallouhi,
T. Béguiristain, A. Kulhankova,
Laboratoire des Interactions Microorganismes - Minéraux – Matiére Organique dans les Sols
(LIMOS), UMR 7137 CNRS/UHP, Faculté des Sciences,
BP 239, 54506 Vandoeuvre-lès-Nancy
C. Hénault, L. Ranjard, R. Chaussod,
UMR INRA/UB Microbiologie des Sols-Géosol, INRA – CMSE,
17 rue Sully BP 86510, 21065 Dijon Cedex
J-M. Guehl, P. Gross,
UMR INRA/UHP 1137, Ecologie et Ecophysiologie Forestières

Mots clés :
Bactéries, champignons, minéralisation, écologie microbienne, forêt, rhizosphère

Abstract

Biological diversity is often exclusively considered at the level of plants and animals, whereas the bulk of global biodiversity is in fact at the microbial level. Although it is clear that the ecology of our planet is driven by microbial ecosystems, we are severely hampered by our limited understanding of the diversity and function of such microbial ecosystems. In the present project, teams in the disciplines of geochemistry, soil microbiology, genomics and ecosystem processes are assembled to study the relationship between environmental change, land use changes, biodiversity, and functioning of forest ecosystems. The network has a strong focus on developing and applying biochemical and genotyping methodologies to address key scientific issues in soil microbial ecology. These include assessing the impact of environmental- and land use changes on microbial diversity and function and exploring the evolutionary and mechanistic links between biological diversity and ecosystem function.

In the present study, we have shown that:

– The native mixed forest showed the highest microbial diversity.
– The monospecific plantations of tree species (e.g., oak, beech, pine, spruce) strikingly alter genetic and functional diversities of soil bacterial and fungal species.
– Bacterial denitrification rates were dramatically modified by the planted species. Only by taking into account the impact of forest management on belowground microbial diversity can one hope to get a full ecosystem-based understanding, and this must be addressed via modelling in order to provide relevant and useful information for conservation and policy making.

Introduction

Les sols constituent l'un des plus grands réservoirs de la diversité microbienne. La qualité et la fertilité des sols, ainsi que la nutrition minérale des plantes, sont sous la dépendance des communautés bactérienne et fongique du sol. Ces communautés microbiennes abondantes régissent plusieurs processus biogéochimiques et biologiques fondamentaux dont l'altération des minéraux, la minéralisation de la matière organique (MO), et les transferts d'éléments organiques et minéraux du sol à la plante. Les changements climatiques anticipés au cours du siècle pourraient se traduire par la nécessité de substituer une essence forestière naturelle par des essences exotiques (changement de régime sylvicole). Ces substitutions d'essences entraîneront vraisemblablement des changements dans la composition microbienne des sols. En effet, l'essence intervient au travers de mécanismes physiques (pédoclimat induit), chimiques ou biochimiques (modifications de la qualité et de la quantité des matières organiques produites) et biologiques (prélèvement de la végétation, diversité et fonctionnalité des populations microbiennes et fongiques). La stabilité et la résilience des écosystèmes forestiers sont donc a priori très dépendantes de la composition spécifique des communautés microbiennes, d'autant plus que ces écosystèmes sont à faible intrant et le plus souvent installés sur des sols acides et désaturés.

Dans ce projet, nous évaluons dans quelle mesure un changement d'essence modifie la diversité et l'activité des micro-organismes associés aux essences forestières et dans quelles mesures ces modifications microbiologiques affectent plusieurs facteurs clefs : la disponibilité en azote minéral, la dégradation de la MO et la disponibilité en éléments minéraux résultant de l'altération des minéraux dans la rhizosphère. Notre programme de recherche est mené sur le site ORE de Breuil-Chenue dans le Morvan (Nièvre) où nous disposions des éléments de base du fonctionnement d'un écosystème forestier naturel soumis à un changement d'essence (Ranger *et al.*, 2004).

L'écosystème de Breuil : Le site est situé en forêt Domaniale de Breuil-Chenue, au Nord-est du Massif Central dans le Morvan (Nièvre) entre Saulieu, Château-Chinon et Autun. La pluviosité annuelle est de 1280 mm (dominante hivernale, et minima relatifs en avril et juillet) ; la température moyenne annuelle est de 9°C (5,4°C de moyenne des minima mensuels, et 12,5°C de moyenne des maxima mensuels) et l'ETP de 640 mm. Le substrat géologique est constitué par le granite leucocrate à gros grains et deux micas de la Pierre-qui-Vire. Les sols sont acides et désaturés de type Alocrisols. La texture est sablo-limoneuse, souvent plus limoneuse en surface, et plus argileuse dans l'arène en profondeur. L'humus de la forêt originelle est dégradé (dysmoder épais) et une cryptopodzolisation apparaît en surface, morphologiquement marquée par un horizon brun chocolat discontinu. L'enracinement est profond. La forêt originelle, un Taillis-sous-Futaie (TSF) à réserves de Hêtre (dominant) (*Fagus sylvatica L*) et de Chêne (*Quercus sessiliflora* Smith) dominant un taillis clairsemé de diverses essences (*Quercus sessiliflora* Smith), *Betula verrucosa* Ehrh., *Corylus avelana* L.) a été coupée à blanc en 1976 et remplacée par des plantations de diverses essences feuillues et résineuses : le Chêne (*Quercus sessiliflora* Smith), le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.), le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco), le Sapin de Nordmann (*Abies nordmanniana* Spach.) ou le Pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arn. *ssp laricio* Poiret *var corsicana*).

Principaux résultats

Les expérimentations conduites confirme que la gestion sylvicole doit prendre en compte l'extrême complexité des interactions microbiennes au sein de l'écosystème forestier afin que les décisions ne se traduisent pas par des évolutions régressives de la diversité des communautés fongiques et bactériennes. Plusieurs ensei-

gnements généraux peuvent être tirés de cette étude :

– La substitution d'essence forestière contrôle très fortement les cycles du carbone et de l'azote, via la richesse et l'activité des communautés bactériennes et fongiques telluriques. Ces modifications se traduisent par des évolutions substantielles du sol ;
– La forêt native (taillis-sous-futaie) présente la biodiversité microbienne la plus forte, mais l'appauvrissement du sol lié aux récoltes passées, la stabilité de l'écosystème, dans un contexte climatique d'altitude moyenne, se traduisent au total par une évolution peu favorable du sol (Ranger *et al.*, 2004). La régénération naturelle de ce type de forêt n'est pas assurée. L'hypothèse d'un effet positif de la perturbation sur les communautés microbiennes du sol lors de la récolte reste posée.
– La lenteur de la dénitrification sous Douglas pourrait engendrer des problèmes environnementaux par la libération de nitrates dans les eaux et des intermédiaires de la dénitrification NO et N2O, polluants atmosphériques, dans l'air.

En ce qui concerne la diversité fongique, nous avons identifié près de 300 espèces différentes, saprotrophes et symbiotiques, sur l'ensemble du dispositif de Breuil. Le taillis-sous-futaie d'origine est de loin l'état le plus favorable à la diversité fongique. Toutes les plantations, feuillues ou résineuses, diminuent cette diversité. Nous avons constaté que certains conifères, comme le sapin de Nordmann ou l'Epicéa, sont particulièrement favorables à la fructification des espèces fongiques. Par contre, la plantation de Douglas et de Pin Laricio, espèces probablement moins adaptées aux conditions pédoclimatiques locales, a un impact très défavorable sur la diversité fongique. Quelques espèces, saprophytes ou ectomycorhiziennes, sont cependant très ubiquistes et ne sont pas affectées par les substitutions d'essences. En particulier, des espèces importantes sur le plan économique, comme certains Cèpes (*Boletus aestivalis* et *Boletus edulis*), collectés à la fois sous feuillus et résineux. Ces espèces ne disparaissent donc pas lorsque la forêt d'origine est enrésinée.

Boletus aestivalis et Boletus edulis

En ce qui concerne la dégradation de la MO – un des processus clé des cycles du carbone et de l'azote – nous notons que les communautés fongiques présentes sous Hêtre, Epicéa, et Chêne semblent très proches, alors que celles détectées sous Douglas et la forêt native sont très différentes. Ces différences de diversité spécifique se traduisent par différentes capacités à dégrader les polymères ligno-cellulosiques. Il existe sous le peuplement de hêtre une microflore plus spécialisée de type pourriture blanche et/ou plus active.

Dans le domaine des interactions entre communautés fongiques et bactériennes, nous mettons clairement en évidence que la symbiose ectomycorhizienne des couples *Scleroderma citrinum*-Chêne et *S. citrinum*-Hêtre structure les communautés bactériennes de la rhizosphère et exerce une sélection en faveur des souches les plus efficaces dans la mobilisation des nutriments ; ces souches pourraient ainsi contribuer à la nutrition des arbres forestiers. En revanche, cette structuration des communautés bactériennes n'est pas observée sous Epicéa. L'hypothèse d'un effet de la source d'azote disponible sur l'acidification de la rhizosphère et par conséquent sur la structuration des communautés bactériennes est discutée.

Au niveau des communautés bactériennes, il apparaît que les activités de nitrification et de dénitrification d'origine bactérienne sont ralenties dans le sol sous Douglas par rapport au taillis sous futaie. La lenteur de la dénitrification sous Douglas pourrait engendrer des problèmes environnementaux par la libération de nitrates dans les eaux et des intermédiaires de la dénitrification NO et N_2O, polluants atmosphériques, dans l'air.

Conclusions et perspectives

Les modes de gestion et d'aménagement sylvicoles perturbent la structure et la diversité des communautés microbiennes des sols et, de ce fait, modifient les équilibres microbiens et le fonctionnement biologique dans des proportions et avec des conséquences imprévisibles. Les données acquises dans ce projet confirment l'impact du traitement sylvicole (substitution d'essences) sur la diversité bactérienne et fongique du sol. Cet impact préfigure les changements futurs résultant des modifications climatiques anticipées au cours du siècle.

Il reste à confirmer le caractère général de la structuration des communautés microbiennes par les essences sylvicoles par des expérimentations conduites sur d'autres sites forestiers où des essences ont été introduites dans des conditions identiques.

Les différences entre le Taillis sous futaie et les peuplements monospécifiques ont également comme origine la structure des peuplements. Plus, ils sont jeunes et vigoureux moins les niches écologiques sont variées :

– Trouées, donc lumière et énergie et modification de la flore herbacée ;
– Peuplement âgé, donc bois mort dont la présence modifie la diversité des saprotrophes ;
– Peuplement natif hétérogène ;
– Humus non remanié.

Ces processus pourraient expliquer une partie des différences observées qui devraient s'estomper quand les peuplements vieilliront. Il est indispensable de suivre en diachronique l'évolution des communautés microbiennes.

Les observations sur la structuration et le contrôle des communautés microbiennes posent des questions importantes :

– Quel est le niveau de redondance fonctionnelle entre les espèces microbiennes impliquées dans l'altération minérale et la dégradation de la MO ?
– Quels sont les mécanismes biochimiques impliqués dans ces processus de dégradation et de minéralisation ?
– Quelle est l'origine de la discrimination des populations par les essences, autrement dit, par quels mécanismes les essences les contrôlent ? S'agit-il d'une médiation chimique via les produits issus de la minéralisation des litières, et/ou d'exsudats radiculaires spécifiques ?
– Quel est le rôle de la perturbation initiale dans les observations actuelles, perturbation physique liée à l'enlèvement des peuplements et au changements physiques induits, perturbation biochimique liée à l'intense minéralisation après la coupe, perturbation physique liée à l'andainage, perturbation biologique liée à la végétation spontanée ?

Le projet « MICROGER - Effet des pratiques de gestion et des modes d'aménagement agricoles et sylvicoles sur les communautés microbiennes intervenant sur la fertilité et la qualité des sols » soutenu par le programme ECOGER (ANR « ECCO »), coordonné par F Martin (UMR IaM Nancy), s'efforcera d'apporter des réponses à certaines de ces questions.

Bibliographie

Ranger, J, Andreux, Bienaimé, S., F, Berthelin, Bonnaud, P., Boudot, J.P., Bréchet, C., Buée, M., Calmet, J.P., Chaussod, R., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gérard, F, Jaffrain, J, Lejon, D., Le Tacon, F., Lévéque, J., Maurice, J.P., Merlet, D., Moukoumi, J., Munier-Lamy, Nourrisson, G., Pollier, B., Ranjard, L., Simonsson, M., Turpault, M.P., Vairelles, D., Zeller, B. (2004) Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier, sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). Rapport final du contrat INRA-GIP Ecofor2001-24, N° INRA 1502A. Document distribution limitée, INRA BEF Nancy- 54280 Champenoux.

Rumberger MD, Münzenberger B, Bens O, Ehrig F, Lentzsch P, Hüttl RF (2004) Changes in diversity and storage function of ectomycorrhiza and soil organoprofile dynamics after introduction of beech into Scots pine forests. Plant and Soil, 264, 111-126

Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setala H, Van Der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. Science 304 : 1629-1633

Valorisation scientifique des travaux

Publications :

BUEE M, MAURICE, JP, MARÇAIS B, DUPOUEY JP, GARBAYE J, LE TACON F (2005) Effet des interventions sylvicoles sur les champignons sylvestres. Forêt-entreprise 164 :26-32.

MOREL M (2005). Etude de quelques fonctions clés de la physiologie des symbioses ectomycorhiziennes. Thèse de l'Université Henri Poincaré, Nancy 1.

MOREL M, BUEE M, CHALOT M, BRUN A (2006). NADP-dependent glutamate dehydrogenase: a dispensable function in ectomycorrhizal fungi. New phytologist 169 : 179-190.

Communications

AUDINOT J-N., MOREL M., BRUN A., LE TACON F., HOFFMANN L., MIGEON H-N., CHALOT M. (2004). Measurement of 15N/14N isotope ratio in tree root at the cellular scale with the NanoSIMS50. SIMS Europe Workshop, Munster.

BEGUIRISTAIN T., KULHANKOVA A., MOUKOUMI J., RANGER J., BERTHELIN J., 2005. Piégage et analyse des communautés de champignons impliqués dans la dégradation de la lignine et la cellulose dans différents écosystèmes forestiers. 2ème Colloque d'Ecologie Microbienne, 9-12 mai 2005 à Obernai (France). (Poster).

CALVARUSO C., TURPAULT M.P., MUSTIN C., AMELLAL N., FREY-KLETT P. (2004) Structuration fonctionnelle des communautés bactériennes dans l'ectomycorhizosphère du chêne, en relation avec les processus d'altération des minéraux des sols. VIèmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Rennes, 10-12 mars 2004 [résumé, poster].

CALVARUSO C., TURPAULT M.-P., FREY-KLETT P. (2004) The effect of plants and soil bacteria on the mineral weathering. Eurosoil 2004 4-12 september, Freiburg Germany [communication orale].

CALVARUSO C., TURPAULT M-P., FREY-KLETT P. (2004) Effect of plants and soil bacteria on the mineral weathering. Rhizosphere12-17 september 2004, Munich, Germany [résumé, communication orale].

FREY-KLETT P., CALVARUSO C., SATRANI B., RAY P., AMELLAL N., LAPEYRIE F., GARBAYE J. & TURPAULT M.-P. (2003). Les bactéries du sol jouent-elles un rôle dans l'altération des minéraux? Vèmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy, 12-14 mars 2003. [résumé, poster].

KULHANKOVA A., BEGUIRISTAIN T., MOUKOUMI J., BERTHELIN J. and RANGER J., 2004. Diversity of saprophytic fungi degrading model organic materials in different forest sites : PCR-TGGE approach. International symposium : Forest soils under global and local changes : from research to practice à Bordeaux du 15-18 septembre 2004 organised by international Union of Soil Sciences (IUSS) (Poster).

MOUKOUMI J., MUNIER-LAMY C., MALLOUHI N., BERTHELIN J., ANDREUX F. and RANGER J., 2004. Effect of forest tree species on distribution and biodegradability of organic matter in soil aggregate fractions. Int. Symp. : Forest soils under global and local changes : from research to practice, 15-18 septembre 2004, Bordeaux (Poster).

RANGER J., NZILA J.D., ZELLER B., LACLAU J.P., BOUILLET J.P., DELEPORTE J., MOUKOUMI J., JUSSY J.H. and MARIEN J.N., 2004. Control of the nitrogen mineralising activity of micro-organisms by vegetation is a key-parameter to be taken into account by managers whatever the ecosystem function considered. International symposium : Forests soils under global and local changes : from research to practice à Bordeaux du 15-18 septembre 2004 organised by international Union of Soil Sciences (IUSS) (Poster).

TURPAULT M.-P., CALVARUSO C., E. LECLERC-CESSAC, NOURRISSON G., RENAUD J.-P. AND NDIRA V. (2004) Effect of forest tree species on rhizospheric soil. Eurosoil 2004 4-12 september, Freiburg Germany [résumé, poster].

TURPAULT M.-P., FREY-KLET P., MUSTIN C., CALVARUSO C. & RAFIE O. (2003) Weathering rates in forest soils : the influence of plant roots and micro-organisms. 16th International Symposium on Environmental Biogeochemistry. Oirase 1-7 september. [résumé étendu, conférence invitée].

Diversité et recrutement dans un écosystème pélagique

Coordination :
Serge A. POULET,
CNRS, UMR 7150 Mer & Santé, Station Biologique BP 74, 29682 Roscoff, France.
Téléphone : 0298292335 - Télécopie : 0298292323 ;
poulet@sbr-roscoff.fr.

Résumé

Les objectifs du programme étaient de cribler des caractéristiques physiques et chimiques des diatomées, responsables des efflorescences dans les eaux côtières de Roscoff (Manche Occidentale, France) et de tester leurs effets sur les facteurs clés de la reproductions des copépodes. Nous avons effectué cette étude selon deux approches complémentaires : un suivi saisonnier en 2003-2004, afin de déterminer in situ les réponses des copépodes aux facteurs phytoplanctoniques, et par des batteries de tests successifs en laboratoire permettant de préciser l'activité, positive ou négative, des régimes uni-spécifiques ou pluri-spécifiques de diatomées offerts aux femelles maintenues en laboratoire pendant la même période.

L'abondance, la diversité des espèces, la taille (10 µm à >500 µm), la composition chimique (chlorophylle *a*, carbone, azote, acides gras, aldéhydes polyinsaturées) du phytoplankton, des assemblages naturels de diatomées ainsi que des principales espèces dominantes de diatomées ont été évaluées. En parallèle, une espèce de copépode (*Calanus helgolandicus*) a servi de modèle pour étudier en détails les réponses de cet herbivore zooplanctonique aux caractéristiques et à la variation des diatomées.

Les résultats ont successivement concernés la mise au point d'une méthode chimique GS-MS ultra-sensible pour détecter les traces d'aldéhydes polyinsaturées cytotoxiques par les diatomées des espèces, les plus communes dans les efflorescences. Ces molécules sont utilisées dans un des mécanismes de défense anti-prédateur. Un criblage effectué sur 70 souches, comprenant 50 espèces différentes, a permis d'évaluer à 30 % maximum la proportion des diatomées cytotoxiques.

Nous n'avons pas trouvé de diatomées ayant un rôle positif simultanément sur les trois facteurs de reproduction étudiés :

– la maturation des ovocytes dans les gonades des femelles,
– le développement embryonnaire et l'éclosion,
– la morphogenèse et la viabilité des larves. Selon les espèces étudiées, les effets négatifs (blocage de la maturation des ovocytes au stade OS3 et diverses dégradations cellulaires consécutives ; réduction ou arrêt de la ponte ; blocage de l'éclosion, malformation et mortalité précoce des larves) étaient observés sur un, deux ou trois facteurs simultanément. En général, les diatomées productrices d'aldéhydes polyinsaturées sont responsables des inhibitions de l'éclosion et de la mortalité précoce des larves ; tandis que les espèces non productrices agissent sur les dégradations cellulaires des ovocytes.

Nous avons étendu notre modèle d'étude à un écosystème de type upwelling, situé sur la côte du Pacifique Sud (Dichato, Chili), particulièrement riche en diatomées (x10-20 la biomasse des eaux côtières de Roscoff) en suivant un copépode (*Calanus chilensis*) appartenant à une niche écologique identique. Nous avons obtenus des résultats homogènes, en accord avec ceux de Roscoff. Ils indiquent que la grande diversité des espèces de diatomées, en parallèle avec à leur biomasse relative très importante sont accompagnées, après ingestion par les femelles de copépodes, d'effets secondaires catastrophiques sur la reproduction de ces crustacés.

Contrairement au concept du modèle classique de la chaîne trophique marine, considérant un transfert linéaire d'énergie entre le phytoplancton et le zooplancton (copépodes), nos travaux apportent les preuves contraires, sur des bases chimiques, biologiques et physiologiques obtenues chez les deux espèces de copépodes testées. Le modèle classique ne semble pas s'appliquer aux deux zones côtières étudiées. Le recrute-

ment de ces deux copépodes ne peut être assuré et maintenu à long terme que par l'utilisation d'un autre compartiment algal (micro-organismes autotrophes, hétérotrophes, flagellés, etc.…) non étudié dans ce programme. Ou par des mécanismes de détoxification, inconnus chez les copépodes.

Abstract

The main objective of the programme was to screen the physical, chemical characteristics of the bloom-forming diatoms in the Roscoff coastal wates (English Channel, France) and to evaluate their effects on the reproductive factors of copepods. A seasonal survey during the years 2003-2004 has been achieved in parallel to bioassays aimed to observe positive or negative effects of diatom diets following their ingestion by female copepods.

Biomass, species diversity, size (10 Ìm to >500 Ìm), chemical composition (chlorophyll *a*, carbon, nitrogen, fatty acids, polyunsaturated aldehydes) of phytoplankton and of natural assemblages or single diatom species occurring during the blooms were monitored. One copepod species (*Calanus helgolandicus*) was used as a model to test the effects of diatom diversity and changes on the reproductive responses.

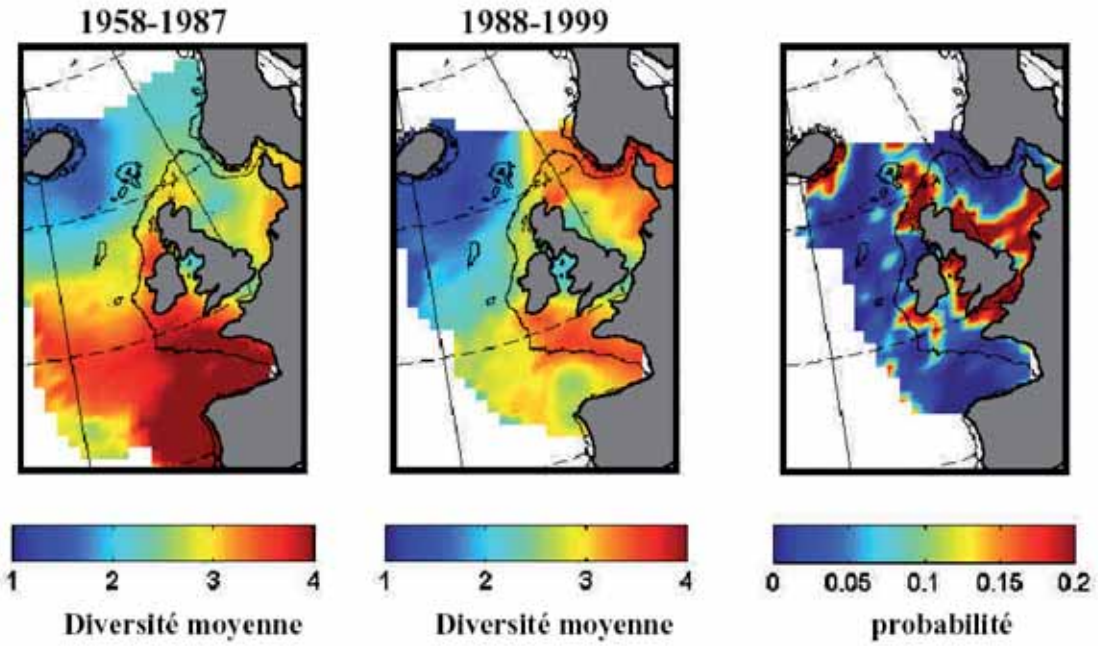
Results allowed successively setting up a new, sensitive detection GS-MS method to measure traces of diatom-derived polyunsaturated aldehydes. These compounds are used by some diatoms as an anti-predatory defence mechanism. Among 70 diatom strains, including 50 different species, only 30 % were producing cytotoxic aldehydes.

We never found diatoms having a positive effect on copepod reproduction, simultaneously on the three reproductive factors:

– oocyte maturation in female gonads,
– embryonic development and hatching,
– morphogenesis and viability of larva. What ever the diatom species was, one or three of these factors were always affected. In general, the aldehyde diatom producers were deleterious and inhibited embryo development and hatching rates, while non-producers were inducing mainly cell degradations in oocytes and decrease of egg production rates.

We have extended our investigation to another ecosystem, located in the South Pacific Ocean (Dichato, Chile), where upwellings induce high diatom production and biomass (x10-20 times Roscoff patterns), and to another copepod (*Calanus chilensis*) occupying a similar ecological niche as *C. helgolandicus*. Results were consistent, reinforcing those obtained at Roscoff. They showed that whatever the diatom diversity coupled with a significant biomass, occurring in each coastal zone, the copepod reproductive responses were always catastrophic.

The classic marine food chain model stipulates that a linear relationship exists in the transfer of energy from phytoplankton to copepods. When phytoplankton was dominated by diatoms, our results showed that this model was not applying to the Roscoff coastal waters, neither to the Chilean upwelling coastal zone, nor to the two copepods species under studies. The long term recruitment process of these species must be governed by different algal components (micro-organisms, autotrophes, heterotrophes, flagellates, etc..) not investigated during the programme. Alternatively, detoxification mechanisms, unknown among copepods, could be involved in the copepod maintenance in the oceans.



Cartographie de la biodiversité moyenne des copépodes calanoïdes pour les périodes 1958-1987 (avant le changement de régime de la mer du Nord) et 1988-1999 (après le changement de régime).

Session 3
Réponses spatiales aux changements globaux

86	Effets de la pêche et du réchauffement climatique sur le peuplement de poissons du golfe de Gascogne et conséquences pour les pêcheries.	*Fabian BLANCHARD*
91	Impact du climat sur quelques espèces méditerranéennes : du passé au futur.	*Rachid CHEDDADI*
97	Dynamique de la végétation dans les forêts de montagne : impact des changements climatiques.	*Jean-Luc DUPOUEY*
99	Analyse multi-échelle de l'mpact du changement global sur la diversité des communautés aphidiennes.	*Maurice HULLE*
104	Impact des changements climatiques globaux du Quaternaire chez plusieurs espèces de mammifères forestiers européens et un de leurs parasites.	*Johan MICHAUX*
111	Effets des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques d'Europe occidentale ; rôle des communautés planctoniques.	*Sami SOUISSI*

Effets de la pêche et du réchauffement climatique sur le peuplement de poissons du golfe de Gascogne et conséquences pour les pêcheries

Coordinateur :
Fabian BLANCHARD,
Ifremer, Laboratoire des Ressources Halieutiques de Guyane,
BP 477, 97331 Cayenne, Guyane Française,
Tel : 05 94 30 37 84, Standard : 05 94 30 22 00, Fax : 05 94 30 80 31,
fabian.blanchard@ifremer.fr

Participants :
Stéphane BONNEAUD[1], Jean BOUCHER[2], Pierre CHEVAILLIER[1], Olivier GUYADER[3], Pascal LORANCE[2], Fabien STEINMETZ[4], Olivier THEBAUD[3/4].
[1]ENIB, Centre Européen de Réalité Virtuelle ;
[2]Ifremer, Département Sciences et Technologies Halieutiques ;
[3]Ifremer, Département d'Economie Maritime ;
[4]UBO, Centre de Droit et d'Economie de le Mer.

Mots clés :
Changement global, approche écosystémique, dynamique des pêcheries, valeur économique, modélisation individus-centrés.

Abstract

After 1987, the temperature of the whole water column increased on the continental shelf of the Bay of Biscay by about 1°C. Temporal data sets from scientific trawls surveys were used to identify the changes in the structure of the groundfish community of the Bay of Biscay during the three last decades in relation to climate change and fishing effects. During the nineties, abundance of the small subtropical fish species increased, while the abundance of the largest individuals especially for boreal species decreased. Actually, small individual and species are less sensitive to fishing impact because of the gear selectivity and because the life traits of these species make them more resilient to fishing mortality. Moreover, small species are more able to benefit quickly from an environmental change. The individual-based modelling seemed to support the hypothesis that these changes are related to both fishing and climate effects.

Total landings of the French fishing fleets operating in the region reflect these changes in the ecosystem. The total value of these landings showed great variations over the period considered. Changes in the total value are not easily related to changes in the fish community because no relationships exist between the bio-geographical origin of fishes and their market value, and prices changes have been strongly influenced by the evolution of markets for seafood in Europe, and the development of substitute products (aquaculture, imports).

Principaux résultats

Rappel des objectifs

Les peuplements de poissons des plateaux continentaux font l'objet d'une exploitation commerciale intense. Par ailleurs, le rôle des variations hydro-climatiques dans la régulation de l'abondance des populations de poissons est classiquement admis. Dans le Golfe de Gascogne, un réchauffement des eaux de surface au cours des trois dernières décennies est observé. Ainsi, la structure et la dynamique du peuplement de poissons du plateau continental du Golfe de Gascogne sont susceptibles de répondre à la fois aux effets d'une activité humaine (la pêche) et du changement climatique (réchauffement), avec des conséquences pour les pêcheries qui les exploitent.

Ainsi, le projet se proposait :

– d'identifier les changements au sein du peuplement de poissons du Golfe de Gascogne au cours des trois dernières décennies et les processus écologiques en jeu ;
– d'identifier les changements des caractéristiques des débarquements (en poids et en valeur économique) de la pêche professionnelle et les processus économiques en jeu ;

La méthode choisie repose sur l'analyses statistiques de séries temporelles et sur la modélisation individus-centrée des processus en jeu.

Résultats

Changements dans la structure du peuplement de poissons du Golfe de Gascogne

Le réchauffement touche toute la colonne d'eau sur le plateau du golfe de Gascogne (Blanchard et Vandermeirsch, 2005) : entre 1970 et 2000, un réchauffement de 1.5°C est observé dans la masse d'eau comprise entre 0 et 50 mètres de fond et de 0.8°C dans la masse d'eau comprise entre 50 et 200 mètres de fond. Ce réchauffement est particulièrement sensible après 1987/1988. Tous les habitats des poissons du plateau du golfe de Gascogne subissent donc un réchauffement.

Le Golfe de Gascogne est une zone de mélange de la faune tempérée avec des groupes d'affinité boréale et subtropicale. Sur une centaine d'espèces présente chaque année dans les campagnes de chalutage scientifiques, le groupe des espèces subtropicales est le plus important avec 62 espèces, le groupe tempéré est représenté par 27 espèces, et le groupe boréal est représenté par 24 espèces.

Conformément aux hypothèses d'un effet du réchauffement, l'abondance totale des espèces subtropicales augmente significativement de façon exponentielle après 1992 soit environ quatre ans après le début du réchauffement (Figure 1a). Il n'y a pas d'effet significatif sur l'abondance totale des espèces tempérées. En revanche, un effet négatif était attendu sur l'abondance des espèces boréales, ce qui n'est pas observé (pas de tendance significative).

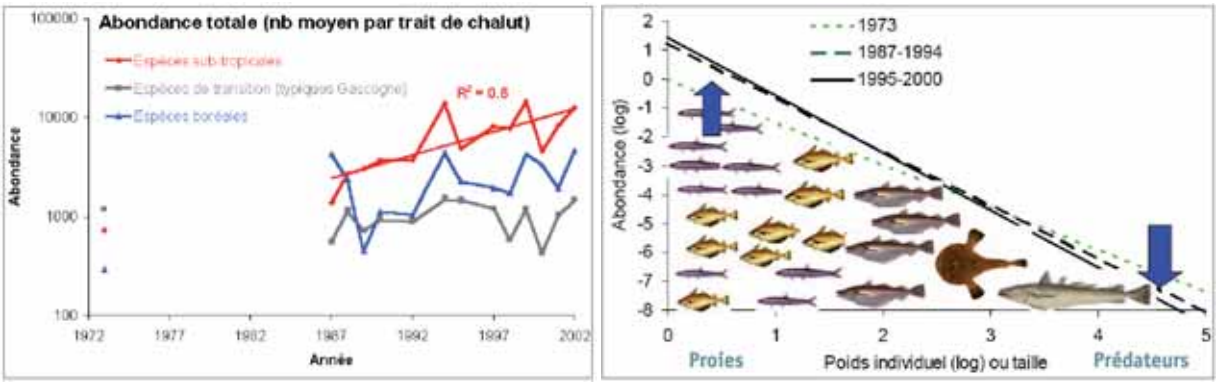


Figure 1. Variations temporelles a) de l'abondance totale des espèces subtropicales, boréales et de transition ou tempérées (échelle logarithmique, nombre d'individus par trait de chalut) et b) du spectre multispécifique de poids individuel : relation linéaire entre l'abondance et le poids individuel (par classe) et impacts directs et indirects de la pêche figurés par des flèches bleues.

Entre 1973 et 2000, la valeur de la pente du spectre multispécifique de taille individuelle[1] augmente de façon significative, conformément à l'hypothèse d'un impact de la pêche (Figure 1b). L'exploitation par la pêche s'exercerait en théorie préférentiellement sur les gros individus (retenus par les engins de pêche) et les grandes espèces (car de valeur commerciale plus forte). Ainsi, l'abondance diminuerait dans la partie droite du spectre. A l'inverse, les petits individus et espèces de petites tailles qui sont les proies des plus gros bénéficieraient d'un relâchement de la prédation et trouveraient les conditions nécessaires pour proliférer. En conséquence, la pente de la droite du spectre augmente.

Ainsi, d'une part les espèces subtropicales sont maintenant dominantes dans le peuplement, d'autre part, la proportion des grandes espèces a diminué au profit des petites espèces. Les espèces boréales dont l'abondance diminue sont des espèces de plus grande taille. Elles sont donc dans des conditions environnementales défavorables et subissent l'impact de la pêche (Poulard et Blanchard, 2005). Le milieu peut ainsi être colonisé par d'autres espèces : les espèces subtropicales dont l'abondance augmente ont en effet des caractéristiques de taille plus faibles que les espèces boréales, donc une meilleure aptitude à coloniser un milieu. De plus, par leur stratégie vitale, ce sont des espèces moins sensibles à l'impact de l'exploitation.

Les changements observés seraient donc liés à l'interaction positive des facteurs climatiques et de pêche.

Changements dans la structure des débarquements du Golfe de Gascogne

Les espèces débarquées par la pêche française dans la zone d'étude sont distribuées géographiquement autour de points compris entre 39° et 46° de latitude Nord. L'analyse de la tendance de long terme de l'indicateur moyen calculé à partir de cette information montre une baisse significative de la latitude de l'aire de répartition moyenne des espèces débarquées, de l'ordre de 0,17 degré par an (Figure 2a). La proportion d'es-

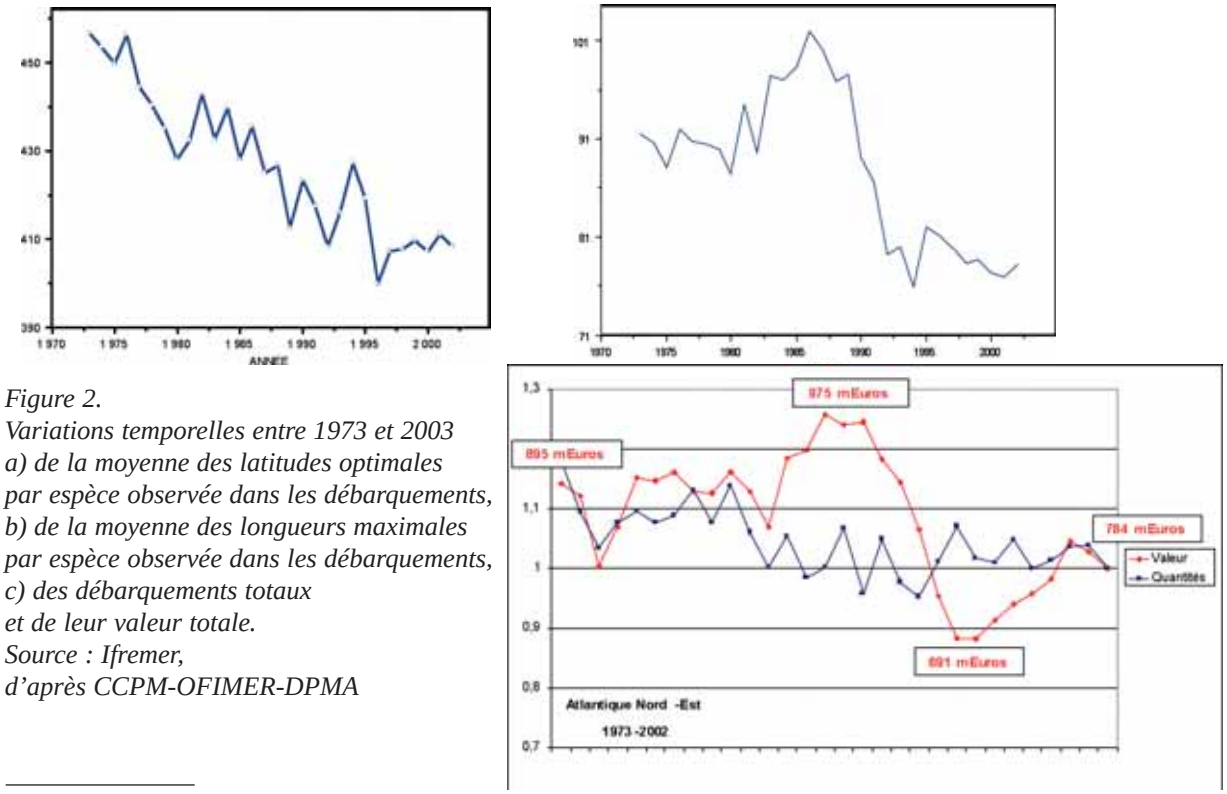


Figure 2.
Variations temporelles entre 1973 et 2003
a) de la moyenne des latitudes optimales par espèce observée dans les débarquements,
b) de la moyenne des longueurs maximales par espèce observée dans les débarquements,
c) des débarquements totaux et de leur valeur totale.
Source : Ifremer, d'après CCPM-OFIMER-DPMA

1 A chaque trait réalisé lors des campagnes à la mer, les espèces sont triées, les individus dénombrés et pesés par espèce. Le poids total par espèce divisé par le nombre d'individu donne une indication du poids moyen individuel pour toutes les espèces. Le nombre total d'individus, toutes espèces confondues diminue avec le poids individuel. Cette relation est linéarisée par transformation logarithmique des abondances et des poids. La pente de la droite de régression est appelée pente du spectre de poids individuel.

pèces d'eaux chaudes dans les débarquements a donc eu tendance à s'accroître sur la période. La longueur maximale moyenne des débarquements varie entre 75,8 et 102 centimètres en moyenne sur la période (Figure 2b). Elle augmente fortement jusqu'en 1986, pour chuter fortement ensuite.

La valeur des débarquements (Figure 2c) a connu de fortes variations au cours de la période. Après une tendance à l'accroissement jusqu'à la fin des années 1980, la valeur débarquée a connu un effondrement marqué au début des années 1990, puis une nouvelle augmentation dans les années récentes pour atteindre en fin de série des niveaux qui restent cependant plus faibles (de l'ordre de 12 %) qu'en début de période.

Comme observé dans le peuplement, les espèces d'origine subtropicales et celles de petite taille prennent de l'importance dans les débarquements de la pêche professionnelle. Les relations entre ces modifications de la composition des débarquements et l'économie des pêcheries sont complexes. D'une part, l'analyse des prix des espèces ne permet pas de mettre en évidence de relations entre origine biogéographique ou taille d'une espèce et sa valeur marchande. D'autre part, si la tendance à la réduction des quantités débarquées par la pêche de certaines espèces clés s'est généralement traduite par un accroissement de leurs prix, ces derniers ont également été largement affectés par l'évolution du marché européen des produits de la mer au cours de la période étudiée (Steinmetz *et al.*, 2006).

Modélisation individus-centrée du système peuplement/pêcheries

Deux modèles génériques ont été développés avec des interfaces permettant de visualiser des indicateurs qui peuvent être spatialisés sur une carte : un modèle de peuplement de poisson et un modèle de pêcherie. Le modèle de peuplements de poissons, comporte dix espèces aux caractéristiques démographiques et biogéographiques variées. Chaque espèce a une fonction de croissance, de reproduction, et exploite un habitat. Les espèces sont en interaction de prédation. Le succès de la reproduction dépend de la température avec un optimum dépendant de l'origine biogéographique. Des effets du réchauffement et de la pêche sur le peuplement peuvent donc être simulés. Le modèle de pêcherie comporte des flottilles côtières, hauturières et mixtes. Les navires sont caractérisés par une fonction de capture (liste d'espèces) ; leur rendement de pêche dépend de l'âge et de la biomasse disponible dans le milieu, ainsi que d'une fonction de vieillissement et de ré-investissement périodique. Aux opérations de pêche sont associées des coûts et un prix de vente est associé à chaque espèce. Les effets d'incitations à la sortie des navires de la flotte peuvent êtres simulés.

Les évolutions observées en sortie de modèle sont le résultat de processus et d'interactions simulés à un niveau individuel. Elles confirment que les hypothèses formulées au niveau individuel permettent d'expliquer les dynamiques observées à l'échelle des systèmes. En l'absence de couplage entre les deux modèles (ce travail est en cours), il est difficile d'analyser les effets combinés des effets du climat et de l'exploitation sur les peuplements, le forçage croisé des simulations étant délicat. Cette étape peut maintenant être abordée dans la mesure où le système simulé fournit des réponses qui, qualitativement, sont conformes aux observations faites dans les séries historiques.

Recommandations

Nous montrons ici que les changements climatiques ont des effets visibles sur les peuplements, à l'échelle à laquelle se pratique la gestion de ces ressources mais aussi à l'échelle des écosystèmes. Ces résultats conduisent à trois recommandations. Dans le cas de stocks de pêche en état de surexploitation, des plans de reconstitution des stocks sont mis en place reposant sur des limitations de captures, ou des fermetures de zones à la pêche jusqu'à ce que le stock atteigne un niveau d'abondance et de biomasse jugé suffisant pour assurer sa pérennité. Ces niveaux sont calculés à partir de modèles ne tenant pas explicitement compte des facteurs climatiques. Si les conditions environnementales ont été modifiées, en relation avec le changement climatique, les niveaux de biomasse et d'abondance recherchés peuvent ne jamais être atteints ou au contraire être atteints plus vite que prévu. Ainsi, le facteur climat devrait être pris en compte dans la gestion, en particulier lorsque des objectifs de niveau de reconstitution de stock à atteindre sont fixés. De plus, le changement climatique peut amoindrir l'intérêt de la préservation de certaines zones. La gestion et l'évaluation des zones fermées devraient donc intégrer les connaissances relatives au climat. Enfin, l'évaluation des impacts du changement climatique et son intégration dans la gestion nécessite un effort préalable de collecte de données comparables dans le temps et l'espace. Les programmes de suivi à moyen et long terme par la mise en place d'observatoires et par l'instrumentation de l'environnement et des pêcheries doivent être encouragés.

Conclusions et perspectives

Nous montrons l'existence de conséquences du changement climatique sur les peuplements de poissons, en interaction avec les effets de la pêche, à l'échelle à laquelle se pratiquent la gestion de ces ressources et à l'échelle des écosystèmes : diminution de l'abondance des grandes espèces boréales démersales traditionnellement exploitées, augmentation de l'abondance des petites espèces subtropicales dont la stratégie vitale permet une meilleure résistance à l'exploitation. Selon les cas, ces changements peuvent être défavorables ou favorables au développement des populations.

Ces changements ont des conséquences économiques pour les pêcheries, bien que les évolutions constatées dans l'écosystème ne suffisent pas à expliquer l'évolution de la valeur des débarquements. D'une part, il ne semble pas exister de relation systématique entre les caractéristiques biogéographiques des espèces et leur valeur marchande. D'autre part, les défaillances de la régulation de l'accès aux pêcheries ont conduit à une surcapacité de pêche, entraînant la surexploitation de nombreux stocks de poissons et des réductions des quantités débarquées pour de nombreuses espèces. Ces réductions ne se sont cependant pas systématiquement traduites par une augmentation des prix, en raison du développement de substituts sur le marché (aquaculture, importations).

L'objectif principal à atteindre dans une prochaine étape, est d'arriver, d'une part à généraliser ces conclusions pour d'autres types d'écosystèmes et de pêcheries, et d'autre part de mieux quantifier à l'échelle régionale, l'amplitude des changements observés, et le poids relatif des différents facteurs d'évolution en jeu. Le projet Chaloupe initié début 2006 dans le cadre de l'appel d'offre Biodiversité 2005 de l'ANR et géré par l'IFB a été mis en place dans cette optique.

Références bibliographiques

Blanchard, F., Vandermeirsch, F., 2005. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish Capros aper in the Bay of Biscay (1973-2002). Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Biologies, 328: 505-509.

Poulard, J.C., Blanchard, F., 2005. Impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. ICES Journal of Marine Science 62, 1436-1443.

Steinmetz, F., Thébaud, O., Guyader, O., Blanchard, F., 2006. A preliminary analysis of long-term changes in the value of landings by French fishing fleets operating in the North-East Atlantic. En préparation.

Impact du climat sur quelques espèces méditerranéennes : du passé au futur

Coordination :
Rachid CHEDDADI,
Institut des Sciences de l'Evolution (UMR CNRS 5554),
Université Montpellier II, Montpellier
cheddadi@isem.univ-montp2.fr

Participants :
Louis François[2], Avner Bar-Hen[3], Kangyou Huang[1], Maxime Demarteau[2], Ali Roujjati[4], Abdenasser Baali[5], Brahim Damnati[6], Maurice Taieb[7] & Jeanne- Marine Laurent[2]

[1]Institut des Sciences de l'Evolution (UMR CNRS 5554) Université Montpellier II
[2]Laboratoire de Physique Atmosphérique et Planétaire (LPAP) Université de Liège
[3]Institut National agronomique Paris- Grignon OMIP,
[4]Faculté des Sciences, Dépt. de Géologie, Laboratoire Géosciences Marines et Sciences du Sol, Maroc
[5]Laboratoire de Valorisation des Bassins Sédimentaires et Géoenvironnement,
Faculté des Sciences Dhar El Mahraz, Maroc
[6]Département des Sciences de la Terre, (FST-Tanger),
Observatoire des Ressources et Risques Naturels (ORRNA), Maroc.
[7]CEREGE - UMR 6635 CNRS

Mots clés :
Quaternaire récent, pollen, paléovégétation, Maroc, modélisation.

Abstract

The Mediterranean is an area considered as a « hotspot » of biodiversity (Myers *et al.*, 2000). The natural and human disturbances expected for the next century are likely to modify substantially and durably the whole of its ecosystems and their diversity.

Simulated vegetation distributions show that the thermo and meso-mediterranean ecosystems will be substantially affected during the next century (Cheddadi *et al.*, 2001). The adaptation of the species composing these ecosystems could prove to be difficult because the rate of the climate change. However, new habitats may be available and would allow the preservation of these species.

Within the framework of this project, we have attempted to evaluate the impact of palaeoenvironnemental changes on some Mediterranean selected species among which the cedar of the Atlas. The approach integrates both the study of fossil pollen records and vegetation model simulations.

The palynological data show that Cedrus atlantica was present in the Middle Atlas before the Holocene period. The presence of glacial refugia in this area is strongly supported by these new data. The identification of this refugial area for the cedar is an important result. These data show also that cedar has some capacities to respond to climate changes, however, an increase of more than 3 °C of the modern winter temperatures will be very constraining.

Besides these palaeoenvironnemental reconstructions, we carried out a simulation of the modern distribution of the cedar and a second simulation using a future climatic scenario. The simulations were carried out using the CARAIB model (Otto *et al.*, 2002). The simulated distribution of the cedar show drastic changes with a significant reduction of its distribution area in North Africa during the next century.

Introduction

La Méditerranée est une région considérée comme un « hotspot » de biodiversité (Myers *et al.*, 2000) et ceci grâce à une grande variété de substrats géologiques, de topographies et de climats. Les perturbations naturelles et humaines mais également les changements attendus pour le siècle à venir risquent de modifier substantiellement et durablement l'ensemble de ses écosystèmes et leur diversité.

Si la dégradation des forêts méditerranéennes est attribuée aux pratiques d'utilisation de la terre ainsi qu'à des conditions plus chaudes et plus sèches durant le dernier siècle, les changements climatiques futurs auront probablement un impact irréversible. Un effet rétroactif à ces changements peut également être attendu. En effet, si la couverture végétale de ces régions est réduite, la diminution des précipitations sera accompagnée d'une puissante dynamique érosive des versants et, dans le meilleur des cas, d'une dégradation de la qualité du sol.

Des simulations climatiques (Cheddadi *et al.*, 2001) montrent que les habitats thermo et meso-méditerranéens vont être affectés substantiellement pendant le siècle à venir. L'adaptation des espèces arborées composant ces écosystèmes pourrait s'avérer difficile car la vitesse de changement climatique pourrait ne pas leur permettre de migrer progressivement vers des aires plus favorables. Hormis le processus de propagation, de nouveaux habitats peuvent être disponibles et permettraient la préservation de ces espèces par leur transplantation par exemple.

Les écosystèmes forestiers méditerranéens sont composés d'arbres à feuilles sclérophylles et décidus ainsi que de conifères dont des espèces endémiques et emblématiques telles que le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica*). Les aires de répartition de ces espèces a varié sensiblement durant les derniers 20 millénaires en relation avec les changements climatiques globaux.

Dans le cadre de ce projet, nous nous sommes fixé comme objectif d'évaluer l'impact des changements paléoenvironnementaux sur quelques espèces arborées méditerranéennes, dont le cèdre de l'Atlas, à partir de séquences sédimentaires et de simuler leurs distributions à l'aide d'un modèle de végétation.

Données paléoenvironnementales existantes

Les études palynologiques menées au sud de la Méditerranée sont beaucoup moins nombreuses qu'en Europe et souvent très partielles ou fragmentaires (Ballouche, 1986). Ceci est dû au faible nombre de sites favorables (zones humides telles que des lacs ou des tourbières) permettant la préservation de la matière organique durant plusieurs millénaires. Au Maroc, les séquences sédimentaires les plus complètes et les mieux datées sont celles prélevées dans les lacs de Tigalmamine (Lamb *et al.*, 1995; Cheddadi *et al.*, 1998) et de Sidi Ali (Lamb *et al.*, 1999), tous les deux situés dans le Moyen Atlas.

Les données palynologiques de ces deux séquences indiquent que durant l'Holocène, les cédraies étaient plus étendues dans le moyen Atlas qu'actuellement. Le cèdre est réapparu dans ces régions autour de 7000 ans BP (figure 1) et son aire géographique s'est progressivement étendue jusqu'à il y a 2000 ans (Cheddadi *et al.*, 1998). Le sondage prélevé dans le lac Tigalmamine a permis la reconstitution à la fois de l'évolution de la végétation ainsi que des changements climatiques durant les 10 derniers millénaires (Cheddadi *et al.*, 1998). Les reconstitutions climatiques dans la région de Tigalmamine montrent que la température du mois le plus froid a oscillé avec une amplitude de 3 à 5°C et que les précipitations annuelles ont fluctué de 200 à 400 mm/an durant cette période. Cette étude suggère que l'expansion du cèdre de l'Atlas après 7000 ans BP a été possible grâce à la baisse des températures hivernales en dessous d'un seuil d'environ 5°C (figure 1) ainsi qu'à une augmentation des précipitations. Le début de l'Holocène (entre 10000 et 7000 ans BP) a enregistré des températures d'environ 2°C au dessus de ce seuil ce qui semble avoir empêché l'expansion du Cèdre. Ces fluctuations climatiques sont comparables à cel-

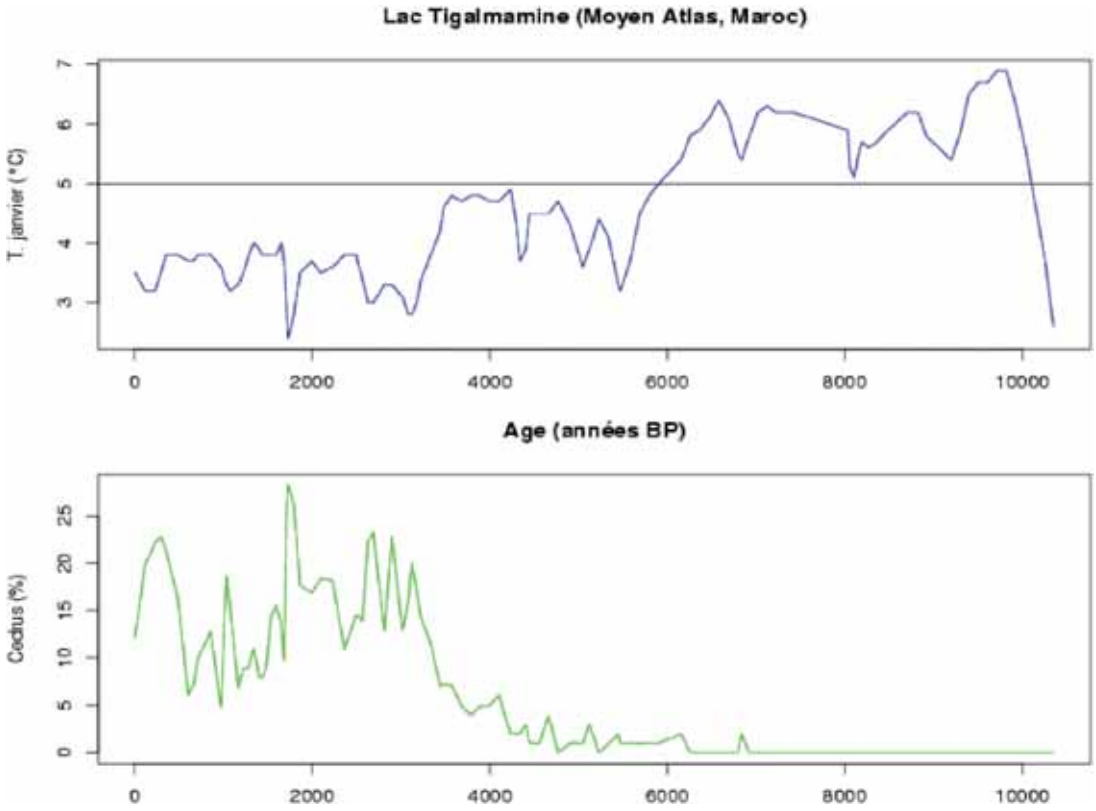


Figure 1. reconstitution des températures de janvier (courbe bleue) dans le site de Tigalmamine, Moyen Atlas (Maroc) et pourcentages polliniques du cèdre (courbe verte).

les projetées pour le siècle à venir avec la différence principale que le changement prévu se produira dans une période approximativement 10 fois plus courte. Une augmentation de 3 à 5°C des températures hivernales, qui sont actuellement autour de 3° à 4°C, pourrait remettre en cause son maintien dans cette région.

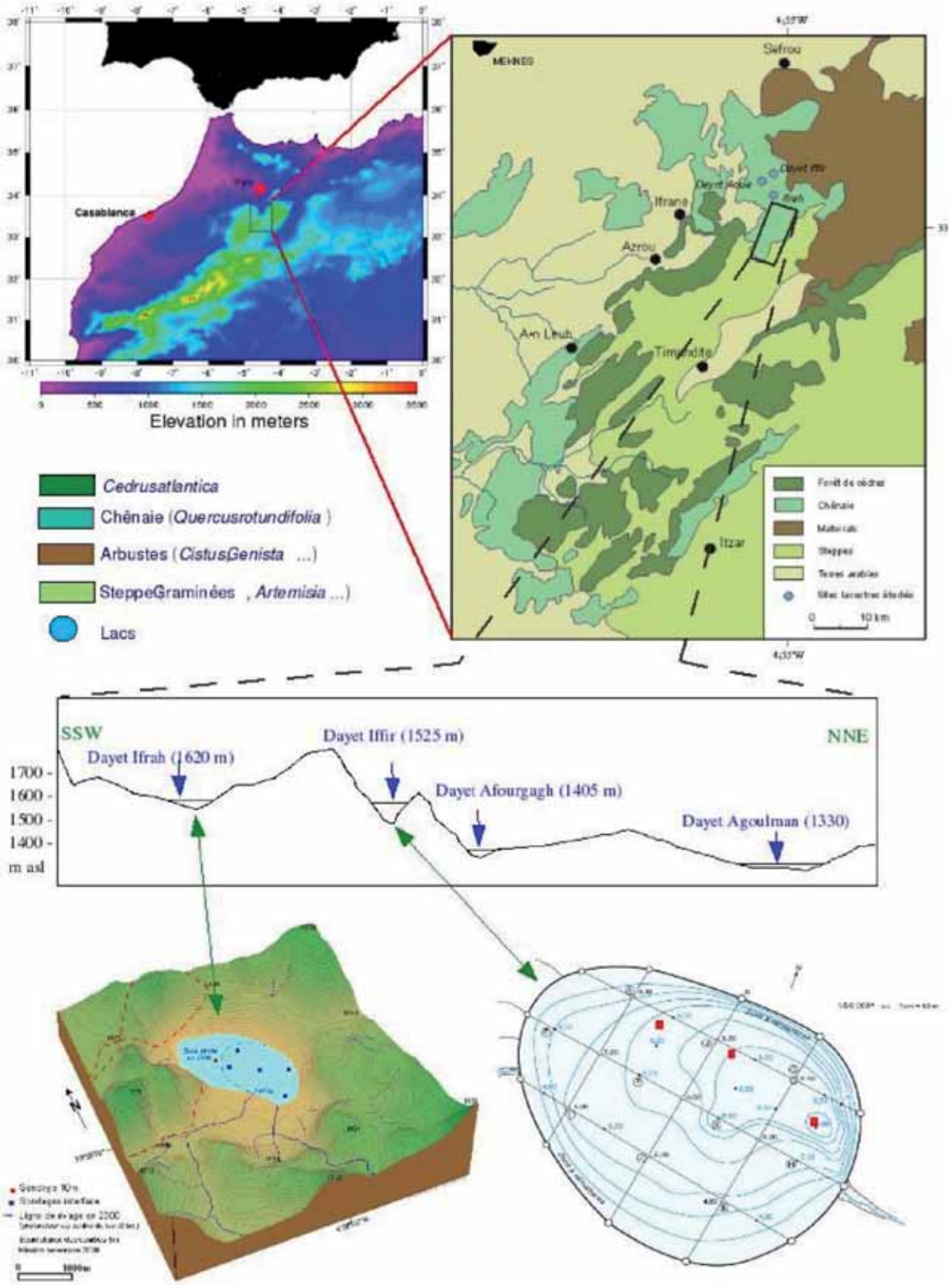
Résultats et discussion

Afin de mieux cerner les changements des aires de distribution du cèdre ainsi que la présence d'éventuels refuges glaciaires et mieux évaluer sa réaction aux changements climatiques, nous avons étudié deux nouveaux sites situés à une centaine de kilomètres du lac de Tigalmamine. Ces sites sont les lacs (ou dayets) d'Ifrah et d'Iffir (figure 2).

Les trois séquences prélevées dans le lac Iffir se sont révélées peu intéressantes car la période de temps couverte n'atteint pas la dernière période glaciaire. Les données palynologiques ne montrent pas de changements significatifs en termes de taxons arborés (Quercus, Olea, Cedrus et Pinus) (figure 3). La base des sondages issus du lac Iffir n'est certainement pas plus ancienne que 6000 ans environ. Les datations en cours permettront d'avoir une idée plus précise de la chronologie des dépôts. Dans tous les cas, il est difficile d'exploiter les données de ces sondages pour répondre aux questions posées dans ce projet.

Le second lac étudié, pour lequel nous disposons maintenant de datations ^{14}C est le lac Ifrah situé au sud du lac Iffir (figure 2). La séquence prélevée sur le bord du lac Ifrah est plus intéressante car les ages ^{14}C obtenus (figure 3) indiquent qu'elle couvre une période supérieure à 20000 ans en continu.

L'étude palynologique de la séquence confirme que ce lac a enregistré la dernière période glaciaire avec une végétation steppique à plus de 90 % des plantes composant le paysage autour du lac. Cette steppe est remplacée au fur et à mesure par une végétation arborée vers le sommet de la carotte. Il semble cependant que les derniers six millénaires environ soient manquants dans ce sondage. Les données palynologiques indiquent également que *Cedrus atlantica* était présent dans le NE du Moyen Atlas avant la période Holocène. Ses forts pourcentages en continue entre les dates 19430 +/- 100 et 16330 +/- 80 B.P. suggèrent la présence de populations importantes de cèdre dans cette région. Ainsi, la présence de refuges glaciaires dans le Moyen



Localisation des sondages prélevés dans les lacs Ifrah et Iffir

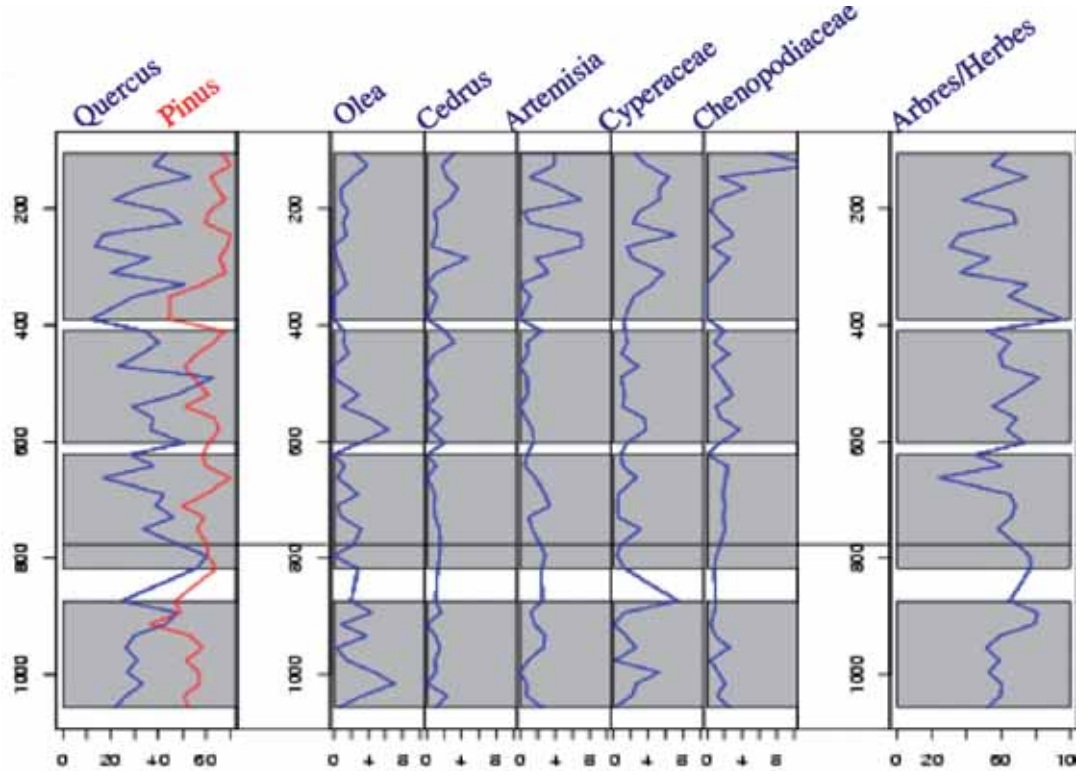
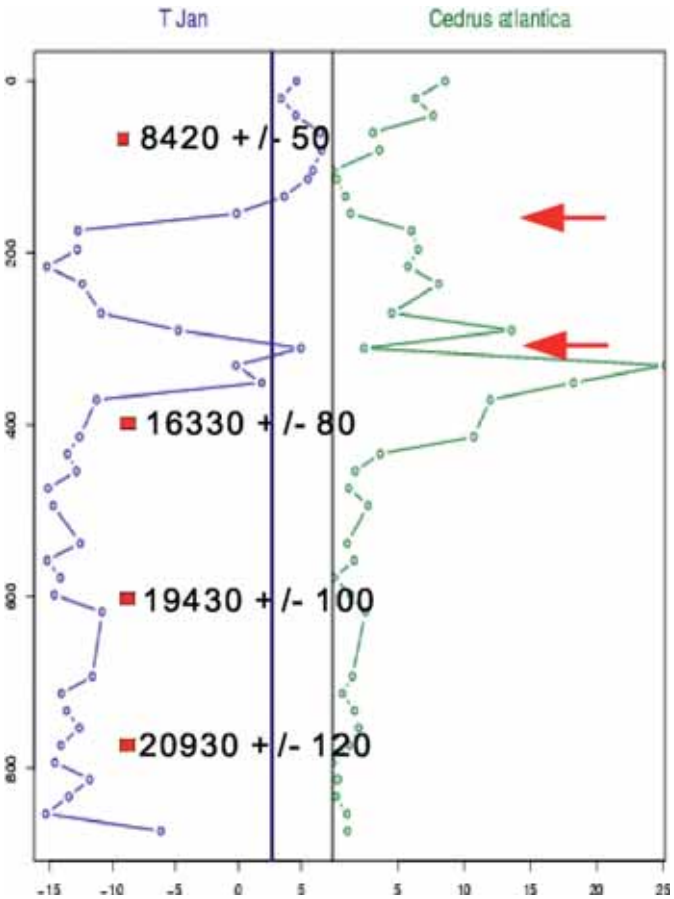


Figure 3. Diagramme pollinique synthétique issu du lac Iffir-A



Atlas est fortement soutenue par ces nouvelles données. La localisation d'une ou plusieurs aires refuges dépendra du nombre de sites qui seront étudiés et datés par le ^{14}C. L'identification de refuges glaciaires pour le cèdre de l'Atlas est un résultat important.

Nous avons également effectué une reconstitution climatique à partir des données palynologiques issues de la carotte prélevée dans le lac Ifrah. Ces données suggèrent que la cédraie a réagi de façon extrêmement rapide à un refroidissement abrupt d'environ 15°C mais plutôt de façon tardive à un réchauffement de la même amplitude. L'identification de réaction de la forêt de cèdre à des événements climatiques abrupts et de grande amplitude dans les enregistrements palynologiques est un autre résultat important.

Figure 4 : Lac Ifrah, Moyen Atlas.
Courbe bleue : reconstitution des températures de janvier ;
Courbe verte : expression de la cédraie en pourcentage par rapport aux autres espèces identifiées dans les analyses palynologiques.

Simulation de la végétation

Parallèlement aux reconstitutions paléoenvironnementales, nous avons réalisé une simulation de la distribution actuelle du cèdre ainsi qu'une seconde simulation avec un scénario climatique futur. Les simulations ont été effectuées à l'aide du modèle CARAIB (Otto *et al.*, 2002). Pour le scénario futur nous nous sommes basé sur des sorties du modèle climatique ARPEGE correspondant au scénario A2 (SRES) de l'IPCC. La moyenne climatologique des années 2071- 2100 (valeurs mensuelles) a été introduite en forçage dans le modèle CARAIB. Le niveau moyen de CO_2 atmosphérique pour la période 2071-2100 est de 750 ppmv selon le scénario A2. La distribution du cèdre simulée par CARAIB dans ces conditions de CO_2 atmosphérique et de climat est illustrée à la figure 5A et comparée à une simulation actuelle (figure 5B). Ces simulations montrent des changements drastiques dans la distribution du cèdre, avec une réduction très sensible de son aire en Afrique du Nord . Il faut signaler que le modèle CARAIB n'est pas encore entièrement validé.

Simulations CARAIB

A) 2071-2100

B) Présent

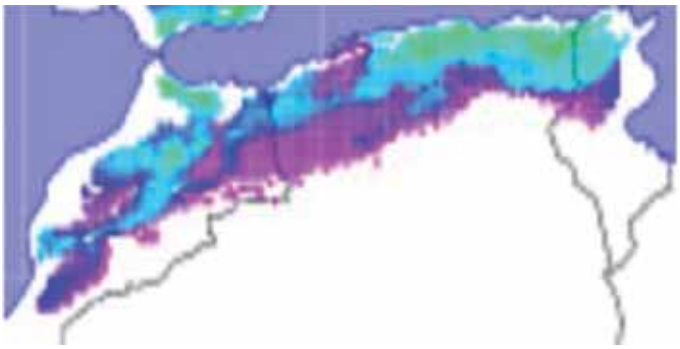


Figure 5. Simulations par le modèle CARAIB de l'aire de distribution du cèdre de l'Atlas : (A) scénario futur A2; (B) actuel.

Conclusion et perspectives

Dans le cadre de ce projet nous avons observé dans les nouvelles données paléoenvironnementales que le cèdre de l'Atlas a des capacités de réponse à des changements climatiques de grandes amplitudes. Cependant, ces données montrent qu'une augmentation de température de 2 à 3°C aurait un impact fort sur la distribution actuelle du cèdre de l'Atlas. Si la simulation de son aire actuelle montre qu'il peut potentiellement occuper une aire plus importante que celle que nous observons, la simulation future montre une régression impressionnante de son aire de distribution. Cette forte régression sera probablement liée à l'augmentation des températures hivernales.

Malgré les quelques nouveaux sites étudiés au Maroc, le référentiel de données permettant des reconstitutions climatiques spatio- temporelles est encore très insuffisant. La couverture spatiale nécessite un effort de collecte de nouvelles données pour atteindre des reconstitutions climatiques plus fiables et une meilleure contrainte de la relation plante- climat. L'étude d'autres sites dans les montagnes du Rif (au nord du moyen Atlas, dans la région de Ketama) ainsi qu'à la « jonction » du Moyen et du Haut Atlas (lac Tislit) prés d'Iseli, ou les simulations futures indiquent une très forte régression, est envisagée.

Dynamique de la végétation dans les forêts de montagne : impact des changements climatiques

Coordination :
Jean-Luc DUPOUEY,
UMR Ecologie et Ecophysiologie forestières, INRA 54280 Champenoux
Tél. 03 83 39 40 49 - Fax 03 83 39 40 22
dupouey@nancy.inra.fr

Participants au projet :
Jacques DRAPIER, Eric BRUNO & Catherine CLUZEAU,
Inventaire forestier national

Jean-Marc MOISSELIN, Météo-France DClim/DEV

Frédéric HUARD, AgroClim

Michel DELMAS, Conservatoire du patrimoine naturel de la Savoie

La végétation a un double intérêt dans l'étude de l'impact des changements globaux sur les écosystèmes : c'est d'une part une composante importante de la biodiversité, mais c'est aussi un bio-indicateur efficace de ces changements. Nous proposons d'étudier l'impact des changements climatiques sur la dynamique de la végétation dans les forêts de montagne françaises. Les montagnes, en raison du fort gradient thermique altitudinal, sont un lieu privilégié pour détecter les premiers effets du réchauffement en cours. Les forêts présentent l'avantage d'avoir été moins soumises que les milieux ouverts à de fortes variations de la pression humaine au cours des dernières décennies.

Rappel succinct des objectifs

– Analyser d'un point de vue historique (synchronique) les déplacements en cours de la végétation herbacée forestière (phanérogames et cryptogames vasculaires) par rééchantillonnage de très larges ensembles de relevés dans les forêts de montagne ;
– Établir des modèles bioclimatiques de répartition de la végétation actuelle qui permettront d'analyser les observations précédentes et de prédire l'impact potentiel des changements climatiques sur les aires de distribution des espèces.

Premiers résultats et discussion

Les analyses précédentes indiquent :

– une faible dérive de la végétation forestière vers une altitude plus élevée, peu significative. Cette dérive, qui correspondrait à la réponse attendue de la végétation sous l'effet d'un réchauffement climatique, atteint cependant à peine un seuil de significativité statistique acceptable. Elle nous semble donc pour l'instant trop incertaine pour mériter plus de discussion ;
– par contre, on observe une évolution beaucoup plus inattendue, la progression nette au cours des 50 dernières années des espèces nitrophiles et d'affinité atlantique, au détriment des espèces de milieux à faible nutrition azotée et d'affinité continentale.

L'interprétation la plus directe de ce résultat est que les dépôts azotés sur les forêts dans cette vallée des Alpes ont augmenté depuis 50 ans et/ou que le caractère atlantique du climat s'est accru. Au stade où nous en sommes, nous ne pouvons séparer ces deux causes, à partir de l'analyse de la végétation seule.

En effet, nous nous sommes aperçus qu'il existe un lien fort, dans la flore des montagnes françaises, entre degré de nitrophilie et degré d'atlanticité (voir figure ci-dessous). A posteriori, ce lien est bien sûr logique. Il s'explique, entre autres, par le fait que la disponibilité en azote augmente sous climat atlantique.

Valorisation des travaux

Participation à des colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Guehl J.M., Badeau V., Dupouey J.L., 2004, Impacts du changement climatique sur les forêts, Journées INRA-MICCES 04, Avignon, 21-22/1/04, 5 p., http://www.avignon.inra.fr/stcavignon/centre/unites/agroclimatologie/journees_MICCES/guehl_micces_iss_2004_avignon.doc

Dupouey J.L., 2004 , Modifications observées des aires de répartition des espèces végétales sous l'effet des changements climatiques - Quelques problèmes et résultats, Atelier CNRS « Comment étudier les interactions entre dynamique du climat et dynamique des systèmes écologiques », St Rémy les Chevreuse, 29-30 novembre.

Chuine I., Dupouey J.L., Seguin B., 2005, Phénologie, croissance et aires de répartition : comment les arbres forestiers et fruitiers vont-ils réagir au changement climatique ? Colloque de la Société Nationale d'Horticulture de France, « Conséquences prévisibles et constatées du changement climatique sur les végétaux », 11 mai, Paris.

Badeau V., Dupouey J.L., Cluzeau C., Drapier J., 2005, Changement climatique et aires potentielles de répartition des essences forestières, Journées Scientifiques et Techniques de l'INRA, « Eau et Forêt », 14-16 juin 2005.

Rapports de fin d'étude

Bodin Jeanne, DEA 2004, Dynamique de la végétation des forêts de Maurienne : impact du changement climatique, , 27 p.

Actions de transfert, de communication.

31/8/04 – Marie Verdier, « Les forêts à la veille d'une grande mutation », La Croix, 3 p.

2/9/04 – Odile Meuvret, « Climat: la forêt française menacée de bouleversement », Dépêche AFP.

3/9/04 – Sylvestre Huet, « L'avenir de la forêt se lit dans les cieux », Libération, p. 11, , Impact des changements climatiques.

9/9/04 – Frédéric Lewino, « Et la forêt migre… », Le Point, p. 62.

10/04 – Rachel Fléaux-Mulot, Le champagne va-t-il disparaître ? Sciences et Avenir, 692, 11-16

22/9/04 – Florence Mavic, FR2, 20h, Impact des changements climatiques.

22/9/04 – TF1, 20h, Impact des changements climatiques.

29/9/04 – France 3, invité du 12/14 Lorraine Champagne/Ardenne (4'), Impact des changements climatiques.

2/12/04 – Bruno Rougier - L'Invité Sciences : J.L. Dupouey, 19h19 & 23h49 - Impact des changements climatiques.

2/05 – Jean-Paul Burias, « Climat et gibier - Lendemains chauds… », La Revue Nationale de la Chasse, n°689, 32-33.

Corinne Smith, « Crise climatique : comment la nature va-t-elle évoluer ? », L'Ecologiste, 16, sept. oct. nov 2005, 22-24.

1/10/05 - Anne-Marie Blanchet, « L'impact des changements climatiques et la sécheresse 2003 : les conséquences dramatiques sur les arbres », TF1, JT 13h, 1'50.

Lorius C., Dupouey J.L., Torrès L., Changements climatiques et déforestation : le cercle vicieux, conférence invitée au 19e Festival du film nature et environnement, 13-17 avril 2005, Grenoble.

Dupouey J.L., Bréda N., Badeau V., 2005, « Changements climatiques, des impacts encore peu visibles », Isère Nature, 261, numéro spécial Forêts, 14-15.

Analyse multi-échelle de l'impact du changement global sur la diversité des communautés aphidiennes

Coordination :
Maurice HULLE,
UMR BiO3P, INRA, BP 35327, 35653 Le Rheu cedex

Participants :
Charles-Antoine DEDRYVER, Morgane EOUZAN, Caroline Le CALLENNEC,
UMR BiO3P ;
Frédéric HUARD, AGROCLIM, INRA ;

Michel DEQUE, CNRM ; Richard HARRINGTON, Rothamsted Research, Royaume Uni.

Mots clés :
Dynamique des populations, traits d'histoire de vie, adaptation, richesse spécifique, pucerons

Abstract

The primary objective of this project is to investigate the effects of global change on the biodiversity of aphid communities in Western Europe. Biodiversity has been examined at 3 levels: total number of species, phenology and reproductive strategy. Data were provided by EXAMINE, the European suction traps network which has been now operating for 35 years.

392 different species have been identified. At each location, total number of species has been regularly increasing, one additional species being caught every 1 or 2 years depending on location. This is due to introduced species but also to warming which favours rare species. No general trend of increasing density has been detected, but phenological earliness of almost all species (annual date of first appearance in suction traps) is strongly correlated with temperature and especially with mean daily temperature (during more or less long periods of time lying principally in February and March) or number of days below 0°C. Strong relationships between aphid phenology and environmental variables have been found and there is strong discrimination between species with different life cycle strategies, and between species feeding on herbs and trees, suggesting the possible value of trait-based groupings in predicting responses to environmental changes.

These preliminary results suggest that

- biodiversity has increased during the last decades;
- there is a pool of species among which some of them reach a detectable density only during years where temperatures are high enough;
- a set of newly introduced species succeed in settling being favoured by warming and
- phenology of aphids is expected to advance and their abundance to increase with temperature, and the possible role of natural enemies to regulate abundant species is discussed.

Contexte

Les insectes forment la composante la plus importante de la biodiversité en termes de richesse spécifique, avec près de 100.000 espèces décrites en Europe. Du fait de cette diversité et aussi de l'importante biomasse qu'ils représentent, ce sont des acteurs majeurs du fonctionnement des écosystèmes agricoles et forestiers, ainsi que de nombreux écosystèmes naturels. Les insectes sont aussi des indicateurs très sensibles des variations des composantes du climat, en particulier de la température, car leur physiologie dépend totalement de la température extérieure (poïkilothermie), et la rapidité de leurs cycles de vie ainsi que leur important potentiel reproductif en font des intégrateurs et des amplificateurs des effets des variations environnementales, même lorsque ces dernières sont très faibles.

Le projet qui suit est basé sur l'étude des pucerons comme indicateurs des effets passés et à venir des changements globaux en Europe et plus particulièrement en France et en Grande Bretagne. Ce groupe d'insectes présente en effet de nombreux avantages pour ce type de recherche :

C'est un groupe limité, dont les critères de détermination sont bien établis et relativement simples. Leur forts taux de multiplication (une génération tous les 8 jours ce qui permet des réponses extrêmement rapides aux modifications climatiques) et de dispersion (réactions faciles aux changements d'occupation du sol) leur confèrent des caractéristiques biologiques qui en font d'excellents marqueurs des changements environnementaux.

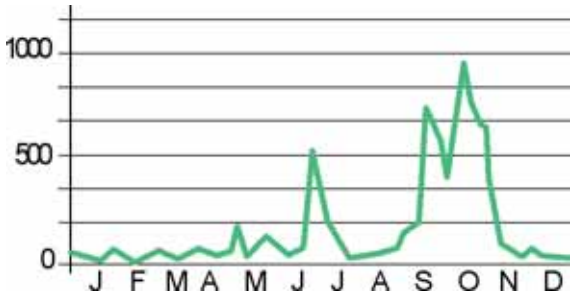
Enfin on dispose, dans le cas des formes ailées de pucerons, de la plus importante série chronologique de données de captures standardisées et ininterrompues d'insectes existant actuellement dans le monde et couvrant les 38 dernières années. Ces séries chronologiques disponibles à l'échelle nationale et européenne (http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/examine/) constituent un incomparable matériel d'appréciation de l'effet des changements environnementaux intervenus au cours des trois dernières décennies.

Dans ce projet, il s'est agit plus particulièrement de rechercher :

- une modification de la biodiversité globale des populations de pucerons en terme de richesse spécifique,
- une modification des rythmes activités des espèces en terme d'abondance et de phénologie,
- une modification de la diversité génétique et phénotypique au sein de quelques espèces, et principalement une évolution du mode de reproduction chez certaines espèces.

Méthodologie

L'analyse des données a porté sur l'exploration des résultats des captures de l'ensemble des espèces de pucerons sur 4 sites de piégeage français (Rennes, Colmar, Arras et Montpellier), 3 sites anglais (Starcross, Preston, Rothamsted) et 1 site Ecossais (Dundee). Ces sites ont été sélectionnés parmi les 73 sites du réseau Européen EXAMINE parce qu'ils illustrent des situations bio-géographiques contrastées et qu'ils fonctionnent depuis un grand nombre d'année (28 ans pour les pièges français et 38 pour les sites britanniques).



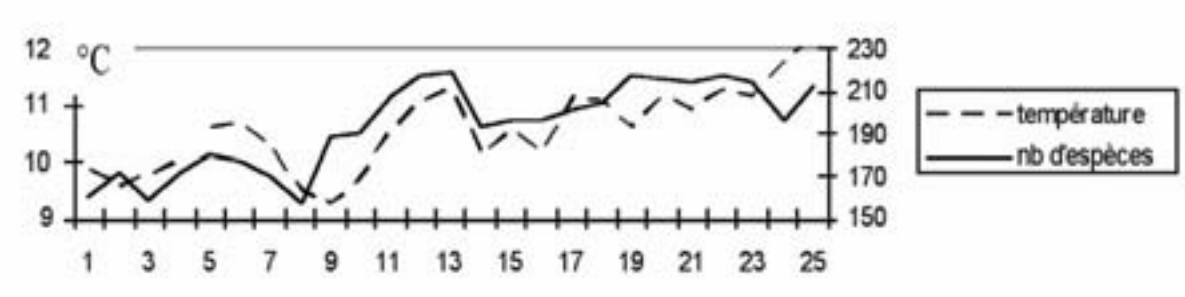
Ci-contre un exemple de données obtenues à partir d'un piège : courbe de capture pour une espèce, un piège et une année donnée, qui permet de définir la date de début de vol et l'abondance totale.
Toutes ces courbes ont été analysées pour 8 des pièges EXAMINE, soit un total de 50 000 courbes.

Les données météorologiques proviennent de Météo France, du réseau britannique et du projet ATEAM (http://www.pik-potsdam.de/ateam/) dont la base de données a été associée à celle d' EXAMINE.

Principaux résultats

Richesse spécifique

Le nombre moyen d'espèces capturées chaque année sur les 8 sites a augmenté. Il était en moyenne de 169 par an entre 1978 et 1982, il est actuellement de 211 (graphique ci-dessous). Le nombre total d'espèces recensées dans les pièges est passé quand à lui de 270 à 392. Cette augmentation a été plus importante au début de la période étudiée qu'actuellement. Le ralentissement observé est régulier.



Le nombre total d'espèce est corrélé avec la température moyenne annuelle. Cette relation est vraie pour chacun des 8 pièges, à divers degrés cependant selon les situations géographiques. Cette augmentation (qui a été en moyenne de 8 espèces supplémentaires par °C) tend en effet à être plus importante dans les sites les plus océaniques comme le SW de l'Angleterre.

Cette augmentation de richesse spécifique, n'a pas été accompagnée d'une augmentation du nombre total de pucerons capturés. Elle correspond donc bien a une augmentation de biodiversité.

Il est proposé le scénario suivant pour expliquer l'augmentation générale de biodiversité des communautés aphidiennes observée en Europe depuis près de 30 ans :

- L'augmentation de biodiversité et due essentiellement à l'augmentation du nombre des espèces rares ;
- Le stock d'espèces rares est composé d'espèces déjà présentes sur nos territoires mais restant à un état cryptique tant que la température est insuffisante et d'espèces régulièrement introduites ;
- L'augmentation de biodiversité percevable au moyen des pièges est donc due en partie à une augmentation d'activité d'espèces cryptiques et en partie à des introductions d'espèces nouvelles dont la sédentarisation a elle-même été favorisée par l'augmentation des températures.

Ce scénario sous-entend que l'action favorable de la température ne produit pas le même effet sur les espèces abondantes que sur les espèces rares, car sinon nous aurions du aussi observer une augmentation générale des effectifs pour toutes les espèces, ce qui n'a pas été le cas.

L'une des hypothèses avancées pour expliquer cette différence d'effet implique l'action des ennemis naturels des pucerons, eux-mêmes favorisés par l'augmentation de température et limitant plus efficacement les populations d'espèces abondantes que celle des espèces rares, plus difficiles à exploiter.

Rythmes d'activité : la phénologie

Nous nous sommes intéressés essentiellement à la date de début des migrations de printemps. Cet évènement est considéré, au même titre que l'abondance, comme un indicateur de l'intensité du rythme d'activité des insectes car il est corrélé avec le début et la durée de leur période d'activité.

On observe un gradient Nord-Sud des dates de migration avec plus de 2,5 mois entre Dundee en Ecosse, et Montpellier au sud. Une variabilité aussi importante est observée au niveau de chacun des sites entre les espèces précoces et tardives.

		Dundee	Rothamsted	Rennes	Montpellier
Date moyenne de début de migration au cours des 30 dernières années	Ensemble des espèces	19 juin	25 mai	6 mai	28 mars
	Espèce la plus précoce	21 mai	8 mai	5 mars	18 jan.
	Espèce la plus tardive	28 juil	17 juin	22 juin	1er juil

Gain en précocité (en jours/an) depuis 30 ans	Moyenne	0,5	0,5	1	1
	Minimum	1	1	3,8	2,1
	Maximum	0,1	0,1	0,3	0,2

Pour 95 % des 384 combinaisons espèce x piège observées, les captures ont été de plus en plus précoces au cours des dernières décennies. Ce gain de précocité a été d'environ 1 jour/an en moyenne. Il varie entre 0 et près de 4jours/an selon les espèces et les sites. L'effet observé sur la phénologie des espèces semble plus important en France, avec une valeur moyenne de 1 jour/an qu' au Royaume-Uni (0,5 jour/an).

Ce sont essentiellement les températures moyennes de février et de mars ainsi que le nombre de jour de gel durant l'hiver qui expliquent aux mieux ces gains de précocités. Les conditions climatiques de cette période critique conditionnent effectivement la survie hivernale des espèces soit par des effets d'accumulation thermique (température moyenne) soit par des effets létaux (gel).

Les gains de précocité semblent dépendre de certaines caractéristiques biologiques des pucerons comme le mode de reproduction et le nombre de plantes hôtes utilisées (tableau ci-dessous) :

		Date de migration moyenne	Gain de précocité (jr/an)
Espèces asexuées		3 mai (+/- 14jrs)	0,90 (0,27jr/an)
Espèces sexuées		29 mai (+/- 12jrs)	0,75 (0,24jr/an)
Espèce vivant sur 1 seule plante	Herbacée	13 mai (+/- 18jrs)	1,07 (0,32jr/an)
	Arbustive	2 juin (+/- 20jrs)	0,78 (0,31jr/an)
Sur 2 types de plantes		6 mai (+/- 18jrs)	0,77 (0,21jr/an)

Ces résultats sont préliminaires et doivent être analysés comme tels. Les espèces sexuées qui sont plus tardives (29 mai contre 3 mai) seraient aussi moins sensibles aux changements climatiques (gains de précocité plus faibles), de même les espèces alternant entre deux types d'hôtes qui elles sont plus précoces (6 mai contre 13 mai ou 2 juin) seraient aussi moins sensibles. L'interprétation de ces résultats relève d'hypothèses qui doivent être vérifiées expérimentalement.

Des modèles plus généraux s'appuyant sur les données disponibles à l'échelle européenne sur le climat et l'occupation du sol, ont permis de confirmer nos premières analyses. La réponse phénologique des espèces aux changements climatiques (date de début de migration) peut être modélisée et une typologie des réponses établie en fonction de leurs caractéristiques biologiques. Ces résultats ouvrent des perspectives de recherche intéressantes sur les effets de l'environnement sur la distribution géographique des traits d'histoire de vie.

Conclusion et perspectives

Cette étude de l'effet des changements globaux intervenus au cours des trois dernières décennies sur la communauté des espèces aphidiennes est la première réalisée à une aussi vaste échelle.

Parmi les résultats principaux, il a été montré :

– une augmentation de biodiversité à l'échelle européenne imputable à l'augmentation de température et impliquant le rôle des ennemis naturels,
– une précocité de plus en plus importante des périodes d'activités des espèces et
– une typologie des réponses des espèces aux changements globaux selon deux caractéristiques biologiques majeurs que sont les modes de reproduction et d'utilisation des plantes hôtes.

Nous avons initié aussi l'analyse des réponses au changement au niveau intra-spécifique, génétique et phénotypique, avec l'étude de la proportion des mâles dans les captures comme marqueur du mode de reproduction.

Cette étude a soulevé aussi un grand nombre d'interrogations. Les principales concernent :

– les mécanismes qui expliqueraient une réponse différentielle à l'augmentation de température selon l'abondance des espèces,
– l'identification des facteurs environnementaux expliquant au mieux les changements observés sur les populations de pucerons et
– la structuration des modes de reproduction des différentes espèces à l'échelle européenne. Ces interrogations sont autant de perspectives de recherche dont certaines sont d'ores et déjà engagées ou font l'objet de propositions de projets.

Références bibliographiques

Bale JS., Masters GJ., Hodkinson ID., Awmack C., Bezemer TM., Brown VK., Butterfield J., Buse A., Coulson JC., Farrar J., Good JEG., Harrington R., Hartley S., Jones TH., Lindroth RL., Press MC., Symrnioudis I, Watt AD & Whittaker JB (2002) Herbivory in global climate change : direct effects of rising temperature on insect herbivores. Global Change biology, 8 (1), 1-16

Cocu N., Harrington R., Rounsevell M., Worner S.P., Hullé M., 2005: Geographical location, climate and land use influences on the phenology and numbers of the aphid, Myzus persicae, in Europe. Journal of Biogeography 32, 615-632.

Harrington R., Bale JS. & Tatchell GM. (1995) Aphids in a changing climate. Insects in a changing environment (ed. by R. Harrington and N.E. Stork), pp.125-155. Academic Press, London.

Hullé M., Renoust M., Turpeau E. (1998). New aphid species detected by permanent aerial sampling programmes in France. In : Aphids in natural and managed ecosystems. Nieto- Nafría J.M. & Dixon A.F.G. Eds, Universidad de León, Spain, 365-369.

Aphididés : Pucerons (Aphis)

Impact des changements climatiques globaux du Quaternaire chez plusieurs espèces de mammifères forestiers européens et un de leurs parasites

Coordination :
Dr Johan MICHAUX,
Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP),
UMR 1062, Campus International de Baillarguet, CS 30016, 34988,
Montferrier / Lez (Montpellier) Cedex
Tél : 04 99 62 33 42 - Fax : 04 99 62 33 45
michaux@ensam.inra.fr

&

Unité de Recherches en Zoogéographie,
Institut de Botanique (Bat. 22). Université de Liège (Sart Tilman), 4000 Liège.
Belgique.Johan.Michaux@ulg.ac.be

Participants au projet :
Rachid CHEDDADI, Emmanuel PARADIS
Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2 ;

Joelle GOUY DE BELLOCQ, Serge MORAND,
Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP), UMR 1062,

R. LIBOIS, Caroline NIEBERDING ;
Unité de recherches en Zoogéographie, Université de Liège, Belgique.

Graça RAMALHINHO,
Centro de Biologia Ambiental, Museu e Laboratório Zoológico e Antropológico,
Universidade de Lisboa, Lisbonne (Portugal)

Sabrina RENAUD,
Paleoenvironnements et Paleobiosphere, UMR 5125 CNRS UCB Lyon 1

Mots clés :
Changement climatique, phylogéographie, mammifères, refuges, diversité génétique.

Abstract

Since several years, the impact of humans on the world biodiversity highly increased. The global climate change is probably one of the major causes leading to the disappearance of species. In a close future, this phenomenon will probably greatly perturb the distribution of the European species. What will be the impact of these changes on the species genetic variability as well as on their long term survival?

The knowledge of the impact of past climate changes on the biodiversity would greatly help answering to these questions. In this context, we developed different phylogeographic studies on four European rodent species (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Clethrionomys glareolus* and *Eliomys quercinus*) as well as on a specific parasite of *A. sylvaticus*, the nematode *Heligmosomoides polygyrus*.

The main results of our studies evidenced that the Quaternary climatic changes highly structured the genetic variability of the four rodent species and in many different ways. Our results confirm that even closely related species, living in the same habitats can have strongly different phylogeographic histories. This suggests that the phylogeographic exception may be a general feature of European mammal species. Therefore, the search of the influence of common historical factors to explain the phylogeographic structure of the European mammal species turns out to be very complex. Moreover, the phylogeographic study of the nematode evidenced that a specific parasite can be used as a biological magnifying glass as it highlights previously undetected historical events of its host.

Finally, we evidenced in a morphometrical study on *A. sylvaticus*, that rodents could adapt quite quickly their morphology to changes of their environments, particularly linked to the climate

Principaux résultats

Rappel du contexte et des objectifs du projet:

Depuis plusieurs décennies, l'impact de l'espèce humaine sur la biodiversité mondiale a considérablement augmenté. Les changements climatiques en sont une des causes majeures. Suite à ces phénomènes, les espèces européennes risquent de voir leur aire de distribution profondément perturbée. Quel en sera l'impact sur leur variabilité génétique et sur leur survie à long terme?

Pour mieux répondre à cette question, les fluctuations climatiques du Quaternaire représentent un modèle approprié tant il est vrai que « la connaissance du passé aide puissamment à comprendre le présent ». Tout au long des deux derniers millions d'années, le climat de notre planète a en effet été régulièrement perturbé.

Les méthodes de biologie moléculaire permettent actuellement d'analyser en profondeur les variations génétiques au sein d'une même espèce. Il est possible d'en déduire des structures phylogéographiques intraspécifiques (14) et par là de mieux comprendre quel a été l'impact des fluctuations climatiques du Quaternaire sur la diversité génétique des espèces. Ont-elles contribué à structurer dans l'espace leur variabilité génétique intraspécifique? En a-t-il découlé une diminution ou au contraire, une augmentation de la biodiversité ? Quels ont été les processus historiques à l'origine de cette structuration ? Sont-ils liés à des phases de refroidissement ou au contraire à des phases de réchauffement ? Certaines régions présentent-elles actuellement plus de diversité génétique que d'autres ? Ce dernier point joue un rôle particulièrement important dans le cadre de la biologie de la conservation.

Notre projet a ainsi eu pour objectif de développer plusieurs études phylogéographiques chez quatre rongeurs forestiers : le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), le mulot à collier (*A. flavicollis*) le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et le lérot (*Eliomys quercinus*) ainsi qu'un nématode parasite spécifique du mulot sylvestre (Heligmosomoides polygyrus).

Acquis scientifiques : description des patterns.

Phylogéographie du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et du mulot à collier (*Apodemus flavicollis*).

La comparaison de la structure phylogéographique de deux espèces sœurs telles que le mulots sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et le mulot à collier (*A. flavicollis*) a permis d'approfondir une grande question concernant la phylogéographie des espèces européenne : comme le suggèrent plusieurs auteurs (16, 19), est-il possible de reconnaître l'impact de certains facteurs historiques majeurs dans la structuration génétique intraspécifique des espèces européennes ? En effet, étant donné la grande similarité tant évolutive, écologique, morphologique qu'éthologique de ces espèces, il est permis de penser que les deux espèces de mulot ont pu réagir aux changements climatiques du Quaternaire selon un scénario similaire et donc qu'elles constituent des modèles de choix pour répondre à cette question.

Lérot (Eliomys quercinus)

Les résultats de cette étude de phylogéographie comparée ont montré de manière surprenante que ces espèces, bien que très proches, avaient répondu de manière tout à fait différentes et indépendantes aux glaciations du Quaternaire. Ainsi, les périodes de différenciation intraspecifique correspondent au Pléistocène Moyen ((1.6-0.8 Myr) pour *A. sylvaticus* alors que celles pour *A. flavicollis* remonteraient à beaucoup plus longtemps (Pléistocène Ancien (2.4 myr) ou plus récemment (Pléistocène récent (0.4 Myr). De la même manière, les régions refuges sont totalement différentes entre ces deux espèces :- péninsules Ibériques et Italie-Balkans pour *A. sylvaticus* ; - Italie- Balkans + Proche Orient-Turquie pour *A. flavicollis*. Les recolonisations de l'Europe effectuées au terme de la dernière glaciation ont également été nettement différentes entre les deux espèces puisqu'*A. sylvaticus* a recolonisé l'Europe à partir exclusivement de la Péninsule ibérique alors qu'*A. flavicollis* l'à fait à partir des Balkans. Enfin, nous avons également pu montrer que l'hypothèse selon laquelle la variabilité génétique est plus importante dans les régions refuges que dans les régions récemment recolonisées n'est pas forcément généralisables. En effet, pour les deux espèces de mulots étudiés, certaines régions refuges comme les péninsules méditerranéennes sont caractérisées par des faibles niveaux de diversité génétique, probablement, suite à des étranglements génétiques (4,5). Ceci montre que les populations refuges ont pu aussi fortement souffrir des changements climatiques du Quaternaire en Europe.

Etude co-phylogéographique entre le mulot sylvestre (*A. sylvaticus*) et un de ses nématodes parasite spécifique (*Heligmosomoides polygyrus*).

Le maintien et l'évolution de la biodiversité dépendent des interactions nombreuses entre les différents organismes. Parmi elles, les interactions durables du type hôte-parasite sont soupçonnées de jouer un rôle considérable au travers de processus de coévolution ou de cospéciation (17). Les travaux relatifs aux phénomènes de cospéciation se sont ainsi fortement développés au cours des dernières années (15, 18). Néanmoins, à l'exception de nos travaux récents, très peu de choses sont actuellement connues en ce qui concerne les relations hôtes-parasites au niveau intraspécifique. Cette discipline novatrice en pleine expansion, que nous avons nommé « co-phylogéographie », peut pourtant apporter une série d'informations inédites concernant la phylogéographie des espèces.

Dans ce cadre, nous avons développé une étude ayant pour objectif de comparer la phylogéographie d'un hôte (*Apodemus sylvaticus*) à celle d'un de ses parasites spécifiques, le nématode *Heligmosomoides polygyrus*.

Les résultats de cette étude ont montré une concordance importante entre les patrons phylogéographiques des deux espèces, démontrant une étroite relation entre eux tout au long des fluctuations climatiques du Quaternaire. Nos études ont également montré que la structuration génétique du parasite est plus diversifiée que celle de son hôte. Ceci démontre l'existence d'évènements de différenciation particuliers propres au parasite, en Europe de l'ouest, entre l'Italie et les Balkans, et au sein de l'Italie continentale. Le parasite peut être ainsi utilisé comme empreinte ou loupe évolutive de l'histoire de son hôte, puisqu'il révèle des évènements

de différenciation ou de flux de gènes chez l'hôte qui n'avaient pas été détectés par l'étude du patron phylogéographique de l'hôte lui-même. L'étude du parasite a ainsi permis de confirmer l'existence d'une lignée particulière dans le Nord de l'Europe (Grande-Bretagne et Danemark) tendant ainsi à montrer l'existence d'une population refuge pour le mulot sylvestre et son parasite dans des régions beaucoup plus nordiques que les régions refuges Méditerranéennes classiquement reconnues (7, 8, 9, 10, 11).

Cette étude montre donc que l'incorporation de l'information phylogéographique d'un parasite peut aider à mieux comprendre l'histoire phylogéographique de l'hôte.

A l'exception de nos travaux sur les mulots, il s'avère que la phylogéographie des mammifères forestiers est encore fortement méconnue. Nous avons ainsi proposé d'étudier deux nouveaux modèles inédits de mammifères forestiers : le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et le lérot (*Eliomys quercinus*).

Campagnol roussâtre (Clethrionomys glareolus)

Phylogéographie du campagnol roussâtre *(Clethrionomys glareolus)*

L'étude du campagnol roussâtre a montré l'existence de différentes lignées structurées géographiquement. Les populations paléarctiques se subdivisent en trois lignées méditerranéennes et en trois lignées continentales : d'une part une lignée « espagnole », une lignée « italienne » et une lignée « balkanique » et, d'autre part, une lignée « ouest européenne », une lignée « est européenne » et une lignée « Oural ». Cette dernière comprend des individus de Suède, des monts Oural et de Novosibirsk dont le cytochrome b est plus proche des séquences du campagnol boréal *C. rutilus*, une autre espèce de campagnol prise comme groupe externe.

Les régions péninsulaires ont donc joué le rôle de refuges glaciaires pour les populations méditerranéennes comme cela a été montré chez les autres espèces forestières étudiées. Néanmoins, ces lignées méditerranéennes n'ont pas recolonisé le nord de l'Europe après la dernière glaciation. Cette recolonisation est plutôt à attribuer aux lignées ouest et est européennes. Plus précisément, nos résultats ont démontré que la majeure partie de l'Europe de l'Ouest a été recolonisée par le campagnol roussâtre à partir d'un refuge inédit situé dans la région des Carpathes (Hongrie, Slovaquie, ouest de la Roumanie).

Nos résultats ont ainsi démontré que cette dernière région représente une zone refuge importante pour une espèce forestière et, tout comme les péninsules méditerranéennes, une source de diversité génétique pour le campagnol roussâtre. Les autres régions d'Europe Centrale auraient quant à elle été plutôt recolonisées à partir de populations refuges ayant survécu aux glaciations du Quaternaire, dans des régions beaucoup plus lointaines, probablement situées dans les plaines du Sud de la Russie (1, 2). En conclusion, cette étude suggère l'existence d'un patron phylogéographique complexe pour le campagnol roussâtre. La présence de lignées continentales confirme l'intérêt d'autres régions que les péninsules méditerranéennes dans la préservation de la biodiversité génétique d'une espèce.

Phylogéographie du lérot *(Eliomys quercinus)*

L'étude sur le lérot a été développée sur base de 50 lérots provenant de localités réparties sur l'ensemble de l'Europe de l'Ouest. Ces échantillons ont été analysés selon deux approches complémentaires :

– Une étude cytogénétique, développée par le Dr Ramalhinho a permis de distinguer la présence de 5 types karyologiques (2N = 46, 48, 50, 52 et 54) dont la distribution est structurée géographiquement.

Mulot à collier (A. flavicollis)

– Une étude génétique basée sur le séquençage du gène mitochondrial cytochrome b a permis de montrer qu'au sein des populations Européennes, plusieurs sous clades coexistent : le premier correspondant aux populations italiennes dont le nombre chromosomique est égal à 48. Ce clade inclus les animaux de Croatie ainsi que de Corse. Le second clade correspond aux animaux vivant dans la région alpine et dont le nombre chromosomique est 52 ou 54. Le troisième groupe reprend les animaux de France, Belgique, Allemagne et Tchéquie (2N = 50). Enfin, le quatrième clade correspond aux populations de la péninsule ibérique et du Sud de la France. Son nombre chromosomique est également de 40, mais il ne correspond pas au même type cytogénétique que les populations du clade italien.

Ces résultats ont ainsi montré que les lignées mitochondriales sont étroitement associées aux groupes chromosomiques existant chez cette espèce et que celles-ci sont séparées depuis une grande période de temps, estimée au début du Quaternaire (2,5 millions d'années). Les lérots ont pu survivre aux glaciations du Quaternaire dans les principales péninsules méditerranéennes (ibérique, italienne et balkanique) mais aussi probablement en Europe Centrale pour le troisième clade. Deux refuges semblent par ailleurs exister pour cette espèce en Italie (un ayant donné lieu au clade « 48 chromosomes » ; le second au clade « 52-54 chromosomes »). C'est à partir de ces différents refuges qu'ils ont pu recoloniser l'ensemble de l'Europe de l'Ouest (6).

Synthèse de l'étude phylogéographique sur les quatres rongeurs forestiers actuellement étudiés

Nos différentes études ont permis de montrer que les changements climatiques du Quaternaire ont fortement structuré la variabilité génétiques des quatre espèces de rongeurs étudiées, et ce, selon différentes voies. Ainsi, les régions refuges où elles ont survécu pendant les glaciations, les voies de recolonisation qu'elles ont emprunté au terme du dernier maximum glaciaire ou encore les époques de diversifications génétiques sont systématiquement différentes en fonction du modèle étudié.

Nos résultats montrent ainsi que même des espèces étroitement reliées, vivant dans le même habitat, peuvent avoir une histoire phylogéographique totalement différente. Ceci suggère que l'exception phylogéographique peut être une règle générale pour les espèces de mammifères européennes. Ainsi, au contraire des autres régions comme l'Amérique du Nord, la recherche de facteurs historiques communs pour expliquer la structure phylogéographique des mammifères européens s'avère très complexe.

L'étude phylogéographique comparée de ces différentes espèces de rongeurs ainsi qu'un de leur parasite spécifique a aussi permis de mettre en évidence d'autres refuges (Nord de l'Europe et région des Carpates) que les régions méditerranéennes pour les mammifères forestiers européens. Dans le futur, une attention particulière devrait ainsi être faite pour ces régions, comme source de diversité génétique intraspécifique pour les espèces européennes.

Ces travaux ont également montré que les régions caractérisées par un haut degré de diversité génétique intraspécifique (péninsules méditerranéennes, Carpates) peuvent être reliées à des régions à haute richesse spécifique (hot spot de biodiversité). Ceci démontre l'importance de ces régions comme hot spots de biodiversité non seulement au point de vue interspecifique mais aussi intraspécifique.

Compréhension des mécanismes

Etude du complexe majeur d'histocompatibilité chez le mulot sylvestre

En fonction de nos premières données phylogéographiques, il semble que les populations de mulots sylvestres vivant dans les Balkans ont moins bien résisté aux fluctuations climatiques du Quaternaire car elles ont perdu une partie de leur variabilité génétique et n'ont pas recolonisé des régions plus nordiques, au contraire des populations de la péninsule ibérique, dont des souches se trouvent jusqu'en Scandinavie et en Ukraine. Ce résultat doit-il être associé à des conditions climatiques plus rudes dans la région Balkanique au cours du Quaternaire? Ce phénomène est-il plutôt lié aux traits de vie différents des populations orientales par rapport aux occidentales : les animaux occidentaux sont-ils mieux adaptés à résister aux fluctuations climatiques ou à d'autres facteurs de régulation comme par exemple les parasites et agents pathogènes ? Par exemple, les populations occidentales, plus « recolonisatrices » ont-elles un système immunitaire plus performant leur permettant de mieux résister aux parasites et agents infectieux ? Pour vérifier une telle hypothèse, l'étude des gènes du complexe majeur d'Histocompatibilité a été développée chez les différentes lignées génétiques de mulots par les Drs J. Gouy de Bellocq et S. Morand (3).

Etude morphologique du mulot sylvestre et du campagnol roussâtre

La variation phénotypique est le produit d'une interaction entre génotype et développement, trié par la sélection naturelle. En tant que tel, il peut constituer un complément à l'approche phylogéographique basée sur les analyses moléculaires, en apportant une dimension reliée aux régimes sélectifs et aux contraintes adaptatives. L'étude détaillée des caractères morphologiques repose sur une utilisation des méthodes de morphométrie géométrique.

Une première étude basée sur un caractère morphologique (la mandibule inférieure) a montré que les populations de rongeurs (mulots et campagnols) ayant recolonisé l'ensemble de l'Europe au terme de la dernière glaciation se sont adaptés très rapidement aux conditions écologiques dans lesquelles elles vivaient (notamment ressources alimentaires, climat associé aux hivers plus ou moins rigoureux…). Ces dernières conditions semblent avoir eu un impact direct sur la morphologie des mulots et campagnols, en fonction des régions où ils vivent. Ainsi, nous avons montré l'existence d'un gradient latitudinal de la forme mandibulaire de ces espèces, démontrant ainsi que ce caractère varie fortement entre les animaux vivant dans le Nord de l'Europe par rapport à ceux présents dans le sud. Ce phénomène peut s'expliquer par une différence importante du régime alimentaire de ces animaux (régime plus généraliste dans le Nord associé à des hivers plus rudes et des ressources alimentaires moins abondantes) en fonction de la latitude (12, 13). Ce type d'information permet de montrer la grande plasticité et la faculté d'adaptation des rongeurs aux conditions dans lesquelles ils vivent. Néanmoins, les changements environnementaux s'effectuant actuellement très rapidement, la prochaine étape de nos études sera de savoir si ces animaux seront capables de s'adapter suffisamment rapidement pour survivre aux nouvelles conditions environnementales risquant d'apparaître. Les rongeurs étant à la base de la chaîne alimentaire de nombreuses espèces de prédateurs, leur disparition ou leur diminution risque d'avoir un impact très important sur la survie d'écosystèmes entiers.

Principales références bibliographiques d'articles publiés lors de ce projet

Deffontaine V., Libois R. & Michaux J.R. 2005. Evidence of multiple and original glacial refugia for a European forest rodent, the bank vole Clethrionomys glareolus ?. Molecular Ecology, 14 : 1727-1739.

Deffontaine V., Libois R. & Michaux J.R. Endemism and different phylogeographic histories of bank voles Mediterranean lineages. Arquivos do Museu Bocage, Sous Presse.

Michaux J.R., Filippucci M-G & Libois R. 2004. Phylogeographic history of the Yellow-necked fieldmouse (Apodemus flavicollis) in Europe and in the Near and Middle East. Molecular Phylogenetics and Evolution.32 : 188-198..

Michaux J.R., Libois R.M. & Filippucci M-G. 2005. So close and so different. Comparative phylogeography of two closely related rodents species (Apodemus flavicollis and A. sylvaticus) in the Western Palearctic region. Heredity, 94 : 52-63.

Michaux J.R., Deffontaine V., Graça Ramalhinho & Libois R.. Comparative phylogeography of four forest rodents (Apodemus sylvaticus, A. flavicollis, Clethrionomys glareolus and Eliomys quercinus) in the Western Palearctic region : how the same Quaternary climatic changes led to different evolutionary histories. Arquivos do Museu Bocage, Sous Presse.

Nieberding C, Morand S. & Michaux J.R. 2004. A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host.. Proceedings of the Royal Society, London. B., 271 : 2559-2568.

Nieberding C., Libois R., Morand S., Douady C.J. & Michaux J.R. 2005. Phylogeography of a Nematode (Heligmosomoides polygyrus) in the Western Palearctic region: Persistence of Northern cryptic populations during ice ages? Molecular Ecology 14(3):765-779.

Nieberding C., Libois R., Morand S. & Michaux J.R. 2005. A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host : the colonisation of the Western Mediterranean islands. Proceedings of the IX European Multicolloquium of Parasitology (EMOP IX), in multidisciplinary for parasites, vectors and parasitic diseases Volume 1, articles for keynote speakers, Ed. S. Mas Coma, Valencia, Spain.

Nieberding C., Libois R., Morand S. & Michaux J.R. Parasites and the insular syndrome : the colonisation of the Western Mediterranean islands by Heligmosomoides polygyrus (Dujardin, 1845). Journal of Biogeography, In Press.

Nieberding C., Libois R., Morand S. & Michaux J.R. How a parasite may reveal cryptic phylogeographic history of its host: an illustration in the Mediterranean basin. Journal of Evolutionary Biology, Sous presse

Renaud S. & Michaux J.R.. Mandibles and molars of the wood mouse A. sylvaticus: Integrated latitudinal pattern and mosaic insular evolution. J. of Biogeography. Sous Presse.

Renaud S & Michaux J.R. 2003. Are shape changes associated with latitude a new adaptive trend? Evidences from the woodmice. Journal of Biogeography 30 : 1617-1628

Effets des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques d'Europe Occidentale : rôle des communautés planctoniques

Coordination :
Sami SOUISSI,
Ecosystem COmplexity REsearch Group, Station Marine de Wimereux,
Université des Sciences et Technologies de Lille CNRS - FRE 2816 ELICO,
28 avenue Foch, BP 80 - F-62930 Wimereux, France.
Sami.Souissi@univ-lille1.fr

Participants :
Juan Carlos MOLINERO[1,2], Grégory BEAUGRAND[1], Fernando GOMEZ[1],
François SCHMITT[1], Laurent SEURONT[1], Orlane ANNEVILLE[2], Daniel GERDEAUX[2],
Jean-Claude DRUART[2], Nadine ANGELI[2], Gérard BALVAY[2], Christian GILLET[2],
Vincent GINOT[3], Priscilla LICANDRO[4], Frédéric IBANEZ[5], Dietmar STRAILE[6]

[1]Ecosystem COmplexity REsearch Group, Station Marine de Wimereux,
Université des Sciences et Technologies de Lille CNRS - FRE 2816 ELICO,
[2]INRA – UMR CARTEL,
[3]INRA, Unité de Biométrie,
[4]SAHFOS, Plymouth Marine Laboratory - England, UK
[5]Laboratoire d'Océanographie de Villefranche,
[6]Limnologisches Institut, Universität Konstanz, Germany

Mots clés :
Ecosystèmes lacustres et marins, diversité et fonctionnement, indicateurs planctoniques, changement global, patterns multi-échelles.

Abstract

Examination of long-term records of aquatic ecosystems has provided useful information to find out their major driving forces. Understanding the impact of climate change on these ecosystems, the management of their resources and the extrapolation between sites are the main scopes of actual and emerging studies. Such goals can be achieved by inter-site and inter-ecosystem comparisons. This approach was undertaken during our project which has the originality to tackle with marine and freshwater ecosystems. It allowed us to compile and validate several multidecadal time series of planktonic and other physical driving forces at local and regional scales. Then, the same methodology based on the analysis of the variability of climate indices and biological data across several spatial scales was used. The different ecosystems analyzed here showed clear response to the North Atlantic climate variability. Although the local differences abrupt changes in community composition occurred in all ecosystems in the middle of the 1980s. During this period there was also a major shift in climatic conditions during winter and early spring, suggesting an impact of climatic factors. Phenological changes were also observed in plankton communities in all sites. The consequences of the modifications of plankton dynamics on higher trophic levels were also showed. Fluctuations in plankton have

resulted in long-term changes in cod recruitment in the North Sea (bottom-up control). On the other hand, both climate change and the improvement of trophic status in Geneva Lake favored the outbreak of whitefish during the 1990s. Lower larval mortality and better recruitment are supposed to be linked to faster growth associated with warmer temperatures and better food conditions induced by better temporal overlap between larvae hatching and zooplankton development.

Introduction

Au cours des dernières décennies, de nombreux travaux de recherche ont documenté des modifications substantielles dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres et aquatiques. Les causes de telles modifications ont été largement discutées dans le contexte du changement climatique. Toutefois plusieurs mécanismes reliant les forçages climatiques à différentes échelles et la variabilité de la diversité des écosystèmes n'ont pas été complètement identifiés.

En milieux aquatiques, les effets du climat ont été observés dans différents écosystèmes océaniques, côtiers et lacustres. A nos jours la plupart des relations empiriques établies entre indices climatiques et variables biologiques ont été essentiellement basées sur l'approche monospécifique. En effet, les modifications généralement observées pour des espèces individuelles peuvent induire des effets indirects qui affecteront les communautés et le réseau trophique dans son ensemble, soit le fonctionnement de l´écosystème (Beaugrand e al., 2003). Afin de promouvoir une politique de développement durable, et atteindre ainsi une meilleure exploitation des ressources, il est nécessaire de favoriser les approches écosystèmiques et comprendre le rôle de la diversité fonctionnelle dans le fonctionnement des écosystèmes. Dans le contexte des changements globaux les études comparatives analysant les réponses écologiques dans des régions différentes sont pertinentes et nécessaires.

Notre projet IFB-GICC est pleinement inspiré de la problématique émergente citée ci-dessus et représente une originalité dans l'approche scientifique ainsi que dans le choix des sites. Le projet est multidisciplinaire et se base sur les études multi-échelles pour comprendre les mécanismes reliant les changements climatiques à la structure et fonctionnement de plusieurs écosystèmes pélagiques lacustres et marins. Il constitue ainsi la première tentative à grande échelle conduite conjointement pour analyser et comparer les réponses de ces différents systèmes à des forçages globaux communs, mais très différents localement. Notre projet se base sur les organismes planctoniques jouant un rôle clef dans les écosystèmes aquatiques et qui constituent des véritables sentinelles des conditions hydro-climatiques et trophiques.

Acquis Scientifiques, transfert pour la gestion et recommandations

Mer du Nord et Atlantique Nord. Les résultats obtenus soulignent la sensibilité des peuplements planctoniques aux variations climatiques et les conséquences dans le réseau trophique et plus particulièrement sur le recrutement de la morue en mer du Nord (Beaugrand *et al.*, 2003). De tels changements peuvent fragiliser les peuplements exploités (e.g. poissons), notamment lorsqu'il y a une surexploitation. Telle superposition des effets peut mener à une diminution drastique de la biomasse de poissons, voir à leur épuisement. Ces résultats montrent la complexité des interactions au sein de l'écosystème pélagique, et ont des implications directes sur la gestion des stocks des poissons à forte valeur commerciale. En effet, une gestion des pêcheries dans une politique de développement durable nécessite une approche écosystémique afin de mieux comprendre les causes anthropiques à l'origine des fluctuations d'abondance des poissons, ainsi que les fluctuations des peuplements qui représentent la source principale de nourriture pour les poissons. Notons qu'une baisse de l'abondance de copépodes peut être liée aux fluctuations climatiques, et que ceci peut générer un appauvrissement des stocks de poissons. Il est donc impératif de favoriser le développement d'une politique intégrale pour étudier la dynamique de l'écosystème pélagique (e.g. climat – océan – écosystème pélagique). Une telle directive devra améliorer la gestion des ressources aquatiques, et par la suite, de mieux gérer la complexité des interactions océan – pêcheries – homme.

Dans cette optique d'améliorer les outils de gestion des stocks de poissons nous avons proposé une nouvelle relation stock-recrutement incluant l'indice planctonique. Il est évident que cette piste nécessite d'être complétée dans le futur afin d'améliorer les outils et modèles de gestion de ces ressources. Néanmoins nous signalons que ces travaux de recherche ont stimulé un débat intéressant à l'échelle européenne et nous com-

mençons à intégrer (au moins conceptuellement) les conséquences des changements climatiques sur le fonctionnement global des écosystèmes marins. Il faut poursuivre cette approche et tenter de l'appliquer à d'autres stocks de poissons et d'autres écosystèmes.

Méditerranée Nord occidentale. Nous avons entrepris un effort particulier au niveau de la mer Méditerranée dont nous avons montré les premiers résultats quantifiant les effets du climat Nord Atlantique sur le régime hydrologique et la variabilité des peuplements pélagiques en Méditerranée Nord occidentale. En particulier, nous avons identifié l'effet des fluctuations climatiques sur : les interactions proie – prédateur, les blooms des micro-filtreurs gélatineux, des changements de diversité au sein des carnivores gélatineux, ainsi que sur la phénologie des copépodes (Licandro *et al.*, 2006 ; Molinero *et al.*, 2005a,b). De plus, ces résultats nous ont permis d'identifier un changement abrupt dans la dynamique du système pélagique en mer Ligure. Au cours de ce projet, nous avons identifié un ensemble de facteurs et mécanismes capables d'expliquer et compléter les observations des études précédentes en mer Ligure. Ceci nous a permis de proposer le premier modèle empirique sur le fonctionnement du système pélagique en Méditerranée Nord occidentale et sa sensibilité aux fluctuations climatiques. Les implications directes de ces résultats concernent la modification des cycles biogéochimiques et le transfert de matière dans le réseau trophique sous l'influence de la variabilité climatique agissant à l'échelle hémisphérique. Ces résultats ont montré que la dynamique de l'écosystème pélagique ne peut pas être seulement expliquée par la variabilité des processus locaux, mais que telle dynamique répond aussi aux interactions océan – atmosphère ayant lieu à une échelle hémisphérique. De même, ces résultats ont des implications sur la gestion des ressources exploités, tels que les stocks des petits poissons pélagiques (sardine, anchois). La plupart de ces espèces se nourrissent du plancton et constituent en même temps une source importante de nourriture pour les autres organismes piscivores de la chaîne alimentaire. Les différentes approches de gestion des stocks développées pour des conditions stables et basées sur des hypothèses simples ne peuvent pas s'appliquer aux stocks de poissons pélagiques. En effet, la durée de vie très courte et les grandes fluctuations de leur abondance (pour des raisons climatiques, biotiques, abiotiques et pêche) nécessitent le développement de nouvelles approches de gestion tenant notamment compte de la dynamique des peuplements planctoniques et leur sensibilité aux variations climatiques. Enfin, ces travaux sont indispensables au développement d'outils de modélisation couplant la physique et la biologie. Nos résultats montrent qu'une étape préliminaire au développement d'outils de simulations pluriannuelles et/ou de scénarios futurs consiste à l'amélioration de la représentation fonctionnelle et de la paramétrisation de la dynamique du zooplancton. En effet, notons que ce compartiment zooplanctonique est souvent mal représenté dans les modèles d'écosystème et par conséquent peuvent biaiser les calculs des flux biogéochimiques.

Lacs Alpins. Le progrès effectué dans la compréhension des écosystèmes lacustres et leur sensibilité aux forçages climatiques nous a permis de développer des modèles conceptuels sur le fonctionnement de ces écosystèmes. Dans ces modèles, les hypothèses sous-jacentes soulignent le rôle de deux compartiments clés: le phytoplancton et les rotifères. En effet, leur sensibilité aux forçages anthropiques et/ou climatiques, ainsi que les propriétés de leur cycle de vie font de ces compartiments des précieux indicateurs des propriétés trophiques des lacs mais aussi de leurs conditions environnementales.

Les proliférations algales observées depuis le début des années 90 dans 5 lacs alpins sont la résultante d'une synergie entre succession d'hivers doux et modification de la distribution des concentrations en phosphore dans la colonne d'eau (Anneville *et al.*, 2005). En effet, suite aux modifications des propriétés physico-chimiques du milieu liées aux activités humaines et aux fluctuations climatiques, il s'est produit la prolifération d'un type d'algues causant des nuisances pour les utilisateurs du lac et notamment les pêcheurs. Afin de mieux suivre l'évolution de ces algues un échantillonnage sur une profondeur plus importante fut préconisé à la CIPEL (Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman). Etant donnée l'évolution que présente la qualité des eaux du Léman, la concentration en phosphore de 20 $g.l^{-1}$ est fixée comme objectif à atteindre. Enfin, ces études confortent l'idée de la pertinence du phytoplancton comme marqueur de la qualité trophique d'un lac, aussi nous recommandons vivement de poursuivre le suivi de ces populations phytoplanctoniques.

Quant aux rotifères, généralement négligés dans les suivis à long-terme, ils jouent un lien clé entre les compartiment microplanctonique et mesozooplanctonique. Cependant, le faible nombre de personnes qualifiées pour leur identification au niveau spécifique donne lieu à une situation actuelle de vraie pénurie de taxonomistes. A la lumière de nos résultats et de la quantité d'information que peut encore nous apporter ce

compartiment, il s'avère nécessaire de former du personnel pour l'identification de ces espèces et de poursuivre ou reprendre le suivi de ces populations.

Conclusions et perspectives. Les résultats obtenus dans ce projet ont permis de répondre à nos questions initiales, à savoir l'identification des conséquences du changement global sur les processus physiques déterminant le succès et le développement des peuplements planctoniques dans trois écosystèmes différents répartis dans un gradient latitudinal : Mer du Nord, Lacs Alpins et Mer Ligure. Afin d'aboutir à ces résultats un travail fastidieux a été entrepris pour compléter, valider et standardiser les bases de données précieuses disponibles. La figure 1 montre un synchronisme dans les réponses de ces 3 écosystèmes aux forçages climatiques opérant au niveau de l'Atlantique Nord. Nous avons également proposé un schéma global aux différents écosystèmes afin de synthétiser les cascades de mécanismes impliqués directement ou indirectement dans les interactions complexes entre changements climatiques et/ou anthropiques et la dynamique des écosystèmes aquatiques (Figure 2).

L'identification et la comparaison des changements à long-terme dans ces écosystèmes constituent la première étape du développement d'une politique de gestion à échelle régionale. De même que l'approche écosystèmique a permis de souligner l'importance de tenir compte de la biodiversité dans toute évaluation des effets climatiques sur les écosystèmes. De plus, ceci s'avère nécessaire pour le développement de modèles d'écosystème.

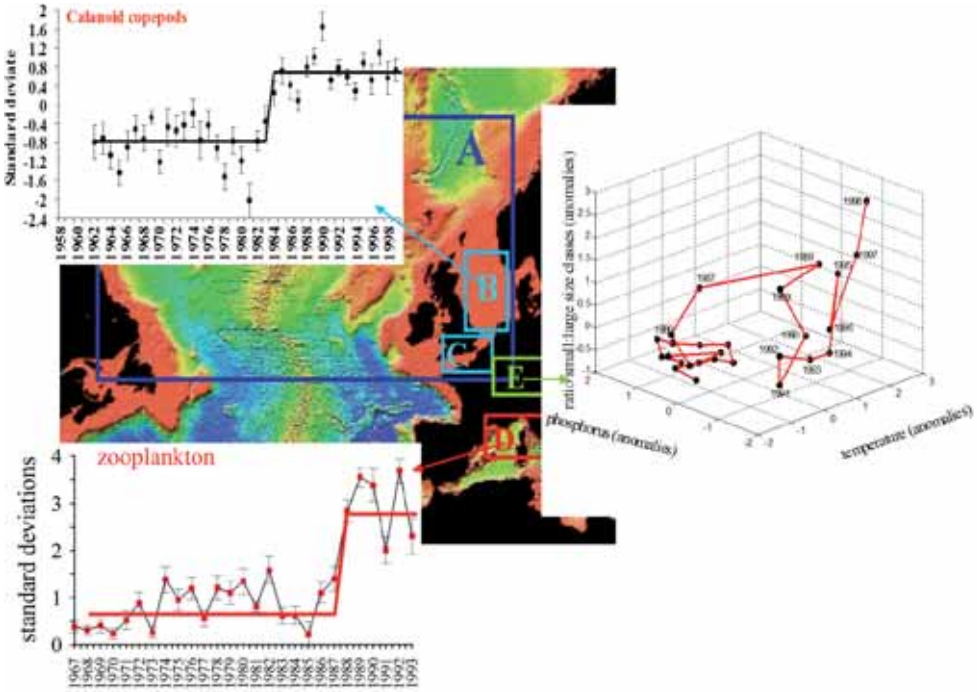


Figure 1. Changement abrupt identifié dans les écosystèmes pélagiques étudiés : Mer du Nord (en haut), lacs Alpins (à droite), Mer Ligure (en bas).
Ces changements ont été associés à une modification importante du régime de circulation atmosphérique en Atlantique Nord dont les effets ont été répercutés dans le fonctionnement des écosystèmes pélagiques. Notons le synchronisme entre les changements majeurs dans les trois écosystèmes qui a eu lieu autour des années 1985-1987.
La carte du fond représente les sites et zones géographiques ciblés par notre projet IFB-GICC.

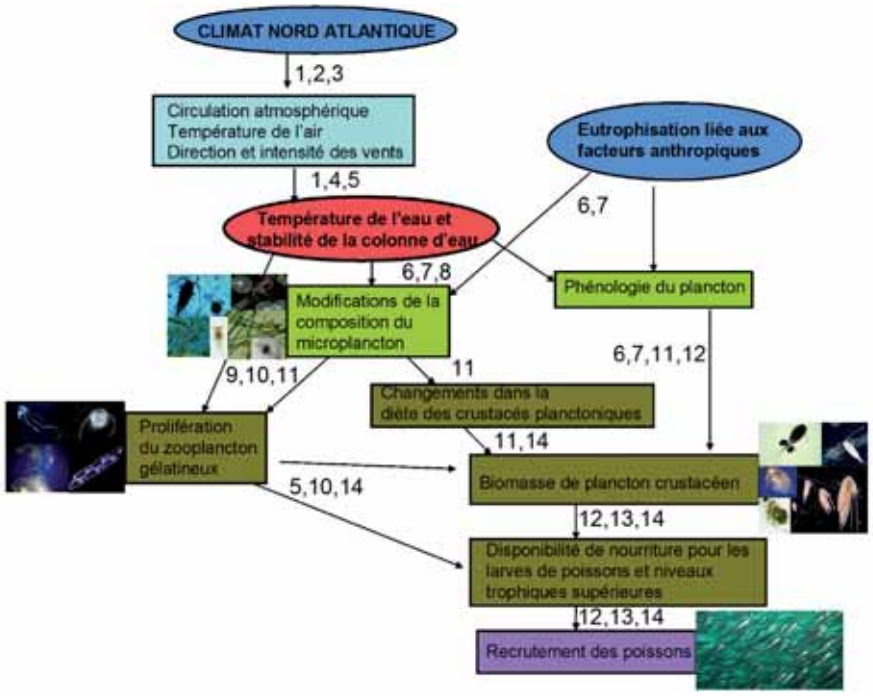


Figure 2. Schéma synthétique global représentant les effets du forçage climatique du secteur Nord Atlantique sur les écosystèmes aquatiques en Europe Occidentale.
La figure montre une cascade d'interactions liées au climat.
Notons que le forçage climatique peut accentuer les effets adverses liés aux facteurs anthropiques (i.e. surexploitation, eutrophisation).

Face aux implications du changement global il est donc impératif de :

– Poursuivre l'effort et approfondir l'analyse rétrospective des séries chronologiques, notamment l'étude des extrêmes s'avère indispensable pour comprendre la dynamique de ces événements importants pour le fonctionnement des écosystèmes aquatiques.
– Intégrer les connaissances actuelles dans les modèles couplés physique biologie. En effet, les résultats fournis par l'analyse rétrospective peuvent faire bénéficier le développement des outils de simulation. Notons qu'à l'heure actuelle la diversité des communautés planctoniques n'est pas prise en compte dans ces modèles.
– Etudier les niveaux trophiques supérieurs incluant les ressources exploitées. Notons qu'une des conséquences du changement climatique concerne les effets sur les stocks de poissons. Par conséquent, l'implémentation d'une gestion efficace doit incorporer le suivi des peuplements planctoniques en tant qu'indicateurs des changements environnementaux susceptibles d'affecter les populations des poissons.
– Etudier expérimentalement les effets de la température sur les traits de cycle de vie des organismes planctoniques. L'étude expérimentale des réponses des traits de cycles de vie des organismes à des perturbations environnementales, telle qu'une augmentation de la température, s'avère une approche de grande utilité pour tester les hypothèses dégagées des analyses rétrospectives. Nous insistons sur l'importance d'une démarche holistique qui tiendrait compte de l'analyse rétrospective, l'approche expérimentale et la modélisation fonctionnelle.

Liste des 10 publications les plus représentatives du projet

Anneville O., Souissi S., Gammeter S. et Straile D. (2004). Factors and scales of variability in phytoplankton assembly in pre-alpine lakes: a case study over a period of 28 years. *Freshwater Biology*, 49, 98-115.

Anneville O., Gammeter S. et Straile D. (2005). Phosphorus decrease and climate variability : mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. *Freshwater Biology*, 50, 1731-1746.

Beaugrand G, Brander K, Lindley JA, Souissi S, Reid PC (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*. 426: 661-664.

Beaugrand G (2005) Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. ICES Journal of *Marine Science*. 62:333-338.

Gómez, F. 2006. Endemic and Indo-Pacific plankton in the Mediterranean Sea: a study based on dinoflagellate records. *Journal of Biogeography*, 33, 261-270.

Licandro P., Ibanez F., Etienne M. (2006) Long-term fluctuations (1974–1999) of the salps Thalia democratica and Salpa fusiformis in the northwestern Mediterranean Sea: Relationships with hydroclimatic variability. *Limnology and Oceanography*, 51, sous presse.

Molinero J.C., Ibanez F., Buecher E., Souissi S., Nival P. (2005) The North Atlantic climate and the Northwestern Mediterranean plankton variability. *Limnology and Oceanography*, 50, 1213-1220.

Molinero J.C., Ibanez F., Souissi S., Chifflet M., Nival P. (2005) Phenological changes in the Northwestern Mediterranean copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* linked to climate forcing. *Oecologia*, 145, 640-649.

Molinero J.C., Anneville O., Souissi S., Balvay G., Gerdeaux D. (2006) Anthropogenic and climatic forcing on the long-term changes in planktonic rotifers in Lake Geneva, Europe. *Journal of Plankton Research*, 28, 287-296.

Schmitt F., Molinero JC, Zongo-Brisard S. (2006) Non-linear dynamics and intermittency in a long-term copepod time-series. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulations. Sous presse.

Session 4
Réponses temporelles aux changements globaux

118 Changement global, biodiversité animale et sociétés humaines dans la moitié nord de la France depuis 16000 ans. *Anne BRIDAULT*

122 Variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées et pérennité. *Etienne DAMBRINE*

Analyse pollinique de la Mardelle d'Assenoncourt (Moselle, France) : impact des pratiques agricoles sur la biodiversité végétale en milieu forestier. *Pascale RUFFALDI*

128 Interactions biodiversité végétale - changements globaux à la transition Crétacé inférieur-supérieur d'Europe occidentale. *Bernard GOMEZ et Frédéric THEVENARD*

133 Dynamique de la diversité à différentes échelles de temps : petits et grands mammifères comparés. Exemple des mammifères cénozoïques d'Europe. *Serge LEGENDRE*

138 Un atelier exceptionnel d'étude de la dynamique de la diversité végétale : la Camargue d'il y a 6000 ans à demain. *Jean-Pierre SUC*

143 Paléobiologie et paléomilieu tropical : inventaire des modifications de l'environnement thaïlandais depuis le Pléistocène. *Valery ZEITOUN*

Changement global, biodiversité animale et sociétés humaines depuis 16 000 ans dans la moitié Nord de la France

Coordination :
Anne BRIDAULT
UMR 7041 « Archéologies et Sciences de l'Antiquité »
équipe « Archéologie environnementale »
Maison de l'Archéologie et de l'Ethnologie
21 allée de l'Université – 92023 NANTERRE Cedex
Tél. : 01 46 69 24 03 - Fax : 01 46 69 24 06
bridault@mae.u-paris10.fr

Résumé

L'étude de l'histoire de la biodiversité et de sa dynamique s'intéresse fondamentalement aux interactions entre l'homme et son milieu dans un contexte écologique et socio-culturel évolutif. Elle s'intéresse ainsi aux processus de constitution et de développement de la biodiversité en relation avec les modes d'exploitation, pratiques, prises de décision et représentations des sociétés passées. Certains aspects des relations entre changement global, biodiversité animale et sociétés humaines sur la partie septentrionale de la France ont été examinés dans la longue durée.

Un premier axe de ce programme s'est attaché à documenter les changements de biodiversité dans le temps et dans l'espace en relation avec les fluctuations environnementales, pour la période Tardiglaciaire-Holocène ancien. Un travail de synthèse de données a été réalisé afin de mettre en perspective les observations conduites sur la région d'étude. Les données mettent en évidence que les effets de ce changement climatique s'enregistrent dans les différentes composantes de la biodiversité mais les temps de réponses sont différenciés selon les composantes de la biodiversité. Les vestiges de grands herbivores apparaissent comme des témoins et des indicateurs pertinents pour restituer le processus de recolonisation des zones septentrionales qui conduit à la mise en place de la faune sauvage tempérée dont nous héritons actuellement. Ainsi la recomposition de la grande faune s'exprime en plusieurs temps, parfois très courts, mais dans un processus se déroulant sur plusieurs millénaires. La phase initiale, peu avant 12 000, marquée par l'émigration du renne vers des contrées septentrionales au profit du développement des population de cerfs (Bridault, à paraître) précède l'enregistrement de la fermeture du milieu dans les analyses polliniques comme dans les spectres malacologiques. Elle s'opère dans des milieux encore très ouverts ainsi que l'indiquent les signatures en $\delta^{13}C$ des herbivores chassés, ce malgré un premier épisode marqué de réchauffement. Outre une réorganisation des aires de distribution des espèces, une adaptation des grands herbivores à la fermeture du milieu a été mise en évidence par une centaine de mesures isotopiques, $\delta^{13}C$ du collagène osseux de ces représentants anciens. Le développement du couvert arboré et de la canopée générés par l'influence du réchauffement climatique s'expriment ainsi par une diminution des valeurs de $\delta^{13}C$ du collagènes des cervidés et des bovins sauvages (*Bos primigenius ou Bison cf. bonasus*) et domestiques sur 8 000 ans (Drucker *et al.*, soumis) (Fig.1). Cependant durant le Néolithique moyen, les signatures isotopiques des bovins domestiques et sauvages se différencient nettement : valeurs basses de $\delta^{13}C$ des bovins sauvages traduisant une alimentation à base de plantes poussant sous canopée, valeurs plus hautes des signatures des bovins domestiques qui pourraient indiquer un accès à un milieu ouvert par les groupes néolithiques. Une configuration similaire pour le bœuf et l'Aurochs a été observée par d'autres à l'Atlantique récent au Danemark et dans le Jura français.

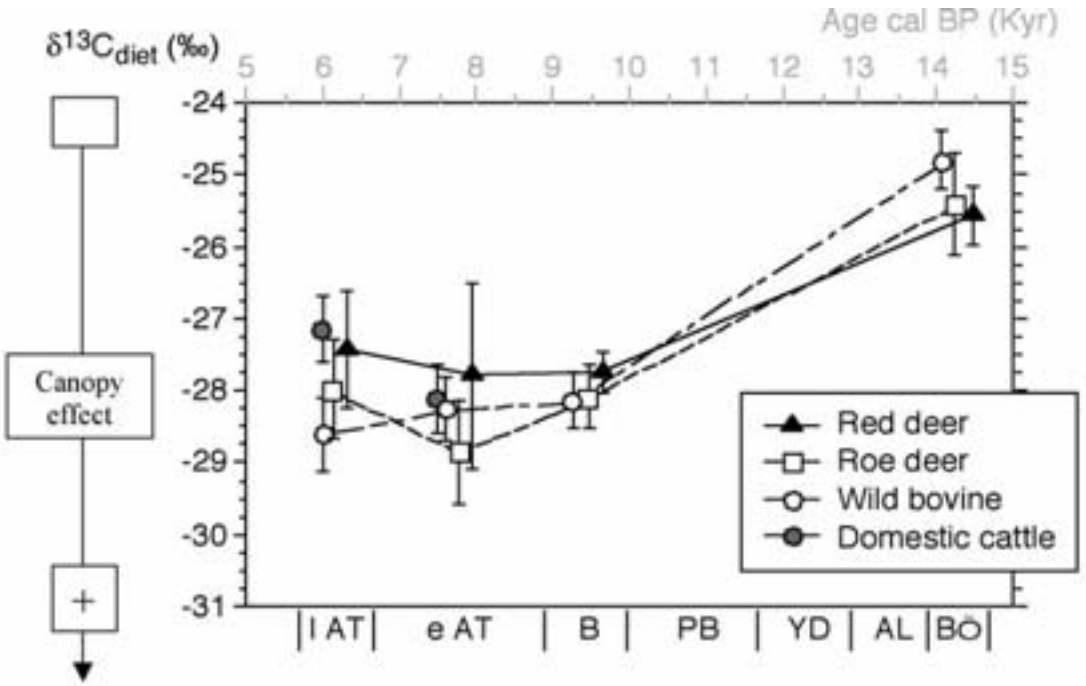


Figure 1. Valeurs moyennes de δ13Cdiet de cerf (Cervus claphus), de chevreuil (Capreolus capreolus), de bovins sauvages (Bos primigenius ou Bison sp.) et de bœuf domestique (Bos taurus) du Bassin parisien durant le Tardiglacière et l'Holocène ancien. BÖ (Bölling), AL (Alleroïd), YD (Younger Dryas), PB (Preboreal), B (Boreal), AT (curly Atlantic) and 1 AT (late Atlantic). Les valeurs de δ13Cdiet correspondent aux valeurs δ13Ccoll (mesurées sur le collagène de l'os) –5,1‰. D'après Drucket et al., soumis).

Un deuxième axe du projet a eu pour objet de traiter de certains aspects de l'évolution et de la transformation de cet héritage écologique. Aux facteurs naturels s'ajoute le poids de l'anthropisation qui devient évident au Néolithique et qui s'est intensifié par la suite. L'introduction d'espèces domestiques exogènes dans le cadre de l'émergence de l'agro-pastoralisme en est une des expressions. Deux aspects ont été privilégiés dans ce programme.

Diversité des espèces *Bos*

L'aurochs est une espèce assez peu fréquente dans les spectres de faune de l'Holocène ancien. En revanche, dès le début du Néolithique, le bœuf prend une place importante dans l'économie de ces sociétés colonisatrices. Une des questions à résoudre concerne l'éventuelle domestication locale ou non des bovins : les troupeaux suivaient-ils les colons dans leur migration ou bien les aurochs étaient-ils domestiqués au moment de la fondation de nouveaux villages ? Cette question méritait d'être soulevée car une étude ostéométrique menée dans certains sites du Néolithique récent en Europe centrale il y a 30 ans, avait révélé la présence d'ossements intermédiaires entre le bœuf et l'aurochs, suggérant alors l'existence d'animaux castrés. Envisager la caractérisation de la taille des bovins sur une longue durée a permis de compléter l'évolution morphologique des bovinés depuis le Néolithique à la fin de l'Age du Fer. Pour ce qui est du Néolithique rubané, correspondant à la première civilisation d'agriculteurs-éleveurs du Bassin parisien, on a pu déterminer quatre groupes d'os correspondant à des vaches, des taureaux, des aurochs femelles et des aurochs mâles. On n'observe pas de groupe correspondant à des animaux castrés. En ce qui concerne la taille des bovins domestiques, celle-ci a été estimée à 1,21 m pour les vaches et 1,32 m pour les taureaux. Pour ce qui est des aurochs, la taille d'une femelle est de 1,46 m au garrot, pour l'instant celle des mâles n'a pas pu être estimée. L'aurochs des sites de l'Aisne se place dans les petites tailles par rapport aux normes européennes des aurochs de l'Atlantique et du Subboréal. La nette séparation entre les groupes d'individus laisse penser qu'il n'y avait pas d'animaux issus de mélanges entre la souche sauvage et les descendants domestiqués : on peut donc en conclure à l'absence volontaire de stratégie de domestication locale des aurochs (Hachem 2001). Il reste évidemment toujours la possibilité d'une hybridation fortuite, mais si elle existe, elle n'a pas d'incidence perceptible sur les troupeaux de bovins domestiques accompagnant les danubiens.

Une étude paléogénétique a été menée qui visait à apporter un éclairage sur la biodiversité des aurochs et des bœufs domestiqués en France durant l'Holocène ainsi que sur la domestication des bœufs en France. L'approche adoptée était celle d'une analyse de la région contrôle de l'ADN mitochondrial conservé dans des ossements. En tout, 73 ossements ont été analysés, 135 extractions d'ADN à partir des fossiles ont été réalisées ainsi que 843 amplifications enzymatiques (PCR) en utilisant une approche méthodologique, UQPCR, (Pruvost & Geigl, 2004 ; Pruvost *et al.*, 2005) qui augmente la fiabilité des résultats paléogénétiques obtenus. L'analyse phylogénétique et statistique se fonde sur les séquences nucléotidiques obtenues à partir de 28 extractions, 158 PCRs et 61 clones.

Le premier résultat de notre analyse démontre clairement que les aurochs qui vivaient au Néolithique en France étaient génétiquement distincts des bœufs domestiqués et ne peuvent donc pas être leurs ancêtres (Fig. 2). De plus, la diversité génétique des aurochs néolithiques en France semble faible.

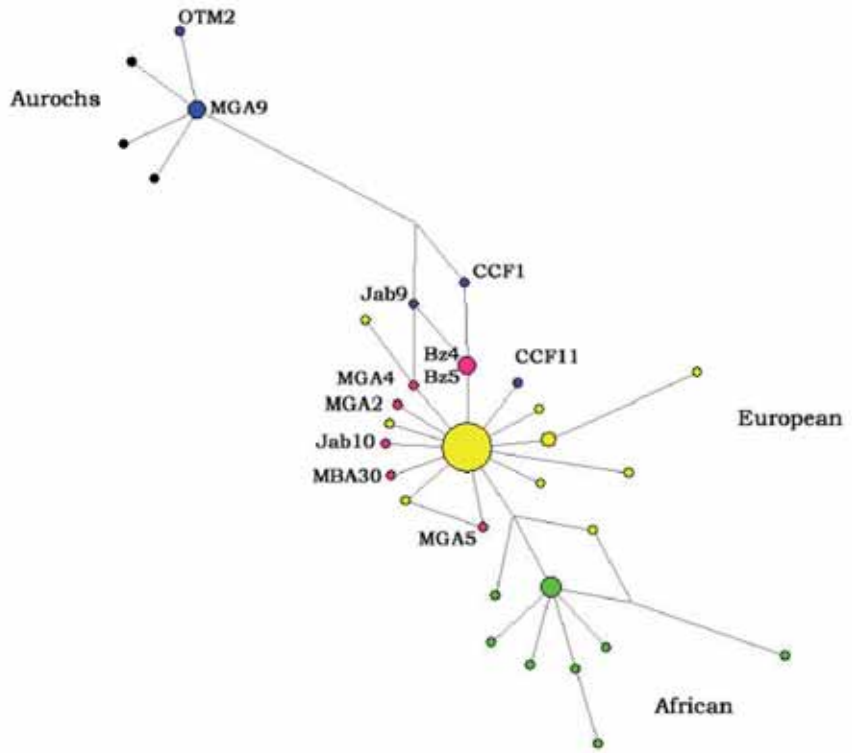


Figure 2 : Réseau statistique (« Median Joining Network ») des données paléogénétiques obtenues au cours de l'étude. Trois populations différentes sont visibles : la population des aurochs (Aurochs, cercles bleus), la population européenne (les cercles jaunes sans nom correspondent à des séquences de bœufs européens modernes, les cercles bleus nommés à des séquences obtenues à partir d'ossements déterminés comme B. primigenius, les cercles roses nommés à des séquences obtenues à partir d'ossements déterminés comme B. taurus) et la population africaine moderne (cercles verts). La taille des cercles correspond au nombre de séquences inclues.

Le deuxième résultat de l'analyse des ossements bovins du Néolithique jusqu'au Moyen Age montre que les bœufs domestiques néolithiques sont les ancêtres des bœufs actuels européens car leurs génotypes sont proches des génotypes des bœufs actuels en Europe.

La proximité des génotypes mitochondriaux entre les bœufs néolithiques français et les bœufs actuels de l'Europe et du Proche-Orient est un argument en faveur de l'hypothèse, basée sur des données archéologiques et phylogénétiques modernes, que le centre de domestication des bœufs du type taurus se trouve au Proche-Orient (Troy et al., 2001).

Rôle des sociétés humaines dans le développement de la biodiversité aquatique.

Nous assistons à une forte régression des poissons grands migrateurs, voire à leur disparition, dans la plupart des bassins hydrologiques d'Europe occidentale. De même pour certains mammifères comme la loutre (*Lutra lutra*) et le Castor (*Castor fiber*) qui font aujourd'hui l'objet d'une protection et d'un plan de « restauration » de leur aire de répartition. Les aménagements de berge et les pollutions sont considérés comme les principales causes de sa disparition. Les anciennes aire de répartition de ces espèces et leurs fluctuations au cours du temps restent encore très peu documentées de même que leur statut dans les sociétés passées.

Un premier travail sur l'histoire des espèces piscicoles, depuis la fin du Tardiglaciaire, à l'échelle de l'ensemble du bassin de la Loire a été entrepris (Marinval, 2004) et poursuivi dans le cadre de ce programme. Les scénarios diffèrent selon les espèces.

L'esturgeon européen (*Acipenser sturio*, Linné, 1758), ce migrateur anadrome a disparu de la Loire au début du 20ème siècle dans la partie amont et au milieu du 20ème siècle dans la partie plus avale. L'état des données archéozoologiques recensées montre que cette espèce est probablement arrivée assez tardivement dans les bassins versants de l'Atlantique nord de l'Europe occidentale ; il y a seulement 3000 à 4000 ans, donc bien après le réchauffement climatique du début de l'Holocène. La diminution de ses effectifs semble s'être amorcée dès le 10ème siècle en France, soit peut-être un siècle ou deux plus tard que dans les fleuves de la Baltique. Divers effets de l'anthropisation peuvent être la cause, tout comme des causes climatiques : variations climatiques du Petit Age Glaciaire). Des travaux ont montré que l'esturgeon américain (*Acipenser oxyrinchus*) était présent dans les eaux de la Baltique pendant cette phase plus froide. Il serait intéressant de vérifier s'il est parvenu également dans les eaux françaises pendant cette même période.

Quant à la carpe (*Cyprinus carpio*), elle est à ce jour, l'espèce piscicole la plus anciennement introduite (13e siècle), dans les eaux françaises, à des fins de production.

Enfin, les premières données montrent que le castor était présent avant, pendant et après la dernière glaciation tandis que la loutre semble arrivée progressivement par l'est, à partir du réchauffement climatique au début de l'Holocène.

Références citées

Bridault Anne (à paraître).- Une question de biodiversité et d'économie : les cervidés durant la transition Tardiglaciaire -Holocène dans la moitié nord de la France. In Actes de la Table ronde « La Fin du Paléolithique supérieur », Chambéry, 24-25 sept 2005, Paris : SPF.

Drucker D., Bridault A., Hobson K. A., Szuma E., Bocherens H., soumis. Does carbon-13 in large herbivores track forest environments at the Late-Glacial/Early Holocene transition? Evidence from modern and ancient ungulates. Earth and Planetary Sciences Letters. 33p, 3 fig. 2 tabl.

Hachem, L. 2001. La conception du monde animal sauvage chez les éleveurs du Rubané Récent du Bassin Parisien. in R.M. Arbogast, C. Jeunesse, J. Schibler (dir.) Actes de la Table Ronde *Rôle et statut de la chasse dans le néolithique ancien danubien, 5500-4900 av. J.C.*, Premières rencontres danubiennes de Strasbourg, nov. 1996,Verlag Marie Leidorf GmbH, p 91-111.

Pruvost M. and Geigl E.-M. 2004.- Real-time Quantitative PCR to Assess the Authenticity of Ancient DNA, *Journal of Archaeological Science*, 31, 1191-1197.

Pruvost, M., Grange, T., and Geigl, E.-M. 2005.- Minimizing DNA contamination by using UNG-coupled quantitative real-time PCR on degraded DNA samples: application to ancient DNA studies. BioTechniques 38, 569-575.

Marinval M.-C. 2004.- Les poissons migrateurs du bassin versant de la Loire (France) :bilan préliminaire de leur histoire commune avec les sociétés humaines, de la fin de la dernière glaciation jusqu'à nos jours. In : La migration des animaux : connaissances zoologiques et exploitations anthropologiques selon les espèces, les lieux et les époques. Journée d'étude Université de Liège, 22 mars 2003. Ed. L. Bodson. Université de Liège (Belgique) 2004. pp.61-94.

Troy C., MacHugh D.E., Bailey J.F., Magee D.A., Loftus R.T., Cunningham P., Chamberlain A.T., Sykes B.C. and Bradley D.G. 2001.- Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle, Nature 410, 1088-91.

Variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées et pérennité

Coordination :
Etienne DAMBRINE
Unité Cycles Biogéochimiques, INRA, 54280 Seichamps
Tél 03 83 39 40 71 - fax 03 83 39 40 69.
dambrine@nancy.inra.fr

Participants au projet :
M. LOUBERE, Malachius, Inventaires faunistiques,
A. VALLET, Entomo-Logic, P. RUFFALDI (Palynologie), Laboratoire de Chronoécologie, Université de Besançon,
J.L. DUPOUEY, Equipe Phytoécologie, INRA, 54280 Champenoux

Mots clé :
Diversité faunistique, diversité des plantes, archives, paysage, tourbière

Rappel succinct des objectifs

Ce projet fait suite au précédent projet : « Incidence des pratiques agricoles passées sur la biodiversité végétale en milieu forestier », au cours duquel nous avons montré que l'usage ancien des sols forestiers à des fins agricoles engendrait des variations de la composition de la végétation herbacée, qui pouvaient perdurer pendant de très longues périodes, voire être irréversibles à l'échelle historique (Dambrine et Dupouey 2000, Dupouey *et al.*, 2002).

Dans le présent projet, nous souhaitons :

– Evaluer l'influence de l'utilisation ancienne des sols sur la biodiversité faunistique ;
– Mesurer l'incidence relative des usages anciens et des changements climatiques sur la biodiversité de la strate arborée ;
– Analyser et modéliser sur le très long terme la pérennité des modifications de fertilité des sols induites par l'usage ancien, dans un contexte de dépôts atmosphériques changeants.

Les trois thèmes ont été largement abordés, le rapport intermédiaire (2005) faisait état de l'avancement. Ce rapport présente l'état d'avancement sur le thème 2.

Analyse pollinique de la Mardelle d'Assenoncourt (Moselle, France) : impact des pratiques agricoles sur la biodiversité végétale en milieu forestier

Participants :
Pascale RUFFALDI[1], Frédéric RITZ[2], Hervé RICHARD[1],
Etienne DAMBRINE[3] et Jean-Luc DUPOUEY[4]

[1]Laboratoire de Chrono-écologie - UMR 6565 CNRS ;
[2]Office national des Forêts ;
[3]Unité Cycles ; Biogéochimiques, INRA ;
[4]Equipe Phytoécologie, INRA

Mots clé :
Pollen, wet depressions, land use history, Lorrain, forest

Abstract

In ancient oak forests developped on neutral soils over schales of the Lorraine plateau, small (<0.1 ha) depressions filled with peat are common. The origin of these depressions is disputed. By coring one of these depressions, from the bottom to the top, we found 2 meters of a silty clay sediment dated from the VIII th to the XIV century., and two meters of oligotrophic organic peat. Pollen analysis of this core reveals 4 layers : The begining of the sediment was formed below an oak forest. Very quickly, the percentage of herbaceous pollen increases (Plantago lanceolata, Rumex, Artemisia, Urticacea). The presence of a significant proportion of aquatic plants (Potamogeton) as well as Cannabis indicates that the depressions was a pond. Throughout the Middle Ages, tree pollen decreases while the proportion of cereals shows that the area was cultivated. Tree pollen increases since the XIV th century which indicate that the area went back to forest, probably in relation with the need for fuel-wood by the local salt industry. This investigation suggest that these small depressions in present forests were made by man, or at least used by man in a cultivated context early in the Middle Ages.

1- Introduction

Les analyses paléobotaniques (palynologie, anthracologie, carpologie…) montrent que le couvert forestier s'est lentement transformé au cours des dix derniers millénaires. Des forêts de pins aux groupements singuliers dominés par les noisetiers, de la chênaie mixte aux hêtraies-sapinières mêlées d'épicéas en altitude, l'évolution des paramètres climatiques de l'interglaciaire actuel a longtemps dicté la composition et l'évolution du couvert végétal. Des différences existent bien sûr suivant les régions, dictées surtout par la position latitudinale et l'altitude. Le poids et la précocité de l'impact anthropique sur cette évolution varient également. Mais ce schéma général reste et peut s'appliquer à l'ensemble de l'Europe de l'Ouest.

En développant l'exemple des analyses récentes effectuées sur le Plateau lorrain et la vallée de la Moselle, on peut décrire la mise en place de la forêt holocène de cette région. Des sites ont faits l'objet d'analyses polliniques (Blouet, 1996 ; Ruffaldi, 1999, 2000 ; Koenig et Ruffaldi, à paraître ; Ruffaldi et Blouet, ACR en cours). Les forêts boréales se sont installées progressivement au cours de l'interstade Bølling-Allerød (environ 12 800 à 11 000 av. J.-C.), mise en place interrompue par le retour de conditions climatiques plus rudes au Dryas récent (11 000- environ 9 600). Les pins et les bouleaux du Préboréal (environ 9 600-8 000) sont

remplacés par des valeurs importantes de noisetier pendant le Boréal (8 000-6 900). Durant l'Atlantique ancien (6 900-4 800), la chênaie mixte (chênes, ormes, tilleuls essentiellement) est le peuplement dominant. Les transformations de l'Atlantique récent (4 800-3 400) se marquent surtout par une réduction de la chênaie. Les taux importants d'aulne et de hêtre caractérisent le Subboréal (3 400-2 700). Au Subatlantique (2 700 av. J.-C. à nos jours), les chênaies-charmaies dominent les Plateaux lorrains. Les déforestations sont surtout marquées à l'époque romaine et au Moyen-Age. L'analyse présentée ici recouvre les 1 500 dernières années et montre l'impact passé des activités humaines dans un contexte à présent forestier.

2- Présentation du site

Dans les forêts Lorraines, sur les terrains marneux du Keuper, on trouve de très nombreuses mardelles, ou mares tourbeuses. Ces mares occupent une surface de quelques ares ou dizaine d'ares. Elles sont couvertes par une végétation oligotrophe très surprenante de sphaignes et de bouleaux, tandis que les zones qui les entourent sont occupées par des taillis de charme sous futaie de chêne, typique de sols neutres. Ces mardelles comportant un tapis de Sphaignes posés sur une épaisseur de tourbe constituent une réplique miniature d'une « Boulaie pubescente tourbeuse de plaine ». Elles présentent un intérêt floristique et abritent parfois des espèces rares comme le Trèfle d'eau (*Menyanthes trifoliata*), la Laîche tronquée (*Carex curta*) ou encore une mousse : *Dicranodontium denudatum*, ces deux dernières espèces ayant un caractère plutôt montagnard (Letang, 2004).

Trèfle d'eau (Menyanthes trifoliata)

La mardelle située en parcelle 82 du bois des Capenottes, à côté d'Assenoncourt (département de la Moselle) mesure une quarantaine de mètres dans sa plus grande longueur et l'épaisseur de sédiment noyé est de près de 4m. Elle fait partie de ces groupements avec présence de sphaignes. Elle occupe une superficie de 12,8 ares et présente au centre des touradons de laîches (*Carex rostrata, C. elongata*) et des tapis de sphaignes (*Sphagnum flexuosum, S. palustre, S. squarosum*), colonisés par des bouleaux pubescents (*Betula pubescens*) et des bourdaines (*Frangula alnus*), entourés d'une ceinture d'eau libre et de saules (*Salix cinerea*). On note également la présence, à l'ouest, d'une zone à trèfle d'eau (*Menyanthes trifoliata*). Un transect effectué d'ouest en est a permis de mettre en évidence un remplissage variant de 2,80 m à 3,60 m.

Laîche tronquée (Carex curta)

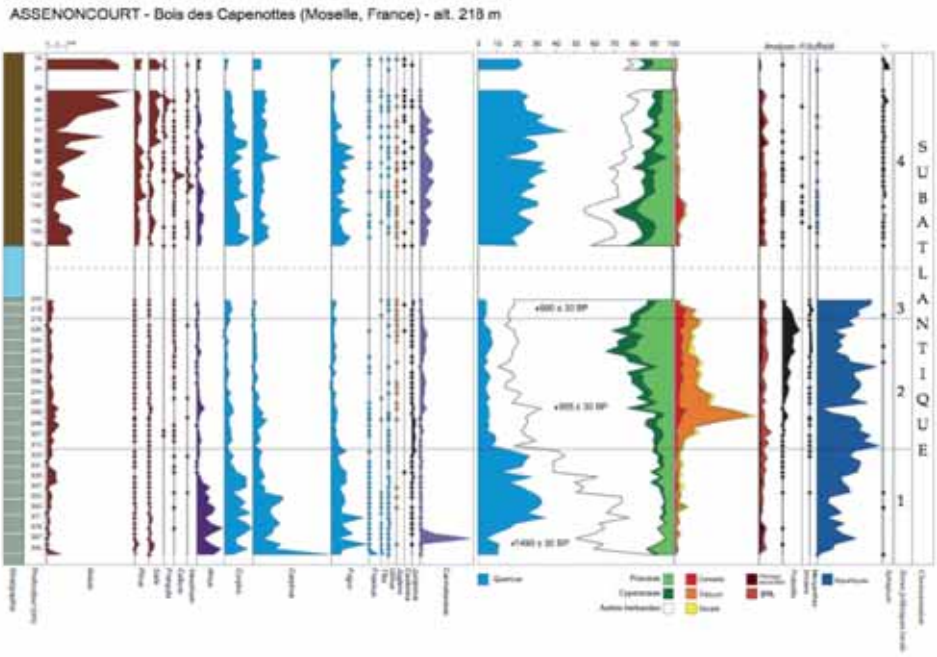
Bourdaine (Frangula alnus)

Ces milieux particulièrement propices à la conservation du matériel sporopollinique ont toujours attiré les palynologues (Müllenders et Haesendonck, 1963 ; Coûteaux, 1969a) qui trouvaient là des sites d'analyses dans des régions où les zones tourbeuses, recherchées par cette discipline, faisaient souvent défaut. Leur origine a souvent été discutée : sont-elles le fruit de phénomènes naturels ou des formes héritées d'activités anthropiques ? Certains espéraient avoir affaire à des pingos de petite taille, résultat de la fonte de lentilles de glace isolées, qui pourraient fournir une sédimentation continue depuis la fin des temps glaciaires. La proximité de ces zones humides et rondes avec des sites archéologiques a souvent fait pencher la balance en faveur d'une origine anthropique. Elles auraient pu servir d'abreuvoir, de fosses à rouir ou de carrière d'argile. D'ailleurs quelques-unes sont bien d'authentiques « mares » fossiles. Certaines auraient une origine naturelle liée à des soutirages localisés. Il est tentant en effet de lier la densité de ces mardelles aux niveaux géologiques sous-jacents riches en sel (Barth *et al.*, 2001), concentrés dans les niveaux du Keuper (comme c'est le cas ici). Les exploitations de sel par l'homme sont très anciennes, en particulier dans cette région (Olivier, 2003, 2001). Le lien entre exploitation du sel par l'homme-soutirage-création de mardelles reste toutefois encore à établir. Une analyse systématique d'une zone géographique riche en mardelles et en sites archéologiques liés à l'exploitation du sel pourrait résoudre ce problème.

Saule (Salix cinerea)

La séquence analysée présente un enregistrement de 4 m de profondeur avec des sédiments argilo-silteux de la base jusqu'à 2 m. Ces sédiments se présentent sous la forme d'une succession de lits fins (mm) alternés, argilo-limoneux clairs et de lits foncés plus organiques. Une tourbe fibreuse recouvre ces sédiments jusqu'au sommet. Il faut également signaler la présence d'une poche d'eau de 40 cm, entre 1,60 et 2 m de profondeur, engendrant ainsi une zone sans pollen.

Le sondage a été effectué à l'aide d'une sonde russe manuelle de type GIK. Les échantillons prélevés sont préparés selon la méthode du laboratoire de Chrono-écologie, avec acétolyse et traitement à la soude et au chlorure de zinc. Les sédiments sont riches en matériel sporo-pollinique, une moyenne de 500 grains de pollen par échantillon a donc été comptée. Les résultats sont présentés en fréquences relatives (figure ci-après).



La date obtenue à la base de la séquence souligne le caractère récent du remplissage et la dilatation de la séquence (400 cm pour 1500 ans) permettra une approche détaillée de l'impact de l'homme sur le couvert végétal. Les résultats sont comparés aux références polliniques strictement locales, encore peu nombreuses (Ruffaldi, 1999, 2000 ; Ruffaldi et Blouet, ACR en cours) et aux analyses extra-régionales faites sur le département des Ardennes (Mullenders, 1960 ; Lefèvre *et al.*, 1993), sur la Belgique et le Luxembourg (Munaut, 1967 ; Coûteaux 1969 a et b ; Gilot *et al.*, 1969 ; Munaut et Paulissen, 1973 ; Guiot et Coûteaux, 1992), sur le Bassin Parisien (Van Zeist *et al.*, 1980 ; Leroyer, 1997), sur les Vosges (Woillard, 1975 ; Janssen, 1996) et sur le Jura (Wegmüller, 1966 ; De Beaulieu *et al.*, 1994 ; Gauthier, 2001 ; Gauthier *et al.*, 2005).

3- Analyse pollinique

L'analyse pollinique du sondage nous révèle un enregistrement attribuable en totalité au Subatlantique (2700 BP à nos jours), (figure 3). La présence de Carpinus et surtout de Juglans nous permet plus particulièrement de soutenir son attribution aux deux derniers millénaires. Ces faits sont confirmés par la datation radiocarbone effectuée sur les sédiments de la base du remplissage.

La base du diagramme est caractérisée par un couvert forestier dense avec des taux de pollen arboréens avoisinant les 85% ; la forêt est de type chênaie-charmaie mélangée de hêtre et de noisetier. Le couvert herbacé, et en particulier les plantes liées à la présence de l'homme (Indices polliniques d'Anthropisation, IPA, tels que Plantago lanceolata, Artemisia, Chénopodiacées, Urticacées …), présente des valeurs faibles.

Ces enregistrements signent une image d'un paysage fortement boisé et pourrait correspondre à la fin de la période des Grandes Invasions (début VIIe siècle) qui en engendrant une grande instabilité dans les populations autochtones, a créé l'abandon des cultures et des pâturages, recolonisés par la végétation arborescente (Behre, 1988 ; Richoz *et al.*, 1994 ; Rösch, 1992 ; Gauthier, 2001).

Très rapidement, on note une augmentation dans les valeurs des herbacées, en particulier les Poacées, avec une reprise des indices polliniques d'anthropisation (exemple : *Plantago lanceolata, Rumex, Artemisia, Urticacées*), qui signerait la reconquête des espaces forestiers et des terres éventuellement abandonnées à la période précédente.

La présence en pourcentages élevés de plantes aquatiques (*Potamogeton, Sparganium*) et hygrophiles (*Nymphea, Typha*) montre que la mardelle est en eau, puisque ces plantes sont caractéristiques d'eaux fraîches des étangs neutres ou alcalins. Cette mardelle a d'ailleurs été utilisée temporairement comme zone de rouissage de la fibre textile de Cannabis puisque l'on observe à 387 cm des valeurs élevées de cette plante (33 %). Les enregistrements polliniques montrent une présence constante de Cannabis jusqu'à 50 cm (valeur comprise entre 1 % et 10 %) attestant de la culture de la plante au voisinage du site.

A partir de 320 cm, les valeurs des taxons arboréens chutent brutalement et l'augmentation des valeurs des Céréales atteste d'une phase d'anthropisation très marquée.

Les datations radiocarbone nous permettent d'attribuer cette première zone (zone 1) au Haut Moyen-Age. Durant cette période, la forêt domine les paysages et, comme le retrace Fourquin (in Gauthier, 2001), « La civilisation Mérovingienne reste une civilisation du bois » qui utilise les forêts pour l'élevage, les défrichements sont limités et les pâturages assez rares. A partir de 355 cm, les valeurs des céréales et en particulier du blé augmentent. Parallèlement, les taux des arbres, comme *Carpinus, Fagus* et *Alnus* chutent. Quercus est toujours abondant ; il est peut-être épargné, car ses glands étaient souvent utilisés pour la nourriture des porcs (Heitz-Weniger, 1977), mais il peut s'agir aussi de la traduction d'une production pollinique plus forte des chênes, moins concurrencés à cette époque par d'autres essences.

La zone 2 marque une forte phase d'anthropisation caractérisée par des valeurs très élevées de *Triticum* ainsi que de Secale et d'autres Céréales. Les IPA (particulièrement *Plantago lanceolata*, les *Chénopodiacées* et *Rumex*) augmentent également. Cet essor agricole coïncide avec une intensification des défrichements (valeurs des AP < 30%) et correspond au Bas Moyen-Age. A partir de 210 cm (début de la zone 3), les valeurs des Céréales et des IPA chutent. Ce niveau est daté par le ^{14}C de 660 ± 30 BP, c'est-à-dire après calibration à 2 ? entre 1283 et 1394 de notre ère. Le XIVe siècle est maintenant souvent décrit par les palynologues comme une phase de déprise agricole (Rösh, 1992 ; Galop, 1998 et 2000 ; Dumayne-Peaty, 1999 ; Gauthier, 2001 ; Richard et Gauthier, ce volume). La crise économique, les guerres, les épidémies, et peut-être les premiers effets du Petit Âge Glaciaire (Magny, 1993 et 1995 ; Messerli *et al.*, 2000) ont des répercussions souvent identiques dans la plupart des diagrammes polliniques européens. Le déclin des activités anthropiques, fréquemment accompagné d'une régénération du couvert forestier, est alors visible.

L'enregistrement pollinique est ensuite interrompu par un trou d'eau correspondant au radeau flottant de la tourbière. A partir de 160 cm, qui correspond au début de la tourbification, on observe l'installation sur le site de taxons inféodés aux milieux tourbeux : Betula, Salix, Frangula, Calluna, Ericaceae (Vaccinium) et dans les herbacées quelques pollen de Drosera. Parallèlement, les taux de Céréales chutent vers des valeurs inférieures à 5%.

La mardelle est toujours en eau jusqu'en fin de zone 3, mais on voit apparaître en milieu de zone 2 des grains de pollen de Menyanthes trifoliata, plante que l'on rencontre dans les groupements de tourbières de transition et tremblants, se développant dans les processus d'atterrissement des plans d'eau. On peut noter également des valeurs importantes de pollen de Potentilla type, qui pourrait être Potentilla palustris, caractéristique également de ces groupements. Se développant dans des situations où l'alimentation en eau est à la fois minéralotrophique et ombrotrophique, ces groupements de transition préfigurent une évolution vers des tourbières (Manneville *et al.*, 1999).

Ensuite, cette végétation évolue vers une acidification du milieu local mis en évidence par l'apparition et le développement d'espèces acidiphiles pionnières telles Drosera, Vaccinium et les Sphaignes. Dans un second temps, des espèces plus acidiphiles s'implantent comme Calluna. En fin de dynamique, se met en place un milieu boisé avec Frangula, Betula et Pinus. Cette dynamique est bien visible sur le diagramme à partir du milieu de la zone 2 et dans la zone 3. Le processus d'atterrissement se poursuit jusque dans la zone 4.

4- Conclusion

La dilatation de la sédimentation, la fiabilité du calage chronologique, la qualité du matériel sporo-pollinique conservé et la diversité taxonomique font de cette analyse un outil d'importance pour reconstituer

l'évolution de la végétation liée directement à l'humidité de cette mardelle et, au-delà, le couvert végétal local. A travers cette évolution « naturelle » s'inscrivent parfaitement les changements environnementaux générés par les phénomènes socio-économiques les plus marquants des deux derniers millénaires, comme les déprises des VIe-VIIe et du XIVe siècles.

Ces résultats soulignent donc le potentiel exceptionnel de ces milieux particuliers qui permettent une approche très fiable de l'évolution de l'environnement local et régional. Une analyse plus systématique de ces remplissages, liée à un inventaire des sites archéologiques et des données historiques locales, doit maintenant être entreprise.

Vis à vis des nombreuses hypothèses proposées pour expliquer l'origine des mardelles, la mardelle d'Assenoncourt apparaît comme une forme anthropique probable, puisque l'enregistrement commence au VIe siècle. L'origine périglaciaire de ces dépressions paraît donc devoir être écartée. L'analyse pollinique atteste dès le fond d'une activité humaine (peu de chêne, dominance du charme, présence de Céréales et surtout des IPA). De plus, la mare en eau est utilisée très rapidement comme fosse à rouissage. Il est néanmoins possible qu'elle n'ait pas été creusé par l'homme, mais que l'homme se soit servi d'une dépression qui se serait créée par soutirage vers le Ve siècle. Le litage du sédiment suggère une activité agricole à proximité immédiate, avec une succession, durant tout le Moyen-Age, de phases d'érosion (peut-être liées à la culture) et de phases d'accumulation de sédiments organiques, qui pourraient illustrer des abandons temporaires. Le développement conjoint de la forêt alentour et de la tourbe organique dans la mardelle pourrait témoigner de l'orientation vers la production de bois de feu de cette zone géographique, devant les exigences de l'industrie des salines (Degron 1990).

Outre leur intérêt botanique et hydrologique, ces mardelles apparaissent comme des archives irremplaçables des évènements historiques dans la Lorraine rurale. A tous ces titres, elles méritent une protection.

Références bibliographiques :

Ruffaldi P., Ritz F., Richard H., Dambrine E. Et Dupouey J.L. 2006 Analyse pollinique de la mardelle d'Assenoncourt (Moselle, France) : impact des pratiques agricoles sur la biodiversite vegetale en milieu forestier. Colloque Silva 2004. INRA-ONF-DRAC editions (sous presse)

Perspectives :

Thème 1 : Achever l'analyse des données fauistique sur le thème 1

Thème 2 : Analyser le contenu palynologique de 2 autres Mardelles situées dans le même environnement

Thème 3 : Publier les résultats de simulations

Interactions biodiversité végétale – changements globaux à la transition Crétacé inférieur – Crétacé supérieur d'Europe Occidentale

Coordination :
Bernard GOMEZ,
UMR 6118 Géosciences Rennes, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu,
bâtiment 115, Avenue de Général Leclerc, F-35042 Rennes cedex.
Frédéric THEVENARD,
UMR 5125 PaléoEnvironnements PaléobioSphère, Université Claude Bernard Lyon 1,
Bâtiment Darwin-A, 7 rue R. Dubois, F-69622 Villeurbanne cedex.

Participants au projet :
Anne-Marie AUCOUR, Clément COIFFARD, Véronique DAVIERO-GOMEZ,
Gaëtan GUIGNARD, Marc PHILIPPE,
UMR 5125 PaléoEnvironnements PaléobioSphère, Université Claude Bernard Lyon 1,
Yann HAUTEVELLE, Raymond MICHELS,
UMR7566-G2R,
Didier NERAUDEAU, Vincent PERRICHOT,
UMR 6118 Géosciences Rennes.

Mots clés :
Plantes terrestres crétacées, changements environnementaux, morpho-anatomie, isotopes, biomarqueurs.

Abstract

We used fossil plant assemblages from the Cretaceous (-112 to - 86 Ma) of Europe to (1) follow the changes in landscapes, communities and populations (angiosperms vs. gymnosperms) and (2) document the plant adaptations to global changes in atmospheric CO_2 partial pressure, temperature and sea level.

Three main conclusions arose:

– The response to water stress involved the combination of macro-, micro- and ultra-structural characters (protection against irradiance, reduction of air circulation, reduction of water loss, trapping of atmospheric moisture) that have both taxonomic and environmental values. Isotopic measurements led to the conclusions that intrinsic water use efficiency (WUE) was higher for Cretaceous gymnosperms than for their nearest living equivalents, and that the WUE was not controlled by the stomatal density.

– A new experimental approach was developed based on artificial maturation of extant plants by confined pyrolysis in order to interpret plant biomarker assemblages in terms of fossil plant diversity. Living representatives of conifers and angiosperms were selected for the experiment. Our first results showed that the distribution of plant biomarkers formed by pyrolysis conditions is consistent with those of the fossil plants in sediments.

– The Wagner's Parcimony Method applied to Cretaceous European floras led to a model of spatio-temporal replacement of gymnosperms by angiosperms from freshwater to coastal marine environments. The changes in vegetation during the Middle Cretaceous are correlated to the main ecological changes.

Principaux résultats

L'objectif était de suivre la transformation des paysages, des communautés et des populations (niveau synécologique) et les adaptations des végétaux en réponse aux changements globaux (niveau autécologique) sur la période de transition entre le Crétacé inférieur et supérieur. Elle présente la conjonction de pressions partielles de CO_2 atmosphérique globalement élevées et fluctuantes et de périodes de réchauffement et d'élévation du niveau marin (phases transgressives). Elle couvre une trentaine de millions d'années, de –112,2 ± 1,1 à –85,8 ± 0,5 Ma, de l'Albien au Coniacien. Elle peut nous permettre de tester des scénarios d'évolution de la biodiversité végétale dans les écosystèmes terrestres avec un pas de temps de 2 à 3 Ma. L'élévation du niveau marin a vraisemblablement joué sur la fragmentation des habitats (isolement par mise en place de barrières naturelles, insularisation), qui peut apparaître comme un moteur des adaptations intensifiant les phénomènes de compétitions. Les questions posées étaient les suivantes : Y-a-t-il des champions des environnements instables ? Certaines espèces étaient-elles plus ubiquistes que d'autres et pourquoi ? Comment les Angiospermes ont-elles conquis les milieux côtiers ? Etaient-elles compétitives dans cet environnement ou le sont-elles devenues secondairement ? Comment peut-on expliquer la régression d'un grand nombre de formes gymnospermiennes ?

Nous avons ciblé les points suivants :

– les adaptations et réponses des Gymnospermes et Angiospermes au stress hydrique dans un contexte d'effet de serre,
– la mise au point d'une méthodologie permettant de documenter la biodiversité végétale à travers les marqueurs moléculaires des sédiments,
– la dynamique spatiotemporelle de conquête et de compétition Gymnospermes-Angiospermes au Crétacé.

Les restes étudiés proviennent de gisements d'Europe de l'Ouest, situés à une paléolatitude d'environ 30°N. Les données de terrain sont complétées par une analyse bibliographique des gisements crétacés d'Europe Occidentale (pro parte thèse C. Coiffard).

L'approche morpho-anatomique des adaptations environnementales s'appuie sur l'observation microscopique des cuticules fossiles et actuelles montrant des plasticités phénotypiques adaptatives permettant la résistance au stress hydrique ponctuel ou permanent par limitation des pertes d'eau de la plante. Les analyses comparatives morpho-anatomiques des caractères xériques sont basées sur des plantes actuelles (essentiellement Nerium oleander Apocinacées, et Blossfeldia liliputana Cactacées).

Nous avons pu mettre en évidence quatre schémas adaptatifs qui se combinent les uns les autres :

– protection contre le rayonnement solaire,
– réduction des circulations d'air asséchant,
– réduction partielle de l'évapotranspiration,
– piégeage mécanique de l'eau externe.

Les réponses morpho-anatomiques foliaires et cuticulaires aux différentes contraintes xériques (rayonnement solaire intense, circulation d'air asséchante, évapotranspiration accrue, perte d'eau libre) nous montre que les limitations du rayonnement solaire sont essentiellement dues à des adaptations foliaires ; les milieux confinés limitant les circulations d'air ne sont pas réellement des adaptations foliaires mais plutôt des acquisitions de poils et des arrangements stomatiques particuliers ; la limitation de l'évapotranspiration est une adaptation concernant essentiellement les appareils stomatiques au niveau de leur morphologie ; le piégeage de l'eau est assuré par des adaptations épidermiques et par la présence de poils à la surface des cellules épidermiques.

La densité et l'indice stomatique (DS et IS) sont des paramètres morpho-anatomiques dont l' étude a apporté des résultats prometteurs pour la reconstitution de la pression partielle de CO_2 atmosphérique. Ces paramètres ont été mesurés en parallèle avec la composition isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) sur des Gymnospermes crétacés afin d'évaluer d'une part l'effet de stress hydriques ou haliques sur les valeurs de DS et IS et d'autre part le rôle de la DS dans le contrôle des échanges gazeux. Les valeurs de $\delta^{13}C$ et DS (ou IS) sont moins élevées pour des Gymnospermes trouvés en contexte fluviolacustre, que pour ceux des milieux marins littoraux. La gamme des valeurs de $\delta^{13}C$ apparaît également plus large pour les espèces de milieux marins littoraux. Les gammes de valeurs isotopiques observées en milieu marin-littoral sont compa-

rables à celles observées sur les glycophytes actuelles soumises à un stress halique ou sur les halophytes. Ces résultats montrent une augmentation importante de DS et IS pour les espèces Gymnospermiennes soumises à un stress halique. Le modèle du fractionnement isotopique du carbone nous a permis d'estimer l'efficacité intrinsèque vis-à-vis de l'usage de l'eau (EUA). L'hypothèse d'une augmentation de l'EUA due à une baisse de la DS (et à une baisse de la conductance stomatique) n'est pas vérifiée pour les Gymnospermes crétacés. Les Gymnospermes des milieux marins littoraux présentent en effet une DS et une EUA plus élevés que ceux trouvés en contexte fluviolacustre. Ils montrent des EUA plus élevés que ceux des équivalents actuels bien que les valeurs de DS soient similaires.

La plupart des études publiées sur le traçage moléculaire de la biodiversité dans les sédiments anciens, corrélant les biomarqueurs de plantes actuelles avec des plantes fossiles se basent sur la comparaison avec le contenu moléculaire de macrofossiles exceptionnellement préservés et d'ambres. Cependant, la diagenèse précoce modifie la signature biochimique originale (perte partielle de fonctions labiles). Les comparaisons directes entre les signatures moléculaires de plantes actuelles et fossiles ne sont donc pas toujours aisées. De plus, la valeur chimiotaxonomique des biomarqueurs de la majorité des familles ou ordres végétaux n'a pas encore été établie.

Nos résultats montrent que la technique de pyrolyse confinée, qui a été développée initialement pour l'étude de la maturation thermique des kérogènes, peut être appliquée avec succès pour corréler les compositions moléculaires de végétaux actuels avec leurs équivalents fossiles. Une étude systématique sur 15 espèces différentes de conifères, représentant la majorité des familles a été réalisée. Les premiers résultats révèlent que les signatures moléculaires obtenues sont toutes conformes à celles observées dans les sédiments anciens. Des comparaisons entre espèces d'un même genre ne montrent pas de différences moléculaires. Par contre des différences existent entre genres et a fortiori entre familles. Ces différences de compositions moléculaires obtenues par voie expérimentale suggèrent donc que des distinctions chimiotaxonomiques doivent aussi exister entre des échantillons fossiles. Pour les conifères, l'identification systématique des différences de compositions moléculaires et des critères d'identification de familles, genres et espèces est en cours. L'application de la méthodologie expérimentale aux familles d'Angiospermes du Crétacé pour lesquelles nous avons déterminé des spécimens dans les séries étudiées est également en cours.

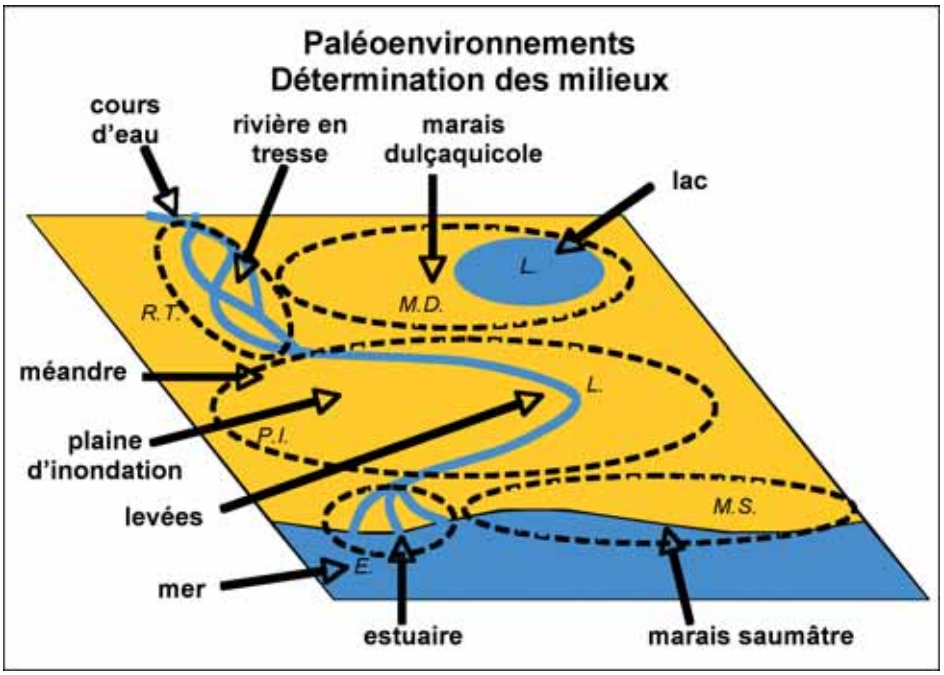


Figure 1 : Visualisation des différents types paléo-milieux étudiés. Ces paléo-milieux ont essentiellement été différenciés sur la base de données sédimentologiques bibliographiques et de terrain.

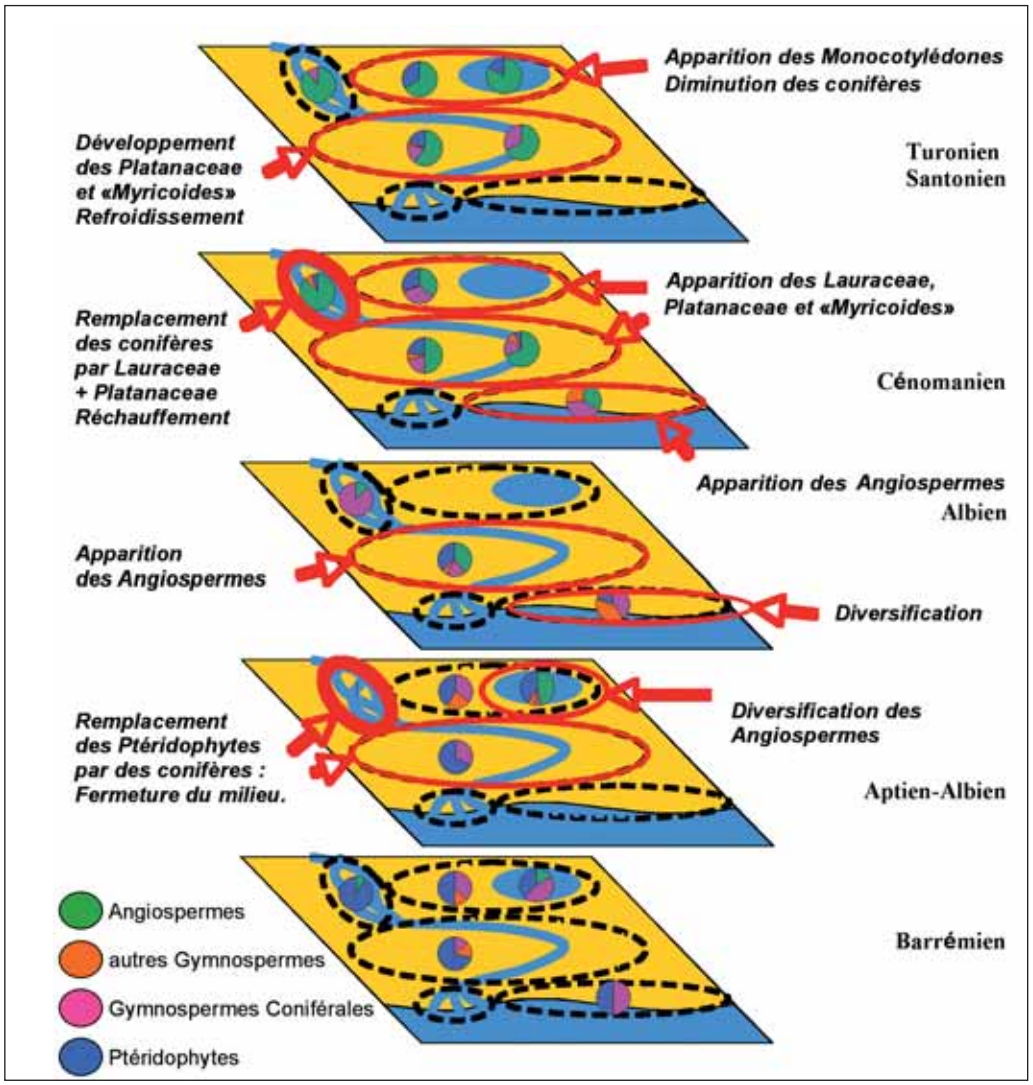


Figure 2 : Schémas synthétiques des conquêtes et compétitions entre flores au cours du Crétacé dans les différents milieux d'études.

La méthode de Parcimonie de Wagner a été utilisée pour regrouper les gisements en fonction de leur composition floristique pour mettre ainsi en évidence un modèle de conquête et de compétition Gymnospermes-Angiospermes au Crétacé. Ces groupements montrent une bonne correspondance avec les milieux de dépôts. Ceci conduit donc à un regroupement des gisements correspondant au même type de végétation. Ces résultats permettent un suivi de la composition taxonomique des flores du Crétacé d'Europe occidentale en fonction des milieux.

Les changements de végétation du Crétacé moyen sont corrélés avec les changements écologiques majeurs (blocs diagrammes figures 1 et 2). En particulier, le refroidissement et la phase humide de l'Aptien supérieur ont provoqué une fermeture des milieux entraînant une diminution de certains types de fougères (Matoniaceae) au profit des Conifères. Les deux phases de réchauffement (Albien inférieur et Albien/Cénomanien) sont associées avec un accroissement des Angiospermes avec l'apparition des nouvelles familles (Eudicotylédones à l'Albien, Lauraceae et Platanaceae au Cénomanien). Ce changement brutal pourrait être dû à la migration d'éléments tropicaux. Enfin, le refroidissement (et l'humidification ?) du Turonien supérieur est associé à la diversification de certains groupes, en particulier parmi les Angiospermes arborescentes (e.g. Platanaceae).

Conclusions et perspectives

Les analyses comparatives des caractères xériques nous ont permis de mettre en évidence le fait qu'une espèce ne répond pas à un stress hydrique par la mise en place d'un seul caractère xérique mais par une combinaison de caractères morpho-anatomiques ou par une variation des proportions de différents patterns ultrastructuraux. Cette combinaison de caractères a, à la fois, une valeur taxonomique et une valeur environnementale. L'analyse morpho-anatomique et ultrastructurale de plantes aquatiques et halophytes strictes nous permettra d'infirmer ou de confirmer cette première conclusion. Les mesures isotopiques nous ont d'autre part permis de montrer que l'efficacité intrinsèque vis-à-vis de l'usage de l'eau (EUA) pour les Gymnospermes crétacés devaient être plus élevée que pour leurs équivalents actuels et que l'EUA n'est pas contrôlée par la densité stomatique.

La pyrolyse confinée d'échantillons de plantes actuelles conduit bien à l'obtention de signatures géochimiques identiques à celles rencontrées dans les sédiments anciens. Nous disposons donc d'une méthodologie expérimentale permettant d'établir des corrélations entre signatures moléculaires fossiles et classification systématique des plantes supérieures. L'étude systématique de 15 espèces différentes de conifères, représentant la majorité des familles, a été réalisée. Ces résultats montrent l'intérêt d'étendre le catalogue des signatures moléculaires aux taxa angiospermiens, critiques pour l'étude du Crétacé.

La méthode de Parcimonie de Wagner nous a permis de suivre la composition taxonomique des flores du Crétacé d'Europe occidentale en fonction des milieux. Elle permet de montrer que les changements de végétation du Crétacé moyen sont corrélés avec les changements écologiques majeurs. Ce scénario mis en place pour l'Europe occidentale pourrait être élargi à l'échelle des continents et des grandes migrations floristiques.

Principales références bibliographiques

COIFFARD C., GOMEZ, B., NEL, A. & THEVENARD, F. (2004) – Application de la méthode de Parcimonie de Wagner à l'étude synécologique de flores de l'Albien et du Cénomanien d'Europe. *Annales de Paléontologie*, 90 : 175-186.

COIFFARD, C., GOMEZ, B., KVACEK, J. & THEVENARD, F. (sous presse) – Early Angiosperm ecology, evidence From the Albian-Cenomanian of Europe. *Annals of Botany*.

GOMEZ, B., DAVIERO-GOMEZ, V., PERRICHOT, V., THEVENARD, F., COIFFARD, C., PHILIPPE, M. & NERAUDEAU, D. (2004) – Meso- and megaremains of fossil plants from the Albian-Cenomanian of Charente-Maritime (SW, France). *Annales de Paléontologie*, 90 : 147-159.

GUPTA, N.S., BRIGGS, D.E., COLLINSON, M.E., EVERSHED, R.P., MICHELS, R., JACK, K.S. & PANCOST, R.D. (sous-presse) – Evidence for the in-situ polymerisation of labile aliphatic organic compounds during the preservation of fossil leaves: implications for the organic matter preservation. *Organic Geochemistry*.

HAUTEVELLE, Y., MICHELS, R., MALARTRE, F., TROUILLER(2006). A.. Vascular plant biomarkers as proxies for paleoflora and palaeoclimatic changes at the Dogger/Malm transition of the Paris basin (France). *Organic Geochemistry* 37, 5, 610-625.

HAUTEVELLE Y., MICHELS R., LANNUZEL F., MALARTRE F. and TROUILLER A. (sous presse) The Confined Pyrolysis of Extant Land Plants: Contribution to Paleochemotaxonomy. *Organic Geochemistry*.

NERAUDEAU, D., ALLAIN, R., PERRICHOT, V., VIDET, B., DE BROIN, F., GUILLOCHEAU, F., PHILIPPE, M., RAGE, J.-C. & VULLO, R. (2003) – Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanien inférieur de Fouras (Charente-Maritime, sud-ouest de la France). *C.R. Palevol*, 2 : 221-230.

NERAUDEAU, D. (2005) – Les bassins paraliques, sites privilégiés pour les fossilisations exceptionnelles (Lagerstätten) et les reconstitutions paléogéographiques. *C.R. Palevol*., 4 : 1-6.

NERAUDEAU, D., VULLO, R., GOMEZ, B., PERRICHOT, V. & VIDET, B. (2005) – Stratigraphie et paléontologie (plantes, vertébrés) de la série margino-littorale Albien terminal-Cénomanien basal de Tonnay-Charente (Charente-Maritime, France). C.R.

PHILIPPE, M., CUNY, G., BAMFORD, M., JAILLARD, E., BARALE, G., GOMEZ, B., OUAJA, M., SENGBUSCH, P. von, THEVENARD, F. & THIEBAUT, M. (2003) – Metapodocarpoxylon libanoticum (Edwards) Dupéron-Laudoueneix and Late Jurassic-Early Cretaceous continental biogeography. *Journal of Biogeography*, 30 : 389-400.

THEVENARD, F., GOMEZ, B. & DAVIERO-GOMEZ, D. (2005) – Xeromorphic adaptations of some Mesozoic Gymnosperms. A review with paleoclimatological implications. *C.R. Palevol*., 4 : 67-77.

Dynamique de la diversité à différentes échelles de temps : petits et grands mammifères comparés. Exemple des mammifères cénozoïques d'Europe

Coordination :
Serge LEGENDRE,
UMR 5125 « Paléoenvironnements et Paléobiosphère », Bât. Géode, Campus de la Doua,
Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne Cedex.
Tél.: 04 72 44 62 47. Fax: 04 72 44 83 82.
Serge.Legendre@univ-lyon1.fr

Participants au projet :
Gilles ESCARGUEL, Christophe LECUYER, Loïc COSTEUR,
Marie-Anne HERAN, Olivier MARIDET,
UMR 5125 « Paléoenvironnements et Paléobiosphère », Univ. Lyon 1

Jean-Pierre AGUILAR,
5554 « Institut des Sciences de l'Evolution », Univ. Montpellier 2

Sophie MONTUIRE, Christelle TOUGARD, Nicolas NAVARRO,
UMR 5561 « Biogéoscience », Univ. Bourgogne, Dijon

Mots-clés :
Mammifères, Cénozoïque, Richesse spécifique, Variabilité morphologique, Climat

Abstract

The completeness of the analyzed fossil record (Paleogene mammalian faunas from the Massif Central, France) at the biochronological unit level has been evaluated. The test is based on the statistical estimation, for each biochronological unit, of the overall phyletic richness, given the observed distribution of lineages in the sampled localities. More than 80 % of the species are collected.

Oxygen isotope compositions of phosphate have been measured from rodent teeth in order to establish a continental climatic curve.

The relationship between species richness and climatic parameters is high for rodents, whereas it is weaker for ungulates. The very high correlation for rodents ($R^2 > 0.8$ for several families) means that a high percentage of the species distribution is controlled by climate, and especially temperatures. It is less important for large mammals ($R^2 < 0.4$). For ungulates, when considering only body weight, climatic parameters explain better small artiodactyl species richness (body mass less than 45 kg) than large artiodactyl ones (body mass over 45 kg).

Morphological variability of the pitymyan rhombus in arvicoline teeth seems to correlate with climatic conditions. Morphological structures are evidenced, correlated with geography and elevation, whereas no genetical structure could be observed in extant arvicoline populations.

L'étude des facteurs influençant la dynamique et le maintien de la biodiversité s'est essentiellement effectué à deux échelles de temps : études « instantanées » basées sur la biologie de la conservation et approches sur de longues périodes à partir des données paléontologiques. Ce projet cherchait à conduire des analyses régionales, en se basant sur le registre fossile des mammifères, essentiellement rongeurs et ongulés, extrêmement bien documenté en Europe occidentale du Paléogène au Récent (de 40 Ma à l'Actuel).

La relation entre la dynamique de la richesse spécifique et l'évolution des climats a été étudiée en comparant les grands et les petits mammifères, et la réponse couplée des processus micro-évolutifs dans des lignées-clés (signal morphologique chez les arvicolidés et bovidés) et les perturbations climatiques.

Les analyses géochimiques des compositions isotopiques de l'oxygène dans les phosphates des dents permettent de quantifier les climats du Tertiaire, tandis que les analyses de l'ADN ancien dans les populations de deux sites de la fin du Quaternaire permettent de mettre en relation variabilité morphologique, variabilité génétique, richesse taxonomique et climat.

Résultats méthodologiques

Les analyses ont porté sur les données extraites d'une base de données sur les faunes de mammifères cénozoïques d'Europe occidentale et les mammifères actuels des différents continents. Cette base de données a été construite en regroupant les différentes données accumulées depuis près de 20 ans sur les faunes fossiles et actuelles. Elle comprend, pour les faunes actuelles, les données d'ordre climatique et environnemental. Elle a été récemment complétée par les données compilées à l'occasion de deux thèses (Maridet, 2003 ; Costeur, 2005). Son architecture a été finalisée au cours du premier semestre 2005, et son interface utilisateur est en cours de réalisation.

A l'aide de ces données, nous avons cherché :

– à mettre en évidence les relations qu'il pouvait y avoir entre les richesses spécifiques de différents groupes taxonomiques (ongulés, ensembles familiaux de rongeurs) et les contextes environnementaux dans l'actuel, et
– à analyser la dynamique des méta-communautés régionales de rongeurs et d'ongulés au cours du Néogène en Europe, en relation avec l'évolution du climat global et de la paléogéographie.

Évaluation de la qualité des données fossiles

Nous avons également exploité les données collectées pour les faunes de mammifères du Paléogène du Massif Central pour tester la qualité du registre fossile analysé (Escarguel & Legendre, soumis). Ainsi, 331 lignées phylétiques, réparties dans 17 unités biochrono-logiques, donnent une matrice de 948 occurrences observées, et de 258 présences inférées (déduites des présences observées dans un niveau qui précède et un qui suit dans la séquence régionale). D'après ces données, les richesses phylétiques observées (S_{obs}) et totales (S_{tot}) sont indépendantes du nombre de localités dans un niveau biochronologique (S_{obs} : $R^2 = 0.079$; S_{tot} : $R^2 = 0.109$; NS).

Pour chaque unité biochronologique, la richesse phylétique totale a été évaluée à partir de la distribution des espèces dans les localités échantillonnées, en utilisant des estimateurs non-paramétriques basés sur les incidences spécifiques, en particulier les coefficients *Chao2, Jackknife1* et *Jackknife2* (d'après la nomenclature du logiciel EstimateS, Coldwell, 2005). A partir des valeurs de ces estimateurs, on constate que les données disponibles représentent plus de 80 % de la richesse totale (fig. 1).

Richesse spécifique et climat

La mise en évidence des relations entre mammifères et climats s'est basée sur l'étude de différents paramètres de la biodiversité, soit par le biais des analyses de la variation de la richesse spécifique, soit des études sur la variabilité morphologique.

Analyses isotopiques

Une série d'analyse des isotopes de l'oxygène des phosphates des dents de rongeurs a permis d'établir une courbe climatique continentale depuis la fin de l'Eocène jusqu'au début du Pliocène (thèse Marie-Anne Héran, en cours), et pour une séquence quaternaire (Navarro *et al.*, 2004). Ce travail permet de tester les résultats obtenus par des approches basées sur la diversité des rongeurs (Legendre *et al.*, 2005).

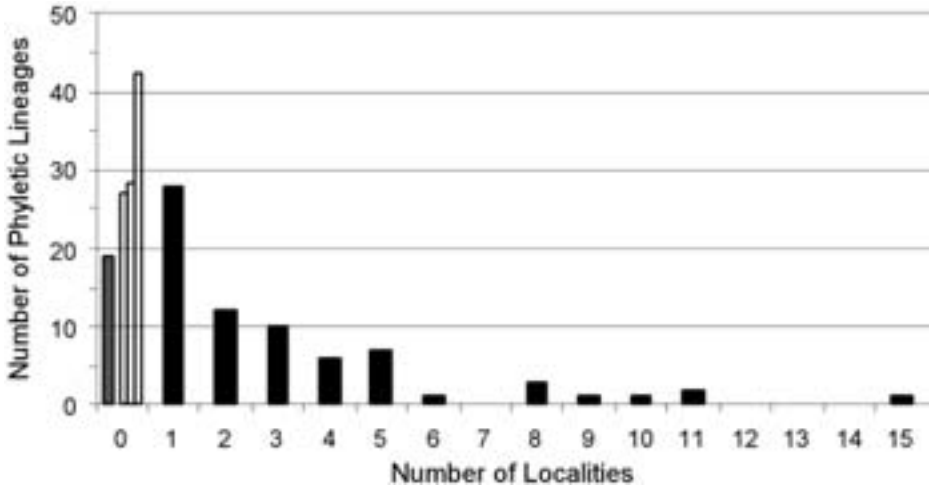


Figure 1. Histogramme du nombre de lignées phylétiques observées dans n = 1 à 15 localités fossiles du Massif Central rapprochées du niveau repère MP 25 (n total = 27 localités, S_{obs} = 73, S_{tot} = 90). Rectangles noirs : présences observées ; rectangle gris à n = 0 : présences inférées (17) ; rectangles blancs à n = 0 : estimateurs non-paramétriques Jackknife1 (à gauche ; 27), Chao2 (au centre ; 28) et Jackknife2 (à droite ; 42) du nombre de lignées phylétiques qui n'ont pas été récoltées (d'après Escarguel & Legendre, soumis).

Grands mammifères

En ce qui concerne les grands mammifères, et plus particulièrement les ongulés une première analyse a porté sur l'étude de la structuration des communautés en fonction de la paléogéographie, du climat et des environnements (Costeur *et al.*, 2004). Ainsi, l'étude de la biogéographie et de la biodiversité des ongulés indique deux grandes tendances remarquables qui sont mises en relation avec deux grands types de facteurs de contrôle. La première marque la période de l'Oligocène supérieur au Miocène moyen où la biodiversité spécifique et familiale augmente ; dans le même temps les affinités fauniques entre les différentes régions européennes augmentent également. Durant cette période, les connexions paléogéographiques entre les provinces d'Europe, d'Asie et d'Afrique permettent l'immigration en Europe d'un grand nombre de taxons à large répartition géographique augmentant la diversité et les similarités inter-régionales dans un contexte climatique subtropical relativement homogène. La seconde marque le Miocène supérieur et le Pliocène inférieur où la diversité des ongulés et les affinités fauniques entre régions diminuent. Dans ce cas, le climat semble avoir un impact prépondérant. En effet, les conditions climatiques et environnementales se dégradent et un climat saisonnier plus tempéré s'installe progressivement.

Le travail de thèse de L. Costeur (2005) a également permis de mettre en évidence les origines anciennes de la situation très provinciale actuelle de la répartition des mammifères. Les cycles climatiques quaternaires jusque là rendus responsables de cette situation ne l'expliquent qu'en partie au vu du fort provincialisme qui existait déjà dès le Miocène moyen, notamment dans le Sud-Est de l'Europe.

Enfin, cette étude confirme les hypothèses de régulation hiérarchique de la biodiversité avec un premier niveau de régulation à l'échelle taxonomique des espèces pour des fluctuations environnementales mineures, un second niveau à l'échelle des communautés uniquement touchées lors de changements climatiques et environnementaux plus importants, les grands groupes trophiques n'étant probablement désorganisés que lors des crises d'extinction de masse.

Petits mammifères

En ce qui concerne les petits mammifères, l'étude a porté en particulier sur les rongeurs campagnols. En effet, ces derniers correspondent à l'une des radiations les mieux documentées durant le Quaternaire, avec

des représentants actuels et fossiles. Différents paramètres, forme, taille et diversité ont été quantifiés et comparés. L'objectif est de comprendre les relations entre ces paramètres d'une part, et le climat d'autre part.

Il a été mis en évidence :

– une réponse morphologique au niveau dentaire face aux variations climatiques, en particulier à l'humidité chez les espèces actuelles telle que *Microtus (Terricola) savii*, ou le long de la séquence quaternaire de Gigny chez *Microtus arvalis* (Navarro, 2004). Une variabilité morphologique a également été observée entre les niveaux tempérés chauds et les niveaux plus froids chez *M. (T.) grafi* à Bacho Kiro (Pléistocène, Bulgarie ; Montuire & Brunet-Lecomte, 2004).
– un découplage entre morphologie et génome chez les différentes espèces étudiées, *M. (T.) multiplex*, ou *Chionomys nivalis.* Une structuration morphologique en fonction de la géographie et/ou de l'altitude a été mise en évidence, tandis qu'au niveau génétique, cette structuration n'apparaît pas (Gerber *et al.*, en révision).
– des phénomènes de migration et de spéciation en fonction des variations climatiques. Ainsi, *M. (T.) pyrenaicus* et *M. (T.) savii* sont issus de deux événements de spéciation distinctes contrairement à ce qui était montré jusqu'à présent (Tougard *et al.*, en révision).
– des variations de taille qui ne répondent pas à des tendances comme celles de la loi de Bergmann, avec chez *M. (T.) multiplex* un anti-Bergmann (Gerber *et al.*, en révision), c'est-à-dire une diminution de la taille en fonction de l'altitude, et chez *Chionomys nivalis* un optimum de taille aux environs de 1000 m.

D'autre part, des tests protocolaires (Petitjean, 2005) ont montré la possibilité d'extraction de l'ADN ancien sur du matériel fossile provenant de la séquence de Gigny (Jura, Pléistocène). Une thèse (Elodie Renvoisé) vient de démarrer sur « Diversité génétique et morphologique chez des populations de campagnols (Arvicolinae, Rodentia) dans le contexte climatique instable du Quaternaire ».

Comparaison petits/grands mammifères

Les relations entre la richesse spécifique et le climat chez les mammifères sont très différentes en fonction de la taille, c'est-à-dire entre petits et grands mammifères. En effet, les corrélations sont beaucoup plus fortes pour les rongeurs que pour les Artiodactyles (Héran *et al.*, soumis). Alors que chez les rongeurs près de 90 % de la richesse spécifique est contrôlée par les températures moyennes annuelles, seulement 40 % de la richesse spécifique de quelques sous-familles d'artiodactyles (essentiellement les Odocoileinae) est expliquée par le climat. Il est cependant intéressant de noter qu'à l'intérieur des artiodactyles, le paramètre de taille a un rôle important. Ainsi, les paramètres climatiques expliquent mieux la richesse spécifique des artiodactyles de petite taille (poids inférieur à 45 kg) que celle des grands (poids supérieur à 45 kg) (fig. 2). D'autre part, que ce soit pour les petits ou les grands mammifères, la corrélation avec la richesse spécifique est toujours la plus forte pour les températures moyennes annuelles. Le paramètre de taille est donc essentiel dans le contrôle de la richesse spécifique par le climat.

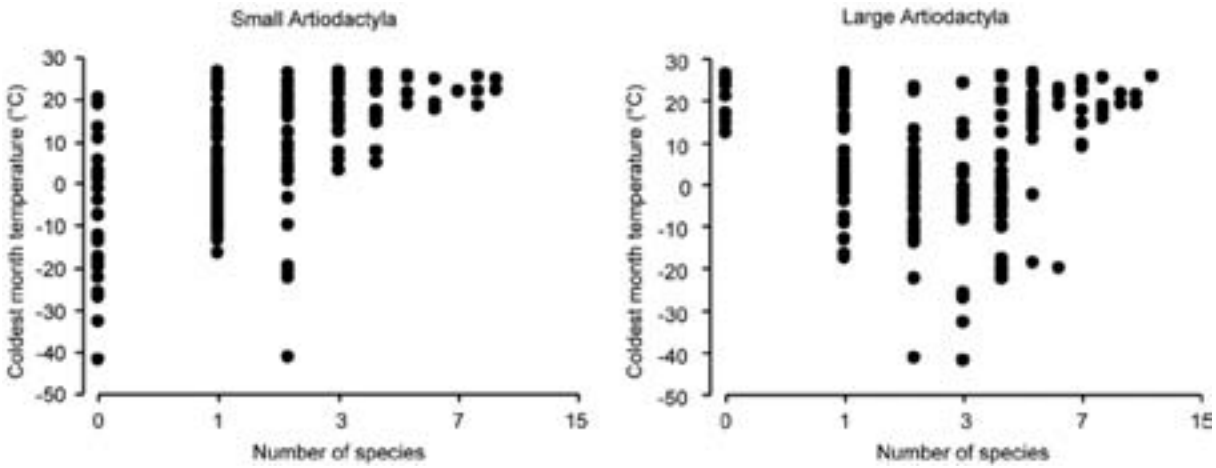


Figure 2. Relation entre richesse spécifique et température moyenne du mois le plus froid chez les artiodactyles de petite (< 45 kg) et de grande taille (> 45 kg) dans les faunes locales actuelles (d'après Héran et al., soumis).

Perspectives

Les premières perspectives concernent les relations entre richesse spécifique des mammifères et climat : il a été démontré que la réponse et le contrôle de la richesse spécifique des grandes et des petites espèces face au climat sont très différents. Il serait intéressant de comprendre quels sont les processus de régulation de cette réaction différentielle en fonction des tailles chez les mammifères. Une analyse plus fine par catégorie de taille est à présent envisagée avec un découpage en 5 catégories (sous 500 g, entre 500 g et 10 kg, de 10 à 45 kg, de 45 à 250 kg et au delà de 250 kg).

La caractérisation de la nature et de l'impact des facteurs climatiques ou paléobiogéographiques contrôlant la distribution géographique des espèces pourra être envisagée sous quatre aspects au niveau des assemblages, la richesse taxonomique (considérée jusqu'à présent), la rareté géographique des taxons (Escarguel *et al.*, en prép.), l'hétérogénéité (Costeur *et al.*, 2004, Escarguel *et al.*, manuscrit) et la similarité taxonomique (Costeur *et al.*, 2004, Maridet *et al.*, en révision).

Enfin, un dernier point que nous commençons à développer est l'analyse des relations entre probabilité de survie dans une méta-communauté d'une espèce et différents facteurs externes, comme le climat, et interne, comme les structures phylétiques et fonctionnelles des méta-communautés et les caractéristiques écologiques et biogéographiques des espèces.

Références citées et principales références

Colwell, K.R., 2005. EstimateS : statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5 [user's guide and application available at : http ://purl.oclc.org/estimates].

Costeur, L., 2005. Les communautés de mammifères d'Europe de l'Oligocène supérieur au Pliocène inférieur : paléobiogéographie et paléobiodiversité des ongulés, paléoenvironnements et paléoécologie évolutive. Thèse, Université Claude Bernard - Lyon 1, 120 p. + annexes.

Costeur, L., Legendre, S., Escarguel, G., 2004. European large mammals palaeobiogeography and biodiversity from the Early Miocene to the Mid-Pliocene. Palaeogeographic and climatic impacts. *Revue de Paléobiologie*, vol. spéc. 9, 99-109.

Gerber, S., Tougard, C., Brunet-Lecomte, P., Montuire, S., en révision. The hierarchy of molecular, chromosomal and morphological intraspecific divergences in relation to environmental context : *Microtus (Terricola) multiplex* (Rodentia, Arvicolinae) as a case study. *Ecography*.

Jousse, H., Escarguel, G., 2006. The use of Holocene bovid fossils to infer palaeoenvironment in Africa. *Quaternary Science Review*, 25, 763-783.

Legendre, S, Montuire, S., Maridet, O., Escarguel, G., 2005. Rodents and climate : A new model for estimating past temperatures. *Earth and Planetary Science Letters*, 235, 408-420.

Marcoloni, F., Montuire, S., 2004. Morphological variability analysis of Mimomys (Arvicolinae, Rodentia) from the Late Pliocene and Early Pleistocene of Central and South Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie ud Paläontologie*, Abh., 231, 277-295.

Maridet, O., 2003. Révision du genre *Democricetodon* (Cricetidae). Dynamique des faunes de rongeurs du Néogène d'Europe : biogéographie, biodiversité et évolution. Thèse, Université Claude Bernard - Lyon 1, 252 p.

Montuire, S., Brunet-Lecomte, P., 2004. Relation between climatic fluctuation and morphological variability in Microtus (Terricola) grafi (Arvicolinae, Rodentia) from Bacho Kiro (Bulgaria, Upper Pleistocene). *Lethaia*, 37, 71-78.

Montuire, S., Maridet, O., Legendre, S., sous presse. Estimations of Late Neogene climates in Europe using rodents. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

Navarro, N., 2004. Evolution et variabilité du champ morphologique des rongeurs en réponse aux variations climatiques du Quaternaire en Europe. Thèse, Université de Bourgogne, Dijon.

Navarro, N., Lécuyer, C., Montuire, S., Langlois, C., Martineau, F., 2004. Oxygen isotope compositions of phosphate from arvicoline teeth and Quaternary climatic changes, Gigny, French Jura. *Quaternary Research*, 62, 172-182.

Petitjean, A., 2005. ADN ancien et position phylogénétique du Rhinocéros de Merck (Dicerorhinus merckii) sur la base de séquences mitochondriales. Mémoire de Master 1, Univ. de Bourgogne, Dijon.

Tougard, C., Montuire, S., 2006. Pleistocene paleoenvironnemental reconstructions and mammalian evolution in South-East Asia : focus on fossil faunas from Thailand. *Quaternary Science Review*, 25, 126-141.

Tougard, C., Montuire, S., Brunet-Lecomte, P., Fabre, M., en révision. Evolutionary history of two allopatric Terricola species (Arvicolinae, Rodentia) from molecular and morphological data. *Journal of Biogeography*.

Un atelier exceptionnel d'étude de la dynamique de la diversité végétale : la Camargue d'il y a 6000 ans à demain

Coordination :
Jean-Pierre SUC,
Laboratoire PaléoEnvironnements et PaléobioSphère (UMR 5125),
Bâtiment Géode, Université Claude Bernard – Lyon 1, 27-43, boulevard du 11 Novembre,
69622 Villeurbanne Cédex.
Tél : 04 72 44 85 90 - Fax : 04 72 44 83 82
jean-pierre.suc@univ-lyon1.fr

Participants au projet :
Célia BEAUDOUIN, Eric FAVRE, Stefan KLOTZ, Lysiane THEVENOD,
Damiano TINACCI, Apolline LEFORT, Sylvain JACOB, Christelle RENDU,
Roman LEDEVIN, Henry SILLA,
UMR 5125

Séverine FAUQUETTE,
UMR 5554, Institut des Sciences de l'Evolution, Montpellier

Frédéric MEDAIL,
UMR 6116, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP), Aix en Provence

Gilles ARNAUD-FASSETTA,
UMR 8586, Pôle de Recherches pour l'Organisation et la Diffusion de l'Information Géographique (PRODIG), Université Denis Diderot - Paris 7

Lydie GOELDNER-GIANELLA,
Institut de Géographie, Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne

Louis FRANCOIS, Jeanne-Marine DUBOIS,
Laboratoire de Physique Atmosphérique et Planétaire (LPAP), Liège (Belgique)

Michel HOEPFFNER,
MEDIAS-France

Mots-clés :
Flore - Environnement - Climat - Holocène - Futur

Abstract

A geographic and environmental reconstruction of the Camargue has been done for the last 10,000 years BP (Fig. 1), concerning the main past climatic phases (A to G) and the future (Fig. 2).Our approach was based on pollen analysis of several cores in order to document changes in plant diversity forced by climate only and both by climate and man since 3000 years BP. The method was calibrated on 23 present-day localities where pollen analysis and floral inventory were simultaneously performed. It seems that floral diversity of the Camargue was moderately modified by climatic changes. During the warmest periods, some forest ecosys-

tems may have inhabited the proximal part of the delta (with deciduous oaks, hazels, limetrees). The riparian forest was well-developed all along the last 10000 years. Halophytic ecosystems developed recently. Man activities significantly modified plant ecosystems in the Rhône delta, favouring herb proliferation, introduction of some thermophilous elements, and invasive plants, the representation of which in the present-day pollen record from the Grand Rhône prodelta being consistent with the elevation in temperature. Some simulations are proposed for the forthcoming geographic strengthening of two thermophilous Mediterranean species. It appears essential to moderate the tourism growth as well as to reduce the economic use of lands, for instance in re-establishing a natural status for those to be abandoned in the next future.

Principaux résultats

La Camargue est un territoire de petite taille (près de 85.000 ha) dont les écosystèmes végétaux sont très bien connus. La diversité végétale y est élevée (plus de 1.000 espèces recensées parmi les plantes à fleurs pour un total de 4.700 espèces habitant la France) malgré l'absence de relief. La Camargue est à l'heure actuelle l'un des très rares domaines tempérés-chauds possédant les archives sédimentaires permettant de restituer très finement non seulement le passé récent (10 derniers millénaires) des écosystèmes végétaux sous l'influence du climat et de l'Homme mais aussi d'y mesurer efficacement l'impact du réchauffement climatique en cours. Comme ce domaine bénéficie sur près de 50% de sa superficie d'une protection depuis 1970, il s'avère également très propice à l'étude différenciée de la pression anthropique et de l'influence du climat.

Grâce à la réalisation de deux nouveaux forages venant s'ajouter aux nombreux sondages préexistants, un des premiers objectifs du projet consistait à retracer l'évolution paléogéographique et environnementale du delta au cours de l'Holocène (à l'origine cette évolution devait être tracée depuis 6000 ans BP mais les âge obtenus à la base des nouvelles carottes ont permis d'étendre l'étude jusqu'à 10000 ans BP) (Fig. 1). Ces reconstitutions concernent les principales phases climatiques (A à G) de la Figure 2. On en a tiré une double simulation pour les années 2030-2110 sur la base de deux scénarios extrêmes de l'évolution du climat (Arnaud-Fassetta et Landuré, 2002 ; Fig. 1).

La méthode a principalement consisté à utiliser l'analyse pollinique pour rendre compte de l'évolution de la diversité végétale au cours du passé récent, que ce soit sous l'effet du climat seul ou de l'effet conjugué du climat et de l'homme. Il s'agissait en premier lieu de calibrer le message pollinique par rapport à la flore actuelle : cela a été fait par l'étude comparée de 23 relevés floristiques et du contenu pollinique de mousses ou sédiments de surface pris dans les mêmes localités (Fig. 2). La flore pollinique obtenue compte 94 taxons (espèces, genres ou familles en fonction du niveau d'identification permis par la palynologie) dont 63 habitent la Camargue (31 taxons correspondent à des pollens d'apport plus ou moins éloigné) contre 224 taxons inventoriés sur les abords immédiats du prélèvement palynologique. Cela représente une perte d'information de l'ordre de 70%, compte tenu de l'imprécision taxonomique en palynologie (les pollens d'arbres sont le plus souvent identifiés au niveau du genre seulement, ceux des herbes au niveau de la famille), pour des apports en pollen assurés par le vent. Les assemblages polliniques sont bien représentatifs des environnements. Lorsque le fleuve est le vecteur principal en grains de pollen [Cambon *et al.* (1997) ont montré que dans l'embouchure du Grand Rhône 400 grains étaient actuellement apportés par le fleuve contre 1 par le vent], la perte en information est moins sévère [183 taxa recensés dans les sédiments prodeltaïques actuels du Grand Rhône (150 d'entre eux pouvant vivre en Camargue): localité 9 de la Figure 2 ; Beaudouin *et al.*, 2005]. Cette comparaison, qui a fait l'objet d'une approche statistique, encourage à l'utilisation des sédiments prodeltaïques holocènes pour les reconstitutions floristiques passées.

La phase climatique A (moins de 60 taxa qui pouvaient pour 90% d'entre eux habiter le delta) se caractérise par la prédominance des éléments herbacés (Asteraceae dont *Artemisia* et Poaceae surtout ; 30 taxa, les plantes aquatiques exceptées), la grande faiblesse des halophytes par rapport aux plantes affectionnant les milieux d'eau douce (exprimant un certain développement des milieux deltaïques doux et la quasi absence de milieux deltaïques saumâtres à salés, à la différence de ce qui est estimé pour ce secteur dans la Figure 1, peut-être en raison de l'influence locale du fleuve), un certain développement de la ripisilve (en accord avec l'environnement décrit par la Figure 1). Les arbres tempérés sont surtout représentés par *Pinus*, les Cupressaceae et *Betula* (relayé par *Corylus* dans la partie supérieure de la phase), *Quercus* est rare tout comme les xérophytes méditerranéennes.

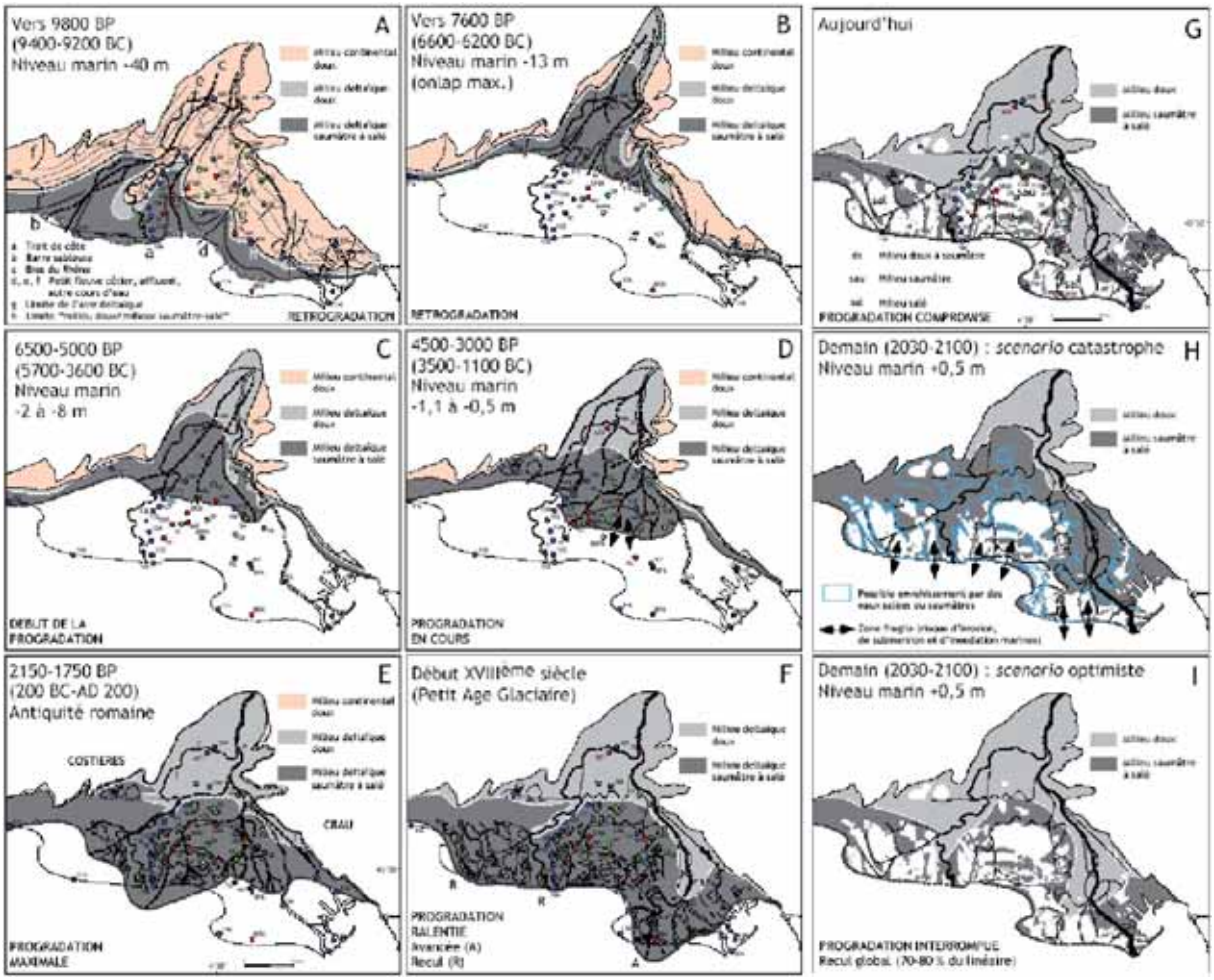


Fig. 1. Reconstitutions géographiques et environnementales de la Camargue depuis 10000 ans BP, simulations futures.

La phase climatique B (70 taxa dont près de 80% pouvaient habiter le delta) se marque par la diversification des arbres tempérés-chauds (*Quercus, Corylus* et *Tilia* surtout). Les pollens de la ripisilve (avec ses cinq éléments : *Alnus, Fraxinus, Populus, Salix* et *Ulmus*) sont nombreux. Les herbacées restent bien représentées ainsi que les plantes aquatiques (eau douce) qui abondent tandis que, comme précédemment, les halophytes restent rares. Les pollens des xérophytes méditerranéennes (6 taxa) sont plus fréquents.

La phase climatique C est encore mal documentée, mais elle se marque par un recul des essences arborées thermophiles (*Quercus* à feuillage caduc surtout).

La phase climatique D est bien reconnue en amont (site 1), au centre (site 3) et en aval du delta (site 6). La diversité floristique augmente (plus de 85 taxa dont 80% pouvaient habiter le delta). Les pollens d'arbres tempérés-chauds abondent (*Corylus, Quercus* principalement), certains pouvant s'être installés dans le delta ou à sa proximité immédiate (importance de *Tilia* dont le pollen se transporte peu). La ripisilve est bien exprimée avec les milieux aquatiques d'eau douce. Les halophytes sont seulement bien perçues dans le site 3 (au milieu du delta). On enregistre déjà quelques indices de cultures (céréales, lin, vigne).

La phase climatique E présente l'intérêt d'avoir pu être également étudiée en plusieurs points du delta (sites 1, 3, 4, 6, 7) tout en incorporant le début d'une action anthropique plus intense (Fig. 2). Le nombre de taxa y est très élevé (plus de 130 dont 90% pouvaient habiter le delta). La ripisilve est dominée par *Alnus*. Les pollens des végétaux des milieux aquatiques d'eau douce sont toujours très fréquents, à l'inverse des halophytes. Les cultures se marquent davantage. Ce sont surtout les herbes qui apparaissent plus diversifiées mais il est difficile de préciser si cela est la conséquence du refroidissement climatique ou plutôt de l'avancée notable du trait de côte (Fig. 1).

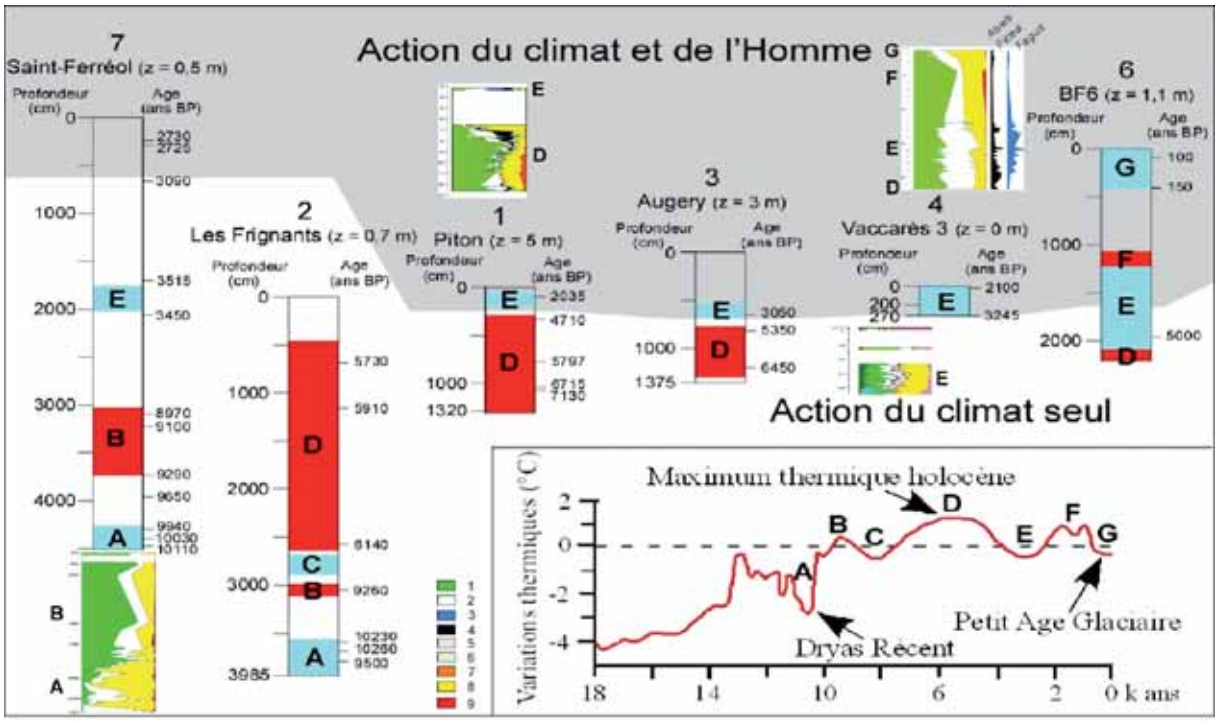


Fig. 2. Diagrammes polliniques synthétiques des nouvelles carottes étudiées à ce jour en Camargue (Triat, 1979 ; présent projet) et au large de l'embouchure du Grand Rhône par rapport aux phases climatiques des 10 derniers millénaires (A à G). Groupements polliniques : 1, éléments de la forêt tempérée à feuillage caduc ; 2, *Pinus* ; 3, arbres de moyenne altitude ; 4, arbres de haute altitude ; 5, éléments sans signification ; 6, Cupressacées ; 7, xérophytes méditerranéennes ; 8, herbes ; 9, éléments steppiques.

Les phases F et G sont moins bien documentées (site 6 seulement) avec peu de taxa (70 dans F, moins de 50 dans G, presque tous pouvant habiter le delta). La ripisilve semble toujours dominée par *Alnus*. Le site 11 témoigne de l'augmentation de l'activité anthropique depuis le Moyen Age avec l'intensification de la culture d'*Olea*, *Juglans*, des céréales, Cannabaceae, *Vitis* et *Castanea* dans l'arrière-pays sans que cela affecte sensiblement la diversité végétale (plus de 60 taxa dont la plupart pouvaient vivre en Camargue). Dès lors, les halophytes s'étendent tandis que les espaces à hydrophytes semblent se réduire.

Le site 10 renseigne sur la période récente (63 taxa), c'est-à-dire les quatre derniers siècles, avec notamment l'intensification de l'oléiculture et, à un degré moindre, de la viticulture, le maintien de la culture du Noyer et l'éloignement de celle du Châtaigner.

Le site 9 illustre clairement les variations thermiques depuis 1950 avec un bon contrôle chronologique (plusieurs carottes successivement implantées au même endroit) sur la base d'un indicateur constitué par le nombre de grains de pollen des plantes thermophiles (les xérophytes méditerranéennes comme *Olea*, *Phillyrea*, *Pistacia* d'une part, d'autre part les végétaux exotiques plantés par l'homme dans les jardins par exemple comme *Accacia*, *Forsythia*, *Buddleja*, *Liquidambar*, *Taxodium*, etc.). Leur courbe suit celle de la température moyenne annuelle dans l'hémisphère Nord (Crowley, 2000) avec des maxima de l'ordre de 3-4% dans les années 90, s'élevant à des valeurs de l'ordre de 9-12% depuis. Cet indicateur signifie simplement que l'on enregistre dans le prodelta du Grand Rhône davantage de pollen de ces végétaux, soit parce qu'ils en produisent plus soit parce que la population humaine régionale acquiert davantage de végétaux exotiques (subtropicaux et tropicaux) pour planter dans les jardins ou mettre sous véranda (les sortant au moment de la floraison). Une enquête est menée auprès des pépiniéristes-horticulteurs de la région d'Arles afin de savoir si les ventes de ces végétaux thermophiles se sont multipliées au cours de la dernière décennie. Une simulation (scénario A2, modèle ARPEGE) a permis de projeter le devenir de la distribution

géographique de deux espèces thermophiles méditerranéennes (*Olea europaea* et *Ceratonia siliqua*) dans le cadre du réchauffement climatique : ces taxa deviendraient moins productifs dans leur aire de distribution respective actuelle et auraient tendance à s'étendre à de nouvelles zones plus septentrionales mais avec une faible productivité. Ce résultat s'accorde avec les estimations formulées par Quézel et Médail (2003).

L'étude historique des milieux camarguais montre une très forte régression des espaces naturels, passant de 90 % en 1800 à moins de 30 % aujourd'hui. Malgré l'essor progressif de la protection de l'environnement depuis les années 1930, celle-ci n'a pas constitué un frein suffisant, face à l'essor de l'agriculture et du tourisme (et à une évolution vers un style moins sédentaire de ce dernier). On peut considérer que 18.000 ha sont fortement protégés par des mesures réglementaires et foncières, ce qui ne représente qu'un quart de la Camargue. La dissémination de l'activité touristique dans le delta et notamment dans les hameaux est allée de pair avec l'essor de la protection de la nature et de l'ouverture au public de nombreux sites de découverte du milieu.

Conclusions et perspectives

Telle qu'elle est exprimée dans les flores polliniques, il semble que la diversité floristique de la Camargue n'ait été que modérément affectée par les modifications climatiques comprises entre le Dryas Récent et le Petit Age Glaciaire (Fig. 2). Lors des phases les plus chaudes, il semble que des milieux arborés (à *Quercus* décidus, *Corylus*, *Tilia* notamment) aient pu habiter les secteurs les plus proximaux du delta. L'action anthropique semble avoir modifié assez considérablement les écosystèmes végétaux camarguais. Elle se traduit par la prolifération accentuée des herbes et par l'introduction de plantes exotiques, notamment des espèces invasives. Il reste essentiel de contenir l'impact du tourisme et de freiner l'expansion de l'exploitation économique des terres, par exemple en rendant obligatoirement au domaine naturel les terrains qui viendraient à être abandonnés. Notre étude va se poursuivre par l'achèvement de l'analyse pollinique à haute résolution chronologique des carottes Saint-Ferréol et Fangassier et par le développement du traitement statistique des nombreuses données ainsi accumulées. Plusieurs publications dans des revues internationales de large audience sont prévues en 2007.

Références

Arnaud-Fassetta G., Landuré C., 2003. Hydroclimatic hazards, vulnerability of societies and fluvial risk in the Rhône Delta (Mediterranean France) from the greek period to the Early Middle Ages. In « The Mediterranean World Environment and History », Fouache E. éd., Elsevier, Paris, 51-76.

Beaudouin C., Suc J.-P., Cambon G., Touzani A., Giresse P., Pont D., Aloïsi J.-C., Marsset T., Cochonat P., Duzer D., Ferrier J., 2005. Present-day rhythmic deposition in the Grand Rhône prodelta (NW Mediterranean) according to high-resolution pollen analyses. *Journal of Coastal Research*, 21, 2, 292-306.

Cambon G., Suc J.-P., Aloïsi J.-C., Giresse P., Monaco A., Touzani A., Duzer D., Ferrier J., 1997. Modern pollen deposition in the Rhône delta area (lagoonal and marine sediments), France. *Grana*, 36, 105-113.

Crowley T.J., 2000. Causes of Climate Change over the past 1000 Years. Science, 289, 270-276.

Quézel P., Médail F., 2003. Ecologie et biogeography des forêts du bassin méditerranéen. Elsevier, Paris, 571 p.

Triat H., Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la vegetation de la basse vallée du Rhône. Thèse, Univ. Aix-Marseille 3, 343 p.

Paléobiologie et paléomilieu tropical : inventaire des modifications de l'environnement thaïlandais depuis le Pléistocène

Coordination :
Valéry ZEITOUN,
UPR 2147 du CNRS « Dynamique de l'évolution humaine »
44 rue de l'Amiral Mouchez, 75 014 PARIS ,
Tél : 01 43 13 56 12 - Fax : 01 43 13 56 30
zeitoun@ivry.cnrs.fr

Participants au projet :
Prasit AUETRAKULVIT, Silpakorn University, Bangkok, Thaïlande
Stanley AMBROSE, University of Illinois, Urbana, Etats-Unis
Mai BUI THI, Centre d'Etudes Préhistoire, Antiquité, Moyen Age (UMR 6130 CNRS)
Winayalai CHINAWUT, the Fine Arts Department, Chiang Mai, Thaïlande
Tasana DOYASA, Museum of Chiang Mai , Thaïlande
Arnaud LENOBLE, Université de Bordeaux I, UMR 5198
Frédéric LAUDET, UMR 5608, Unité Toulousaine d'Archéologie et d'Histoire
William RINK, University Hamilton, Ontario, Canada
Jean-François SALIEGE, Laboratoire d'Océanographie Dynamique et de Climatologie, Université Paris VI
Narit SITASUWAN, Chiang Mai University, Thaïlande
Herbert THOMAS, Collège de France
Christelle TOUGARD, UMR 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne

Mots clés :
Milieu tropical, Thaïlande, Pléistocène, Holocène, faune

Abstract

The goal of the project was to « catch » the record of global climatic shift in tropical environment that is said to be neutral to this recording. Due to its particular geology that can trap faunal and vegetal remains the choice of Thailand was efficient. This area was also appropriate because nowadays it is belonging to the indo-chinese zoogeographical area when its southern part is sondaic. The study of the latudinal fluctuation of this ecological boundary through time is a way to describe climatic shifting. From the Pleistocene many taxa have disappeared from Thailand. The classical paleontological works done in this area only took into account faunal assemblages from breccias as a whole that erases the smooth shifting of environment. We undertook an archaeological approach of the site of Ban Fa Suai that we discovered in Northern Thailand. The conjoint taphonomical, geological and paleantological studies of the site allow us to describe different faunic assemblages in distinctive layers all due to the action of porcupines. Ethological studies suggest that this kind of accumulation affords a good picture the environmental shifting. Our first result was to bring evidence for possible recording of climatic shifting in tropical environment, the second was to identify these shifting from Pleistocene but we still need to appreciate precisely what is the chronological resolution of each assemblage.

The next step will be to test the impact of volcanic events on climate as it is suggested that the role of volcanism has the major effect on the latitudinal belt included between northern 10° and 20°. The regional mega-eruption of Toba in Sumatra which paroxysm happened around isotopic stages 5a and 4 is a good opportunity to do so.

Résumé du projet

L'objectif était « d'accrocher » des enregistrements de la variation du climat global dans la zone tropicale. Longtemps considérée comme faisant l'objet d'un phénomène d'amortissement des fluctuations globales au cours du temps, la zone tropicale est encore sous-documentée et ceci d'autant plus que l'enregistrement des données anciennes est soumis à la dégradation des indices marqueurs de l'environnement du fait des conditions ambiantes. Le choix de la Thaïlande comme terrain d'étude permettait de pallier ce handicap grâce à un environnement géologique propice au piégeage et à la conservation des signaux biogéographiques et, par ailleurs, parce qu'elle occupe une place centrale dans la sous-région zoogéographique indochinoise, tandis que ses provinces méridionales font partie de la sous-région sondaïque.

Situation actuelle en Thaïlande

En dépit de mesures de protections on estime aujourd'hui qu'il n'existe plus de forêt primaire alors qu'au début du XXe siècle, une forêt tropicale dense couvrait encore 60 % du territoire thaï (Hirsch, 1990). On compterait aujourd'hui en Thaïlande près de 250 espèces de mammifères (mis à part les mammifères marins) appartenant à 14 ordres et environ 938 espèces d'oiseaux. La frontière entre les zones zoogéographiques indochinoise et sondaïque passe actuellement par la péninsule de Kra située au Sud de la Thaïlande. Les recherches récentes des naturalistes sur le terrain contribuent à affiner cet inventaire. Ainsi, on a longtemps cru à la présence du goral de l'Himalaya (*Naemorhedus goral*) dans les reliefs du Nord-Ouest, alors qu'il s'agit en fait du goral à longue queue (*Naemorhedus caudatus*).

Régions zoogéographiques	**nombres d'espèces**	**% sur total des espèces thaïlandaise**
Ethiopienne	11	4.4
Australienne	17	6.8
Paléarctique	49	19.6
Orientale	242	97.2
Sous-régions zoogéographiques		
Sondaïque	177	71.1
Indochinoise	198	79.5
Wallacéenne	47	18.9
Indienne	101	40.6

Nombre des espèces de mammifères de Thaïlande présentes dans les régions et sous-régions zoogéographiques (d'après B. Legakul & J.A. McNeely, 1988, modifié)

D'autres espèces ont purement et simplement disparu depuis plusieurs décennies comme le cerf de Schomburgk (*Cervus schomburgkii*), le kouprey (*Bos sauveli*) et sans doute le rhinocéros de Java (*Rhinoceros sondaicus*), tandis que le cerf d'Eld (*Cervus eldii*) et le cerf-cochon (*Axis porcinus*) sont gravement menacés de disparition. Le cerf Sambar (*Cervus unicolor*) jadis abondant devient rare. Le buffle d'eau sauvage (*Bubalus arnee*) aurait disparu. Quelques groupes d'éléphants sauvages (*Elephas maximus*) subsistent dans les parcs nationaux ainsi que des bantengs (*Bos javanicus*) et le plus gros boviné d'Asie : le gaur (*Bos gau-*

rus). Parmi les carnivores on peut citer la présence du tigre d'Indochine (*Panthera tigris corbetti*), dont il resterait moins de 150 individus dans la nature, du léopard (*Panthera pardus*), de l'ours du Tibet (*Ursus thibetanus*), du chacal doré (*Canis aureus*) et du dhole (*Cuon alpinus*). En définitive, seuls les muntjacs (*Muntiacus muntjak*) et les sangliers (*Sus scrofa*) semblent encore abondants. Près de 180 des espèces mammaliennes présentes en Thaïlande ont été identifiées dans la sous-région sondaïque ; soixante neuf d'entre elles seraient originaires de cette sous-région, la moitié étant endémique dans la péninsule malaise (Lekagul et McNeely, 1988). Parmi les grands mammifères sondaïques on dénombre le tapir (*Tapirus indicus*), le sérow (*Capricornis sumatraensis*), l'ours des cocotiers (*Ursus malayanus*) et le rhinocéros de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*). D'autre part, si près de 80 % de tous les mammifères thaïs actuels appartiennent à la faune indochinoise, plusieurs espèces endémiques de cette sous-région n'ont pas atteint le territoire thaïlandais en raison de barrières naturelles occidentales : les fleuves Irrawady et Salween, et orientales : le Mékong et la cordillère annamitique. D'autres espèces, vivant en Chine sub-tropicale sont également absentes de nos jours comme le petit panda (*Ailurus fulgens)*, ou le putois à ventre jaune (*Mustela kathia*).

Situation anté-Holocène en Thaïlande

En Asie du Sud-Est, les changements climatiques et eustatiques globaux (Voris, 2000) et ceux, concomitants, de la végétation et de la faune (Heaney, 1991 ; Tougard *et al.*, 1996 ; Tougard, 2001) déterminèrent un environnement original où, dans chaque cas, la Thaïlande est demeurée un carrefour et un axe de passage nord / sud pour la migration de la faune. La marge fluctuante des domaines indochinois et sondaïque suit un battement latitudinal au cours du temps qui est un des marqueurs de la modification effective du milieu tropical.

Des recherches concernant la faune Plio-Pléistocène du Centre et du Nord-Est thaïlandais (Ginsburg *et al.*, 1982) ont permis d'établir un début d'inventaire de la faune pléistocène (Chaimanee *et al.*, 1993; Chaimanee & Jaeger, 1993 ; Chaimanee, 1997 ; Tougard, 1998) et un début de calage stratigraphique (Esposito *et al.*, 1998). La faune ayant disparu au Pléistocène en Thaïlande compte de nombreux taxons : Stegodon, Hyène

Cerf d'Eld (Cervus eldii)

Gaur (Bos gaurus)

Fouille du site de Ban Fa Suai (Chiang Dao Wildlife Sanctuary, Nord Thaïlande)
Cliché V. Zeitoun

(*Crocuta crocuta ultima*), Panda (*Ailupoda melanoleuca*), Orang outan (*Pongo pygmeus*), Rhinoceros cf. unicornis, etc, et plus récemment (*Rhinoceros sondaicus, Dicerorhinus sumatrensis, Cervus schomburgki*, etc.). Pour autant, la prise en compte globale de dépôts paléontologiques issus la plupart du temps des brèches trouvées en grotte ne permet qu'une vision « compilée » et la restitution chronostratigraphique peu définie ne restitue qu'une vision en pointillé qui télescope plusieurs épisodes chronologiques (Tougard et Montuire, 2005).

C'est par l'approche archéologique couplée à une étude taphonomique méticuleuse que nous avons abordé l'existence de phases de changements plus fine en milieu tropical. La mise au jour du site inédit de Ban Fa Suai nous a permis, par le développement d'une analyse taphonomique, géologique et paléontologique, de déterminer que l'impact taphonomique des hystricidés comme agent d'accumulation était un phénomène prépondérant pour ce site pléistocène. Fort des apports des études éthologiques menées sur les accumulations de porcs-épics qui montrent que les amas de restes respectent la représentativité des espèces du paysage ambiant (Brain, 1981 ; Rabinovitch & Horwitz,1994), la fine résolution de l'enregistrement par niveaux stratigraphiques ainsi que la bonne représentation qualitative des taxons (présence de Panda, d'Orang-Outan, de 4 espèces de rhinocérotidés…) et la diversité de l'assemblage faunique présent dans ce site nous permet d'avancer qu'il est un très bon indicateur quant au changement de climat et d'environnement.

Conclusions et perspectives :

Le premier apport de notre programme a été de mettre en évidence la possibilité de recueillir un enregistrement des variations d'environnement sous les tropiques ; le second, par une résolution fine, a été d'identifier des variations dans les assemblages fauniques recueillis. Pour autant, si le matériel est relativement ancien puisqu'un taxon fossile (Stegodon) et des taxons n'existant plus actuellement dans cette zone géographique (Pongo, Ailuropoda) sont présents, la prudence reste de rigueur puisque la présence de Stegodon est rapportée dans un site chinois daté de l'Holocène (Ma & Tang, 1992). Un protocole de datations spécifiques qui vise à dater directement les restes ostéologiques réalisé en partenariat avec W. Rink doit encore, à ce jour, livrer des résultats radiochronologiques. Cette reconnaissance reste un prélude pour préciser des scénarios pour les changements à venir dans la mesure où plusieurs paramètres ou liens entre paramètres peuvent être quantifiés pour des périodes longues à moyennes. C'est un moyen de modéliser des mécanismes naturels en l'absence d'une action humaine prépondérante. Ainsi, au-delà de l'établissement de changements climatiques enregistrés en milieu tropical, il s'agit maintenant d'établir le constat d'une synergie entre changements climatiques, événements volcaniques régionaux et/ou activités humaines. Un modèle met en avant le rôle majeur du volcanisme (Bryson & Goodman, 1980 ; Robock, 1991, 2000 ;

Massif de Chiang Dao (Chiang Dao Wildlife Sanctuary, Nord Thaïlande)
Cliché V. Zeitoun

Sigurdsson & Laj, 1992) dans la dégradation du climat et plus particulièrement sur la frange latitudinale qui s'étend de 10° à 20° de latitude nord. Un élément régional peut aider à en faire la démonstration : l'explosion géante du volcan Toba (Rampino & Self, 1992, 1993) qui est la plus grande connue pour le Quaternaire. Cette explosion volcanique géante est estimée à plus de 2500 fois celle du Mont Saint Helens de 1980 avec une production de cendres et de gaz sulfuriques dans des nuées ignimbritiques atteignant au moins 32 kilomètres d'altitude générant des poussières stratosphériques et des nuages chargés en aérosols acides. Ces conditions sont à mêmes de créer un refroidissement bref et drastique contribuant à accélérer un processus de dégradation climatique globale (Handler, 1989). Le paroxysme s'est produit à la transition des stades isotopiques 5a et 4. Cette méga-éruption est documentée en Malaisie (Mesjid, 2005) et dans les sédiments marins jusqu'aux marges du sous-continent indien (Acharyya S. & Basu P. 1993 ; Zeilinski *et al.*, 1996) avec un changement climatique important et synchrone enregistré dans les glaces du Groenland avec une baisse de l'ordre de 16°C (Chesner *et al.*, 1991 ; Lang *et al.*, 1999). Cet événement serait peut-être en amont de l'avènement de l'humanité moderne ; son impact sur la différenciation entre espèces humaines étant énoncé comme une hypothèse par certains auteurs (Ambrose, 1998 ; Lahr & Foley, 1998).

Par ailleurs, le programme de constitution d'une collection ostéologique de référence régionale (outil inexistant) qui implique les parcs nationaux, les gardes forestiers et les zoos doit se poursuivre afin de permettre l'identification de la faune fossile dans le cadre universitaire local (universités de Chiang Mai et Silpakorn de Bangkok) et contribuer à l'inventaire de la faune présente et/ou en voie de disparition (Seveau, 2001; Thomas *et al.*, 2001). L'étude biogéographique (Tougard, 2001) et phylogénique fondée sur la biologie moléculaire (Tougard *et al.*, 2001) devrait se poursuivre en affinant encore les données régionales (Tougard & Montuire, 2005).

Références préliminaires

Zeitoun V., Seveau A., Forestier H., Lenoble A., Nakbunlung S. 2005 Ban Fa Suai : un exemple de site pléistocène du nord de la Thaïlande. *Dossiers d'Archéologie*. 2005. n° 302 pp : 28-31

Zeitoun V., Seveau A., Forestier H., Thomas H., Lenoble A., Laudet F., Antoine P.O., Debruyne R., Ginsburg L., Mein P., Winayalai C., Chumdee N., Doyasa T., Kijngam, Nakbunlung S. 2005. Découverte d'un assemblage faunique à Ailuropoda-Stegodon dans une grotte du nord de la Thaïlande. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, Palevol tome 4 n° 3, 255-264

Colloques :

Toulouse, novembre 2005

Impact taphonomique des rongeurs et leurs implications dans la formation ou la modification des assemblages de meso et grands mammifères. Nouvelles données en contexte européen moderne et asiatique. Laudet F., Fosse P., Lenoble A., Selva N., Seveau A., Zeitoun V.

La taphonomie : des référentiels aux ensembles osseux fossiles

Manille, mars 2006

A Pleistocene site in Northern Thailand (Ban Fa Suai, Chiang Dao) : taphonomy, paleontology and environmental shift. Zeitoun V., Lenoble A., Seveau A., Winayalai C.

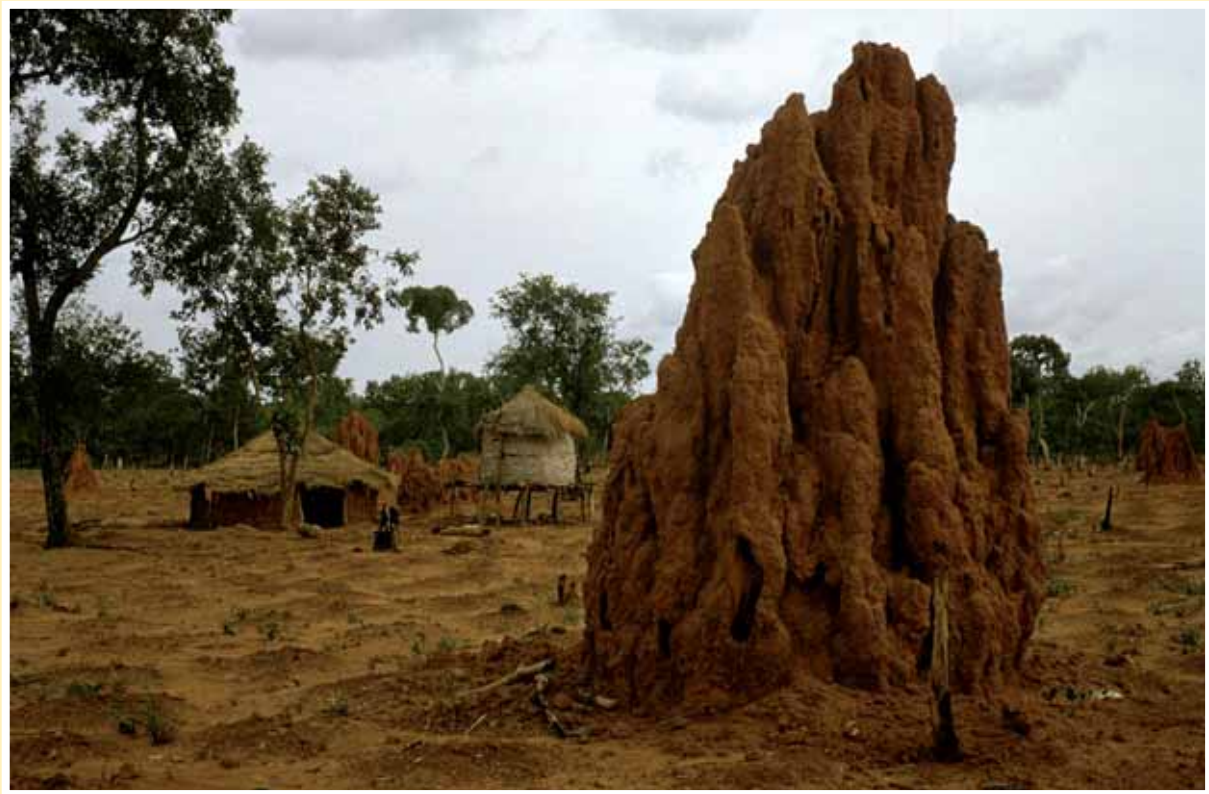
XVIIIth Meeting of the Indo-Pacific Prehistory Association

Bougon, septembre 2006

Natural process of formation for Middle Pleistocene karstic site in continental South-East Asia : the case of Ban Fa Suai (Chiang Dao Wildlife Sanctuary). Lenoble A., Laudet F., Zeitoun V.

The Pleistocene site of Ban Fa Suai (Chiang Dao Wildlife Sanctuary): an essay for paleoecology. Zeitoun V., Lenoble A. Laudet F., Seveau A., Winayalai C., Thompson J., Rink W.

11th International Conference of European Association of Southeast Asian Archaeologists.



Joseph Laure, ©IRD. Termitières cathédrales

Session 5
Réponses sélectives aux changements globaux

150 Evolution de la diversité des mils et sorghos cultivés au Niger entre 1976 et 2003 : influence des facteurs naturels et anthropiques. *Gilles BEZANÇON*

156 Dynamique de recolonisation du frêne oxyphylle (*Fraxinus angustifolia Vahl.*) et d'hybridation avec le frêne commun (*Fraxinus excelsior L.*) face aux changements globaux. *Nathalie FRASCARIA-LACOSTE*

162 Diversité des plantes-hôtes, structuration génétique et compétition à différentes échelles spatiales chez deux lépidoptères ravageurs : adaptation aux cultures conventionnelles et transgéniques chez *Ostrinia nubilalis* et *Sesamia nonagrioides.* *Sergine PONSARD et Denis BOURGUET*

167 Mécanismes de régulation de la biodiversité à l'échelle de l'Holocène : les contributions de l'archéozoologie. *Jean-Denis VIGNE*

Evolution de la diversité des mils et sorghos cultivés au Niger entre 1976 et 2003 : influence des facteurs naturels et anthropiques

Coordination :
Gilles BEZANÇON
« Anthropisation et Dynamique de la Diversité Génétique des Plantes » (Dynadiv),
UMR Diversité et Génomes des Plantes Cultivées (DGPC).
Centre IRD, 911 Avenue Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier cedex 5
bezancon@ird.ne

Mots clés :
Niger, Mil, Sorgho, érosion génétique, agroécosystèmes

Abstract

Pearl millet and Sorghum are the main cereal of the sahelian zone. Their traditional rain fed cultivation contributes to food security. In Sahel, important human and climatic changes have occurred in the last three decades. In Niger, the human population and the cultivated area have doubled in 25 years. This evolution have important socio-economic impacts on cultivation methods. .In this study, we performed an analysis of the evolution of diversity of these two major crops in Niger: pearl millet and sorghum. Our study used a sampling performed in 1976 and a new sampling performed in 2003 to analyze: the evolution of the distribution of varieties, their morphological and phenological evolution and finally their genetic diversity evolution. We also collected data on environmental changes and performed social studies to understand how the socio-economical and environmental changes impact pearl millet and sorghum diversity.

The main results of our study are

– a relative stability in the distribution of traditional local varieties;
– a significant adaptive shift in morphological and phenological traits which seems linked to climatic adaptation of varieties;
– a slight evolution of allele frequencies but no difference in genetic diversity between the 1976 and 2003 samples. These results suggest a strong resilience of traditional landrace diversity to climatic and human changes. This diversity resilience is paradoxically associated with a significant adaptative shift of morphological and phenological traits of varieties. Varieties flower earlier and are shorter. This adaptative shift needs now to be correlated to environmental data to assess the role of climatic change in its occurrence.

Le mil (plante allogame) et le sorgho (plante autogame préférentielle) sont les deux céréales majeures des régions subsahéliennes et représentent la base de l'alimentation de leurs populations. Une analyse à grande échelle a été conduite afin d'étudier l'évolution, sur la période des 30 dernières années, de la diversité agromorphologique et génétique de ces deux plantes cultivées au Niger et d'expliquer les changements observés par l'évolution des facteurs naturels et anthropiques de l'environnement.

Une étude diachronique a été réalisée sur la base de 2 points de référence : une collection réalisée en 1976 conservée en tant que « banque de gènes » et qui constitue la situation au temps t_0 et une nouvelle collection réalisée en 2003 qui constitue la situation au temps t_1.

Principaux résultats

Prospections et aires de distribution géographique des variétés

La collecte réalisée en 1976 au Niger dans 184 villages répartis sur l'ensemble de la zone de culture du pays avait permis de rassembler une collection de 403 accessions de variétés de mil et 534 accessions de variétés de sorgho (Borgel et Séquier, 1977). Une nouvelle collecte a été réalisée en 2003 qui a couvert 79 villages (inclus dans les 184 ci-dessus) également répartis sur l'ensemble de la zone de culture des 2 céréales et 420 accessions de mil et 484 accessions de sorgho ont été rassemblées. Pour ces mêmes 79 villages, le nombre d'échantillon collecté en 1976 était de 192 et 257 pour le mil et le sorgho respectivement. Le premier constat que l'on peut faire est que le nombre d'accessions a doublé si l'on compare les 2 campagnes de collecte, cet écart pouvant s'expliquer par une intensité d'échantillonnage plus forte en 2003.

Les groupes variétaux de mil et les races botaniques de sorgho représentés en 1976 le sont encore en 2003, avec des rangs d'importance relative équivalents. Les noms des variétés montrent une grande stabilité sur la période considérée : pour le mil 70 % et pour le sorgho 54 % des noms de variétés citées en 1976 le sont encore en 2003. On observe aussi un certain enrichissement en noms variétaux : pour le sorgho 1 nom est utilisé pour 2,1 variétés en 2003 et pour 2,5 variétés en 1976, et pour le mil ces données sont respectivement 3,1 et 3,5.

Les aires de distribution géographique des variétés de mil et de sorgho sont restées relativement stables, à l'exception de quelques cas particuliers à mettre en relation avec l'utilisation qui est faite de la variété (par exemple augmentation de l'importance des « sorghos sucrés ») ou avec l'évolution climatique (développement de certaines variétés plus précoces de mil).

Au niveau régional, la diversité variétale des mils et des sorghos est similaire entre 1976 et 2003 : la zone Centre du Niger est la plus riche en terme de diversité variétale (8,2 et 6,8 accessions par village pour le sorgho et le mil respectivement). La zone centrale est une zone de bonne pluviométrie, bien couverte par les projets d'aide au développement et où le développement des techniques culturales est le plus avancé. La zone Est quant à elle, est la plus pauvre en diversité variétale (3,9 et 3,5 accessions par village pour le sorgho et le mil respectivement) en raison de conditions climatiques beaucoup plus difficiles pour la céréaliculture pluviale.

Enfin, on observe un fort accroissement du nombre de variétés « modernes » issues de la recherche, tant pour le mil que pour le sorgho. Cependant ce résultat est sans aucun doute simplement la conséquence de la volonté de ne pas récolter les variétés améliorées en 1976 (Borgel Comm. Pers.).

Caractérisation agromorphologique et phénologique

Les activités ont été conduites en stations expérimentales en conditions contrôlées sur 2 campagnes de culture, en 2004 et 2005. Pour le sorgho les essais ont été conduits sur les stations INRAN de Bengou (Sud du pays avec une pluviométrie annuelle de 700 mm) et de Maradi (Centre du pays avec une pluviométrie annuelle de 500 mm). Pour le mil, les essais ont été conduits sur la station du Centre Sahélien de l'ICRISAT de Sadoré (à 45 km de Niamey avec une pluviométrie annuelle de 600 mm).

Qu'il s'agisse des mils ou des sorghos, on a pu observer une qualité de germination très satisfaisante, 90 % pour les mils de 2003 contre 87% pour ceux de 1976 conservés pendant 27 ans en chambre froide à 5°C et 20% d'HR, (respectivement 72% et 64% pour le sorgho dont le pouvoir germinatif est toujours inférieur à celui du mil). Ces observations confirment l'efficacité de cette technique de conservation pour les graines de céréales.

* Sorgho

Les résultats des expérimentations montrent :

– Une concordance pour les 2 campagnes d'observations quant aux caractéristiques agronomiques de vigueur et des 3 caractères suivants : la date de floraison (indicateur de longueur du cycle), la hauteur des plantes et le poids de 1000 grains pour lesquels ont note une diminution de 1976 à 2003.
– Une stabilité agromorphologique globale au vu de la performance des sorghos cultivés au Niger au cours de la période considérée. En effet le comportement moyen et les intervalles couverts par les deux collections sont très similaires. Par ailleurs la vigueur de levée, un caractère adaptatif très important, demeure excellente chez ces sorghos.
– Une tendance pour les variétés hâtives et/ou moins hautes de taille à être le sous-groupe dominant dans la période récente. Il est bien connu qu'en général le choix des producteurs se porte de plus en plus sur les variétés hâtives dans l'espoir que cela constitue un mécanisme d'échappement aux sécheresses récurrentes précisément pour la période étudiée. Ceci pourrait expliquer le glissement observé pour ce caractère. Par ailleurs il y a souvent une relation linéaire entre la maturité et la hauteur des plantes, d'où la possibilité pour les cultivars hâtifs plus courts de devenir prépondérants.
– Enfin, le comportement des variétés face à la sécheresse montre une distribution presque normale des variétés dans les deux périodes, autrement dit une large gamme de diversité pour ce caractère reste présente dans les variétés du Niger. La proportion de variétés tolérantes à la sécheresse est restée sensiblement la même entre 1976 et 2003.

* Mil

L'analyse de l'essai 2004 montre une évolution significative des caractères morphologiques entre les 2 collections. Globalement, une différence significative est observée pour les dates d'épiaison (KW, $P<0,001$) et de floraison (KW, $P<0,001$), pour la taille de la plante (KW, $P<0,001$), et pour la longueur de la chandelle (KW, $P<0,001$). D'autres paramètres, comme le diamètre de la tige (KW, $P<0,048$) et la largeur de la chandelle (KW, $P<0,015$), semblent aussi avoir évolué mais les seuils de significativité sont plus faibles. L'analyse du jeu de données de l'essai 2005 est en cours mais les premières analyses confirment ces résultats.

Nous avons aussi réalisé une analyse statistique de l'évolution morphologique entre villages. Pour cela, pour chaque village, nous avons calculé la valeur médiane de chaque paramètre morphologique à partir de l'ensemble des individus provenant de ce village. Nous avons ensuite comparé ces valeurs médianes entre 1976 et 2003 par un test apparié de Wilcoxon. Cette analyse confirme une floraison plus précoce en 2003 (floraison, test de W, $p<0,025$; épiaison, test de W, $p<0,001$), des plantes plus courtes (test de W, $p<0,05$) et des chandelles moins longues (test de W, $p<0,001$).

Le gain de précocité de floraison est plus marqué dans l'Est du pays dans la zone proche du lac Tchad qui est une des zones ayant subit les épisodes les plus forts en terme de sécheresse, et dans la région Centre-Est. Ces premiers éléments semblent indiquer que cette évolution serait corrélée au changement de pluviométrie observé au cours des 27 dernières années. Une analyse plus fine est en cours pour corréler les changements morphologiques et phénologiques avec les estimations de la sévérité des sécheresses à partir du développement de la végétation calculé à l'aide d'images satellites.

Les changements observés pour ces caractères morphologiques et/ou phénologiques résultent de l'analyse d'échantillons semés la même année dans un même champ. Ils sont donc liés à des facteurs génétiques et/ou d'interactions génotype/environnement. Nous avons donc étudié dans un deuxième temps, l'évolution génétique dans ces échantillons.

Analyse génétique

* Sorgho

L'analyse génétique a porté sur les accessions collectées dans les 79 villages (248 sur 257 pour 1976 et 472 sur 484 collectées pour 2003, certaines graines n'ayant pas germé ou n'étant pas disponibles) à l'aide de 32 marqueurs microsatellites, répartis sur l'ensemble du génome du sorgho. Les paramètres de diversité ont été calculés sur 28 seulement des 32 loci microsatellites (trop de données manquantes pour 4 d'entre eux).

Une AFTD (Analyse Factorielle sur Tableau de Dissimilarités) a montré que la structuration globale de la diversité génétique des variétés collectées en 1976 et celles collectées en 2003 sont peu différentes. En effet, les nuages de points représentant les variétés issues des 2 collections sont à peu près superposables et trois groupes assez distincts ont pu être identifiés pour chacune d'elles. Toutefois, un groupe composé de 24 variétés collectées en 2003 apparaît distinct de celles collectées en 1976 ; ce groupe est apparu majoritairement composé de variétés de type « amélioré » ou de variétés de type « sorghos sucrés ».

Une différenciation génétique très faible mais significative (Fst=0,00304) entre les 2 collections a confirmé les résultats de l'AFTD. De plus, l'analyse des principaux paramètres de la diversité génétique des 2 collections confirme globalement ces résultats.

Bien que le nombre total d'allèles observé dans la collection de 2003 ait augmenté par rapport à celui détecté sur la collection de 1976, les indices de diversité génétique sont équivalents pour les 2 collections. L'étude plus précise des allèles de chacune des 2 collections montre que la majorité des allèles est commune avec des fréquences analogues. Une faible proportion des allèles est spécifique de l'une ou de l'autre des collections. Comme pour le mil la plupart de ces allèles sont des allèles rares ou très rares (15 % avec une fréquence comprise entre 1 et 5 % et 85 % avec une fréquence inférieure à 1 %).

Ces résultats montrent une grande résilience de la diversité génétique des sorghos à l'échelle du Niger malgré des changements environnementaux majeurs intervenus au cours de la période considérée (sècheresses et famines répétées et doublement de la population).

* Mil

L'analyse génétique a été réalisée pour les 79 villages, sur 191 accessions récoltées en 1976 et 420 accessions récoltées en 2003, à l'aide de 25 loci microsatellites.

La différenciation entre les deux collections (1976 versus 2003) est très faible (Fst=0,0014). Cette valeur est cependant significative (P<0,001). Les nombres d'allèles moyens pour les collections de 1976 (8,3) et de 2003 (8,5) ne sont pas différents (Test de Wilcoxon, P=0,27). De même, l'hétérozygotie moyenne attendue est de 0,49 pour 1976 et de 0,50 pour 2003 : là encore la différence n'est pas significative (Test de Wilcoxon, P=0,08). Le nombre total d'allèles n'est pas différent entre les deux collections. Seuls une vingtaine d'allèles sont spécifiques de l'un ou l'autre des échantillons. Ce sont des allèles très peu fréquents, et leur présence/absence semble uniquement liée à une probabilité d'échantillonnage.

L'analyse en composantes principales confirme les résultats précédents. Une légère différence entre les deux collections est observée sur le deuxième axe de l'ACP (Test de Wilcoxon, P=0,022) mais pas sur le premier (Test de Wilcoxon, P=0,056).

Sept variétés de sorghos, Niger. (Alain Borgel, IRD)

En conclusion, comme pour le sorgho, une très faible différence génétique est observée entre les deux collections. Les évolutions morphologiques que l'on a pu observer n'ont donc pas entraîné de changements génétiques importants estimés à l'aide des marqueurs microsatellites. Sachant qu'une évolution de certaines caractéristiques agromorphologiques est observée, la question de la base génétique de cette évolution se pose : s'agit-il de sélections locales d'allèles présents ou, de migrations de variétés ou d'allèles de précocité à plus ou moins grande échelle ?

Environnement

L'analyse et l'extraction des données environnementales ont été effectuées à l'aide du Système d'Information Géographique ArcGIS alimenté par une série de données secondaires. L'hypothèse de départ était que des changements de diversité chez les variétés cultivées de mil et de sorgho pouvaient être influencés par les paramètres suivants :

– la démographie et son évolution ;
– la position des centres de recherche et de centres céréaliers mis en place après les grandes sécheresses des années 70 et la présence de projets de développement et d'ONGs ;
– la pluviométrie ;
– l'enclavement des villages (la distance à un axe routier important et l'accès aux marchés) ;
– l'occurrence des sécheresses et leur distribution spatio-temporelle ;
– les types de sols. Les données concernant ces différents paramètres ont été recueillies à partir de différentes sources : UNEP/GRID, ICRISAT, FEWS Data Dissimenation Service, AGRHYMET, le réseau pluviométrique nigérien, NASA (données satellitales d'indice de végétation GIMMS). Ces données ont été traitées spatialement pour extraire des paramètres locaux par village. Les données GIMMS (Pinzon, 2002 ; Pinzon *et al.*, 2004 ; Tucker *et al.* 2005) ont permis de manière globale d'avoir un historique de la végétation pour la période 1981-2002 sur des périodes de 15 jours avec une résolution spatiale de 8 km. Les spatio-cartes d'anomalies de végétation ainsi obtenues couvrent toute l'Afrique de l'Ouest.

Une analyse spatiale a permis de générer pour chaque village des tableaux comprenant la distance à l'axe routier principal, au centre de recherche et au centre céréalier les plus proches, ainsi que la densité de population moyenne sur un tampon de 10 km de rayon autour du village, les anomalies annuelles de végétation pour la période 1981-2002. Ces tableaux sont ensuite utilisés pour des analyses multivariées de données phénotpyiques/agromorphologiques et génétiques agrégées par village. Une analyse complémentaire avec les données pluviométriques sera réalisée dans les prochains mois.

Enquêtes agro-socio-économiques

Des enquêtes ont été réalisées dans 16 des 79 villages concernés par le projet, représentant des zones diversifiées sur une large échelle spatiale, afin de définir les facteurs agro-écologiques, socio-économiques et les modes de gestions des variétés pouvant expliquer les changements au niveau de la diversité variétale. Un questionnaire « fermé » a été proposé à 161 chefs de famille et 70 entretiens « ouverts » ont également été réalisés.

Les enquêtes avec questionnaire « ouvert » font apparaître des dynamiques contrastées de la diversité pour les 2 céréales, les facteurs responsables de cette dynamique semblant relever de 2 domaines principaux : le niveau de vie global des ménages et l'accès aux variétés. Cependant, au sein d'un même village, il ressort une grande variabilité dans les modes de gestion des variétés, en relation avec la diversité des systèmes d'exploitation, comme pour répondre à des objectifs et contraintes spécifiques à chaque exploitation. Les enquêtes ont permis de proposer et de hiérachiser des facteurs suceptibles d'expliquer les dynamiques observées : il semble que le niveau de vie global et l'accès aux variétés soient déterminants.

Les questionnaires fermés ont confirmé ces résultats : l'analyse des données d'enquêtes à l'aide du modèle Logit donne comme explicatifs du changement du nombre de variétés les facteurs suivants : la densité de population, la distance du village par rapport aux stations de recherche, la distance du village par rapport aux marchés et la liquidité disponible (revenus non agricoles). Ces questionnaires fermés ont également mis l'accent sur la perception par les paysans d'une augmentation du nombre de variétés sur la base des 2 indicateurs suivants : nombre de variétés semées par les paysans et perception sur les changements de superficies emblavées en mil et sorgho.

Conclusions, perspectives et recommandations

Très peu de changements ont été observés quant à la distribution géographique des variétés et quant à leur représentativité entre les collections de 1976 et de 2003.

Des changements significatifs sont observés pour certaines caractéristiques morphologiques ou phénologiques. La floraison est plus précoce et les plantes plus petites en 2003 qu'en 1976 pour le mil et le sorgho. De plus, les chandelles de mils sont plus petites en 2003. Ces observations indiquent une évolution adaptative des mils et sorghos qui se traduit par un raccourcissement du cycle et une plus faible croissance végétative. Cette adaptation correspondrait bien à une adaptation rapide aux changements climatiques, floraison plus précoce dans le contexte d'une succession d'années plus sèches. Un croisement des données morphologiques et environnementales permettra de valider (ou non) une corrélation positive entre l'évolution phénologique et l'évolution environnementale. Ces adaptations suggèrent que les variétés s'adaptent à l'évolution climatique et donc pourraient en contre-balancer les effets. Cependant au moins chez le mil, cette adaptation, se traduit par des épis plus petits, et pourrait donc avoir une conséquence sur le rendement potentiel, les meilleures années.

En ce qui concerne les analyses génétiques, de très faibles différences ont été observées pour les fréquences alléliques entre les 2 lots de variétés de mil et de sorgho. La diversité génétique moléculaire montre une forte résilience, en dépit des changements environnementaux importants intervenus lors de la période considérée et de l'évolution adaptative des variétés. Cette résilience pourrait être due, pour le mil, à son mode de reproduction allogame et la comparaison approfondie avec les résultats obtenus chez le sorgho (mode de reproduction préférentiellement autogame) sera riche d'enseignements à ce sujet. Une question émerge de nos observations : est ce que l'adaptation se produit par mouvement de variétés ou sélection locale d'allèles ? La forte résilience en terme de noms et de distribution des variétés ainsi que l'analyse génétique sembleraient privilégier la deuxième hypothèse. Une analyse plus fine de cette question par l'étude du polymorphisme adaptatif permettra d'apporter des éléments de réponse.

Notre étude a généré des données importantes qui seront utilisables par les décideurs en terme de gestion (préservation et conservation) des ressources génétiques des plantes cultivées en zone sahélienne. Une bonne utilisation de ces informations nécessite la constitution d'une base de données de référence accessible et conviviale (données sur les variétés, sur la morphologie, données génétiques, environnementales, etc.). Ce travail sera réalisé dans le cadre d'un projet financé par l'IRD avec l'appui des compétences informatiques de l'Institut (2006-2007).

Le Niger possède la majorité de ses surfaces agricoles en zone sahélienne, zone ou les cultures de rente telles que le maïs et le coton ne sont pas possibles sans irrigation. Nos résultats d'une forte résilience variétale ne sont sans doute pas généralisables à la zone climatique soudanienne (centre-sud du Mali et du Burkina Faso), où la concurrence des cultures de rente est forte avec les cultures traditionnelles (sorgho et mil). Il est donc probable que dans ces régions, le nombre de variétés et leur distribution ont largement évolué sous ces pressions socio-agro-économiques au cours des trente dernières années. Une analyse comparative dans des situations de développement agricole très contrastées permettrait d'avoir une vision régionale plus fine de l'évolution de la diversité de ces deux céréales traditionnelles.

Principales références bibliographiques

Sequier et Borgel. FAO-ORSTOM. Prospection des Mils pénicillaires et Sorghos en Afrique de l'Ouest. Campagne 1976, Niger. ORSTOM, Paris. 1977.

Pinzon, J. 2002. Using HHT to successfully uncouple seasonal and interannual components in remotely sensed data. SCI 2002. *Conference Proceedings Jul 14-18. Orlando, Florida*.

Pinzon, J., M. E. Brown and C. J. Tucker. 2004. *Satellite time series correction of orbital driftartifacts using empirical mode decomposition*. In N. Huang (ed.) *Hilbert-Huang Transform: Introduction and Applications.*

Tucker, C. J., J. E. Pinzon, M. E. Brown, D. Slayback, E. W. Pak, R. Mahoney, E. Vermote and N. El Saleous. 2005. An Extended AVHRR 8-km NDVI Data Set Compatible with MODIS and SPOT Vegetation NDVI Data. *International Journal of Remote Sensing.*

Dynamique de recolonisation du frêne oxyphylle (*Fraxinus angustifolia Valh.*) et d'hybridation avec le frêne commun (*Fraxinus excelsior L.*) face aux changements globaux

Coordination :
Nathalie FRASCARIA-LACOSTE,
Laboratoire Ecologie, Systématique & Evolution,
UMR CNRS-ENGREF-UPS 8079, Université Paris XI,
Tél : 01 69 15 63 42 - Fax : 01 69 15 73 53

Participants au projet :
Stéphanie BRACHET, ENGREF ;
Jean DUFOUR , INRA, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestière

Mots clefs :
Hybridation, Fraxinus, Phénologie, Changement Climatique, Marqueurs Moléculaires

Abstract

Climate is a potent selective force in natural populations. During next century, natural forest might need to adjust to a rapid change in climate. In this project our aim was to estimate if hybridisation was a way for one of the studied species to colonise new habitats. We studied natural hybridization between two ash species Fraxinus excelsior L. (common ash) and Fraxinus angustifolia Vahl (narrow-leaved ash). First we developed molecular and physiological (based on seed dormancy) markers that discriminate the two species, and which could be applied by forest managers but are insufficient to detect hybrids in natural populations. We used microsatellite markers and morphological data to describe very different hybrid zones at the country scale. We showed that the distribution of the two species and their hybrids are tightly linked with ecological variables, suggesting that climate is an important factor that restricts hybridization. The two species showing very divergent flowering times, we assessed the role of floral phenology in restricting gene flow at a local scale. We detected isolation by time patterns. Reproductive events mainly occur between co-flowering trees, and pollen flow is asymmetric. Early flowering hybrids are widespread, and show a higher male and female reproductive success, producing more flowers and fruits. Otherwise they show relatively high selfing rates, and they may have a higher fitness in this type of intermediate ecotone, possibly increasing their colonizing abilities. Thus, hybridisation is probably favoured by the intermediate climatic conditions in the Loire region, a way for *F. angustifolia*, in producing hybrids more resistant to frost winters, to migrate fast enough toward the North of Europe.

Fraxinus excelsior (frêne commun)

Fraxinus angustifolia (frêne oxyphylle)

Principaux résultats

Deux espèces du genre *Fraxinus* (frênes, Oléacées) sont rencontrées en France à l'état naturel : *Fraxinus excelsior* (frêne commun) et *Fraxinus angustifolia* (frêne oxyphylle). *Fraxinus excelsior* se trouve au nord de l'Europe. A l'origine, l'aire de répartition de *F. angustifolia* était confinée à la méditerranée occidentale et à l'Afrique du Nord. En France, il est maintenant très commun en région méditerranéenne, commun dans le Sud-Ouest et rare dans le Nord où il n'est localisé qu'au niveau de cours d'eau, en particulier le long des grandes vallées : Loire, Saône et Seine.

Le système de reproduction de *F. angustifolia* est très mal connu, certains auteurs parlant de trioécie comme pour *F. excelsior* (Rameau *et al*. 1989; Wallander 2001). Il semblerait plutôt qu'il tende vers l'andro-dioécie. Si *F. excelsior* fleurit relativement tard dans la saison, à partir de mi-mars jusqu'au mois d'avril, *F. angustifolia* quant à lui fleurit très tôt, de la mi-décembre jusqu'à la fin janvier (Raquin *et al*. 2002 a; Jato *et al*. 2004).

La réalité du changement climatique, notamment celle de l'augmentation de la température moyenne à la surface du globe va modifier la répartition des espèces et certaines vont migrer vers de plus hautes latitudes. Qu'en sera-t-il pour les deux frênes ? Quelles seront les conséquences locales puis générales ?

Nous avions plusieurs façons d'aborder cette dernière question. Si les espèces, suite aux changements climatiques vont se déplacer, quels seront leurs impacts ? Dans le cas qui nous intéresse, nous sommes partis du principe qu'avec les augmentations de températures, le frêne oxyphylle est susceptible de remonter plus vers le Nord. Actuellement, sa limite Nord correspond aux zones de sympatrie citées précédemment.

Existe-il une hybridation en Loire ? Si oui, produit-elle des hybrides avantagés ? Comment sont structurées génétiquement ces populations en lien avec le climat ? Quel est l'effet de la phénologie florale et de la dispersion sur la structuration et l'évolution de ces populations ? Quelle est l'influence des caractères phénotypiques et du système de reproduction sur la variabilité du succès reproducteur mâle puis femelle ?

Par ailleurs, est-ce que l'hybridation est le fait de la migration du frêne oxyphylle vers le Nord et sera-t-elle fréquente si le climat change ?

En parallèle, cette étude sur ces deux espèces et leurs hybrides nous a conduit à développer plusieurs marqueurs spécifiques utiles aux forestiers soucieux d'obtenir un matériel de référence le moins oxyphylle possible.

Acquis scientifiques

L'hybridation étant donc soupçonnée depuis longtemps en Val de Loire et en Vallée de Saône (Picard 1983), ces régions ont été choisies en premier lieu pour détecter la présence d'hybrides et étudier la structuration des populations. Dans un précédent contrat, deux transects ont été échantillonnés le long de ces vallées : celui du Val de Loire part de l'embouchure du fleuve, où *F. angustifolia* semblait être seul présent, jusqu'à la région d'Orléans, où *F. excelsior* semblait être seul présent. Le transect de la Vallée de Saône est moins linéaire, des populations ayant été échantillonnées dans la vallée et sur les contreforts, et se termine avant le confluent avec le Rhône. Des populations de références des deux espèces ont été échantillonnées dans le Nord de la France (*F. excelsior*) et en Languedoc (*F. angustifolia*). Etant donnée la distribution des espèces à l'échelle de la France, nous avions testé l'influence des conditions climatiques sur la répartition des populations des deux espèces et des populations mixtes, et sur les différents patterns d'hybridation à l'aide de 5 marqueurs microsatellites et des notations de morphologie foliaire sur tous les individus des transects. Nous avons pu mettre en évidence différentes zones d'hybridation, qui diffèrent complètement dans leur structure génétique et morphologique. L'histoire et l'origine de ces zones a du être totalement différente (Fernandez-Manjarrès *et al.*, 2006, fig 1) La progression de *F. angustifolia* semble limitée par les conditions climatiques plus rudes en Vallée de Saône, et il serait intéressant de prolonger le transect jusqu'à la Méditerranée par la Vallée du Rhône : la basse Vallée de Saône est peut être la limite vers le Nord de sa distribution. Le Val de Loire s'est avérée être la région appropriée pour étudier les flux de gènes et les régimes de reproduction à échelle locale.

A l'échelle de la France, nous avons pu mettre en évidence l'existence de zones très différentes selon les régions, ce qui semble être lié principalement au climat. Ce dernier apparaît donc comme un facteur déterminant pour limiter l'hybridation.

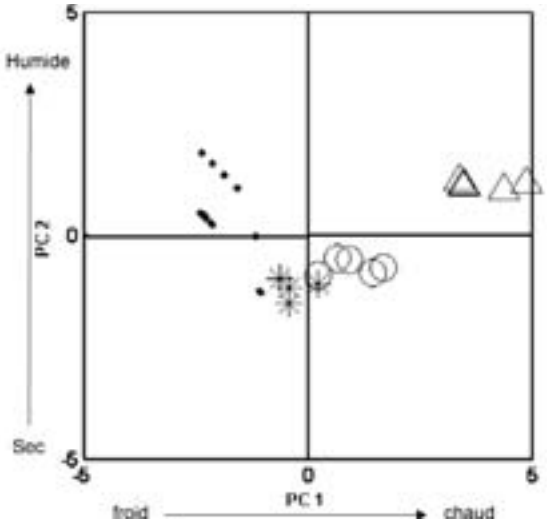


Figure 1 : Analyse en composantes principales des données climatiques relevées sur un échantillon de 34 populations hybrides ou non de frênes. Les (◆) correspondent aux populations en vallée de Saône (zone de sympatrie), les (✳) représentent les populations pures de Fraxinus excelsior, les (○) correspondent aux stations de la vallée de Loire (sympatrie) et les (△) représentent les populations pures du Sud de F. angustifolia (D'après Fernadez-Manjarrès et al., 2006 sous presse)

L'étude intensive des flux de gènes, de la phénologie et de l'isolement reproducteur à échelle locale a donc été réalisée en Val de Loire, à Saint-Dyé-sur-Loire, port de Chambord par P. Gérard (Thèse & Gérard *et al.*, 2006 b, sous presse et soumis). Deux cent quatre vingt neuf individus adultes ont été choisis et la floraison a été suivie entre début janvier et mai sur deux années sur tous les arbres. Des notations morphologiques ont été prises (couleur des bourgeons, verticillation des bourgeons, nombre de folioles, taille des feuilles et du pétiole,…) sur tous les arbres. Tous les individus adultes ont été génotypés à l'aide de huit marqueurs microsatellites. Les individus ont été classés en fonction de leur date de floraison (groupes précoces « type oxyphylle », intermédiaires et tardifs « type commun », au total 5 groupes, le groupe intermédiaire comprenant 3 sous-groupes classés par rapport à la date de floraison).

Les résultats sont les suivants : les données morphologiques montrent un cline cohérent entre les deux espèces, la distribution des temps de floraison est uni modale et s'étend sur la période de floraison des deux espèces. Nous avons donc montré qu'à échelle locale, la population hybride était non seulement structurée spatialement, mais également temporellement. L'hybridation entre les deux espèces semble être adaptative dans cette population et a produit une variation génétique clinale temporelle (fig.2)

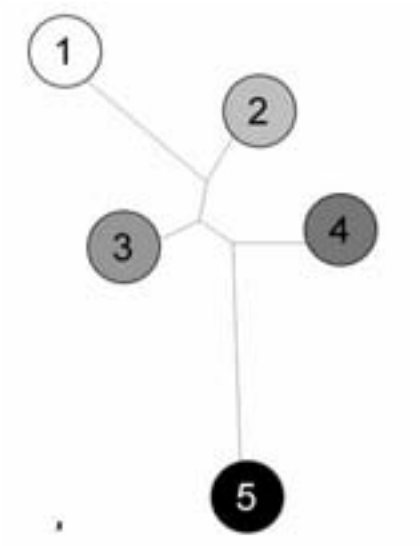


Figure 2 : Arbre de Neighbour-Joining non enraciné basé sur le calcul de la distance de Mahalanobis entre les groupes phénologiques et à partir des données microsatellites des 8 loci. Le cercle noir correspond au groupe qui fleurit tard (type commun) et le cercle blanc au groupe qui fleurit tôt (type oxyphylle). Les cercles gris sont les groupes intermédiaires. (D'après Gérard et al. 2006 b, sous presse)

Ayant montré l'existence d'une tendance à l'isolement par le temps, le second objectif de ses travaux consistait à savoir, avec ces mêmes marqueurs et arbres, si cette structure pouvait être générée par des croisements préférentiels entre individus fleurissant pendant la même période. Nous avons observé une asymétrie dans les flux de gènes, les arbres fleurissant tôt participant plus comme donneurs de pollen que les arbres fleurissant tardivement. Par ailleurs, chez les individus classés intermédiaires, le niveau d'autofécondation est très élevé. Dans ce cadre, il apparaît que les arbres fleurissant comme du frêne oxyphylle tardif ou de l'hybride, ayant un succès reproducteur mâle plus élevé et participant majoritairement à la reproduction, en augmentant leur taux d'autofécondation ont certainement un avantage sélectif dans cette zone.

L'objectif suivant consistait donc à savoir, par le génotypage d'un ensemble de semis présents dans la population de Saint-Dyé, si la contribution génétique de ces mêmes individus à quelques générations suivantes était encore supérieure.

Nous avons donc cherché à savoir :

– si la structure spatiale au sein des semis était conservée comparée à celle des adultes,
– quelle est la contribution génétique de chaque groupe phénologique aux générations suivantes et
– quelles sont les femelles ayant un fort succès reproducteur réalisé et quelles sont les distances de dispersion des graines ?

Nous avons donc génotypé 344 semis présents sur la parcelle d'étude sur les huit loci microsatellites précédemment décrits. Les résultats mettent à nouveau en évidence un fort succès de ces hybrides fleurissant tôt, qui semblent posséder, non seulement un succès reproducteur mâle mais aussi un succès reproducteur femelle supérieur aux autres groupes de floraison.

Transfert pour la gestion et recommandations

Afin de détecter aisément les hybrides en populations naturelles, et par la même occasion répondre à une demande sociale très forte, un aspect du travail consistait en l'obtention de marqueurs discriminants efficaces pour la reconnaissance des espèces. En effet, des lots de graines de F. excelsior d'origine française livrés en Irlande ont engendré des litiges commerciaux à la fin des années 90 : la « pureté » spécifique de ces lots semblait suspecte. Certains de ces lots provenaient d'une région de sympatrie avec *F. angustifolia*, la vallée de Saône, dans laquelle certains peuplements ont été recommandés en tant que provenance certifiée de *F. excelsior*, bien que l'hybridation ait été suspectée depuis quelques années dans cette région.

Nous avons donc étudié des caractéristiques moléculaires, morphologiques et physiologiques qui pourront se révéler très utiles à la détection de la présence de *F. angustifolia* à l'échelle populationnelle, dans des lots de graines ou de semis, ainsi que dans des échantillons de feuilles d'arbres adultes issus de populations naturelles ou exploitées. Nous avons développé deux marqueurs moléculaires, un SCAR RAPD et un marqueur issu d'un locus microsatellite nucléaire (FaL757, issu d'un marqueur microsatellite nucléaire Fem19 qui avait des allèles spécifiques). Testés sur un ensemble de populations européennes (656 individus), ces marqueurs se sont révélés quasi-spécifiques de l'une ou l'autre des deux espèces.

D'autre part, nous avons étudié la dormance des graines en première année par des tests de germination sans stratification. Deux expériences ont été réalisées concernant des caractères des graines des deux espèces de frêne. Un test de germination, sans stratification, a été réalisé deux fois (2004 et 2005) sur 45 descendances (160 graines par descendance), et sur plusieurs provenances en 2005 (6 populations de frêne oxyphylle du sud de la France, 4 populations de frêne commun et 1 population de zone de sympatrie). Seules les graines de frêne oxyphylle ont germé au bout de quatorze semaines (entre 15 et 30 % de germination), et les graines de Ste Dyé sur Loire (entre 3 et 15 %).

Par ailleurs, des mesures d'embryons ont été réalisées sur deux années également (ainsi que des mesures de poids et taille de graines et de fruits), sur un total de 1.125 graines en 2004 et environ 625 graines en 2005 (même nombre de descendances que pour les tests de germination, 16 à 20 graines par descendance). Nous avons observé une différence de taille d'embryon significative entre les deux espèces, les embryons du frêne oxyphylle étant plus grands, par rapport à l'effet de la population d'origine et l'effet maternel (75 à 80 % de la variance expliquée par le niveau « espèce »). De plus, les graines ne sont pas plus grandes chez l'oxyphylle, donc les réserves sont moins importantes et ceci peut-être relié à la faible dormance, conférant un caractère colonisateur plus agressif à l'oxyphylle.

Cette étude permet de fournir des outils rapides et efficaces qui permettent d'éviter d'éventuels problèmes commerciaux liés à la pureté de lots de graines, et d'aider à la certification des peuplements de frêne (pour plus de détails voir article Gérard *et al*, 2006 a).

Conclusions et Perspectives

L'ensemble de ces travaux apporte un premier regard sur la structure et l'évolution d'une zone hybride forestière entre deux espèces de frênes autochtones en France, ainsi que sur l'effet de l'isolement temporel dû à une phénologie florale divergente sur les régimes de reproduction en zone hybride. Ces travaux montrent aussi par ailleurs, l'importance de la mesure de la phénologie dans ce cadre d'étude.

A l'échelle de la France, nous avons pu mettre en évidence l'existence de zones très différentes selon les régions, ce qui semble être lié principalement au climat. A échelle locale, il est apparu que la phénologie florale était un facteur limitant en partie l'hybridation et façonnant les régimes de reproduction au sein des zones hybrides. Par ailleurs, les différences de phénologie peuvent permettre d'augmenter la réponse à la sélection si celle-ci favorise certaines classes d'individus dans des milieux particuliers, ce qui semble être le cas en ripisylve de la vallée de la Loire. L'hybridation peut permettre à l'espèce fleurissant très tôt (ici *F. angustifolia*) de produire des individus à floraison intermédiaire moins sensibles aux gels hivernaux, et possédant des caractères de cette espèce leur conférant des capacités colonisatrices fortes. L'augmentation de la fréquence d'individus de *F. angustifolia* au sein des jeunes générations amène à un questionnement sur l'évolution de la zone hybride en cas de changements climatiques. Si l'élévation de température est suffisante pour provoquer une augmentation importante du succès reproducteur de *F. angustifolia*, l'hybridation pourrait permettre à cette espèce de coloniser rapidement la ripisylve, étant donné l'existence de flux de gènes asymétriques.

La principale limite de notre approche réside dans le fait qu'il est difficile de généraliser à d'autres zones hybrides de frênes. En effet, l'étude de deux zones hybrides en France mériterait d'être étendue à une plus grande échelle, avec un échantillonnage régulier entre les aires de répartition des deux espèces. D'autre part, l'étude à échelle locale est certainement insuffisante pour oser des généralisations concernant l'évolution des zones hybrides de frênes, étant donné que l'importance des processus peut être très différents d'une région à l'autre. En particulier, une étude similaire en Vallée de Saône permettrait d'apporter des éléments de compréhension sur la structure et l'évolution de populations hybrides où les arbres fleurissant tôt ne semblent pas favorisés. La courte période de temps sur laquelle ont été menés ces travaux est une autre limitation : des études à long terme seraient dans ce cas très informatives quant à l'évolution des zones hybrides de frênes.

Nous avons développé des marqueurs permettant la reconnaissance des espèces, mais à l'échelle populationnelle : les marqueurs moléculaires nous permettent de savoir rapidement si un échantillon provient d'une région où seul *F. excelsior* semble présent mais ne sont pas suffisamment discriminants pour repérer les individus hybrides en population naturelle. Les caractères divergents de dormance des graines peuvent être également utilisés pour la certification, et sont quant à eux prometteurs pour l'étude de la variabilité adaptative en zones hybrides.

La recherche de marqueurs totalement discriminants s'est avérée infructueuse, mais elle a permis de comprendre que la problématique de reconnaissance d'espèces devait être appréhendée d'une autre manière, tout en restant à l'écoute des demandes des gestionnaires. Les deux espèces semblent partager une grande partie de leurs génomes et la variation inter-spécifique doit être appréhendée sous un angle adaptatif. De fait, plusieurs caractères potentiellement adaptatifs émergent comme candidats : certains traits morphologiques comme les caractères foliaires ou la verticillation, la phénologie florale, la dormance. Les zones hybrides peuvent être des régions privilégiées pour étudier la variation génétique adaptative chez les arbres forestiers, pour lesquels les plans de croisements multi générationnels sont très lourds à conduire étant données leur longue durée de vie et leur faible souplesse de manipulation. En effet, les zones hybrides sont en général des régions où la variance génétique et phénotypique est très forte, et sont potentiellement intéressantes pour réaliser des cartographies de QTL et identifier des régions génomiques impliquées dans la spéciation (Lexer *et al.* 2004). La principale limitation à l'heure actuelle pour les frênes est la faible quantité de marqueurs moléculaires disponibles (des AFLP sont en cours de développement) et l'absence d'une carte génétique précise. Une autre solution consiste à tenter de détecter des gènes candidats par homologie, s'il s'agit de gènes très. L'étude de variations adaptatives en populations naturelles sera certainement plus aisée dans des régions de transition clinale forte entre des populations des deux espèces, par exemple dans des régions où l'élévation d'altitude est rapide. Pour cela, nous avons réalisé un transect en Pyrénées Orientales, où les deux espèces semblent séparées par une étroite zone de transition, *F. excelsior* étant seul à partir de 300 m d'altitude et *F. angustifolia* seul en bord de mer. Ce travail démarre grâce à un financement du MEDD via le BRG.

Ce travail apporte donc des éléments de compréhension des zones hybrides forestières, dans lesquelles les hybrides ne sont apparemment pas contre sélectionnés partout. En cela l'isolement reproducteur temporel ici est particulier, car il n'est pas relié à la diminution de valeur sélective des hybrides, et n'est pas susceptible d'être l'objet de renforcement. Le caractère phénologique étant susceptible d'être relativement plastique, une fois que des évènements d'hybridation ont eu lieu, certains hybrides pourraient posséder une forte valeur sélective dans certaines régions intermédiaires et dominer en nombre les espèces parentales. Si la sélection agit directement sur la phénologie florale par l'intermédiaire des conditions climatiques, on peut donc se questionner sur l'évolution de ces zones en cas de changements climatiques.

Principales références bibliographiques :

Fernandez-Manjarrés JF, Gérard PR, Dufour J, Raquin C, Frascaria-Lacoste N (2006) Differential patterns of morphological and molecular hybridization between *Fraxinus excelsior* L. and *F. angustifolia* Vahl. (Oleaceae) in Eastern and Western France. Molecular Ecology, in press.

Gérard PR, Fernandez-M. JF, Bertolino P, Dufour J, Raquin C, Frascaria-Lacoste N. 2006 a New insights in the recognition of two European ash species *Fraxinus excelsior* L. and *F. angustifolia* Vahl. as useful tools for forest management. Annals of Forest Science, in press

Gérard PR, Fernandez-M. JF, Frascaria-Lacoste N. 2006 b Temporal cline in a hybrid zone population between *Fraxinus excelsior* L. and *F. angustifolia* Valh. Molecular Ecology in press

Jato, V., F. J. Rodriguez-Rajo, N. Dacosta & M. J. Aira. 2004. Heat and chill requirements of *Fraxinus* flowering in Galicia (NW Spain). Grana 43:217-223.

Lexer, C., B. Heinze, R. Alia & L. H. Rieseberg. 2004. Hybrid zones as a tool for identifying adaptive genetic variation in outbreeding forest trees: lessons from wild annual sunflowers (*Helianthus* spp.). For. Ecol. Manage. 197:49-64.

Picard, J.-F. 1983. A propos du frêne oxyphylle, *Fraxinus angustifolia* Vahl. Forêt-Entreprise 83:2-4.

Raquin, C., S. Brachet, S. Jeandroz, F. Vedel, and N. Frascaria-Lacoste. 2002a. Combined analyses of microsatellite and RAPD markers demonstrate possible hybridisation between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl. For. Genet. 9:103-111.

Raquin, C., B. Jung-Muller, J. Dufour, and N. Frascaria-Lacoste. 2002b. Rapid seedling obtaining from European ash species *Fraxinus excelsior* (L.) and *Fraxinus angustifolia* (Vahl.). Ann. For. Sci. 59:219-224.

Rameau, J. C., D. Mansion & G. Dumé. 1989. Flore forestière française, guide écologique illustré. Tome 1. Plaines et collines. Institut pour le Développement Forestier, Paris.

Wallander, E. 2001. Evolution of wind-pollination in Fraxinus (Oleaceae) - an ecophylogenetic approach. PhD Thesis. Göteborg University.

Diversité des plantes hôtes, structuration génétique et compétition à différentes échelles spatiales chez deux lépidoptères ravageurs : adaptation aux cultures conventionnelles et transgéniques chez *Ostrinia nubilalis* et *Sesamia nonagrioides*

Coordinateurs :
Sergine PONSARD
Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, UMR CNRS 5172, Université P. Sabatier - Toulouse III, Bâtiment 4R3 / B2 / 225 ; 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 04,
Tel : 33 (0) 5 61 55 61 97 - Fax : 33 (0) 5 61 55 61 96
ponsard@cict.fr
et
Denis BOURGUET
Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP),
Campus International de Baillarguet - CS 30 016, 34988 Montferrier / Lez cedex,
Tel : 33 (0) 4 99 62 33 66 - Fax : 33 (0) 4 99 62 33 45
bourguet@ensam.inra.fr

Participants
Marie-Claude SOUQUAL, Anne-Hélène Le PALLEC, Céline PELISSIER et Laurent PELOZUELO,
Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, UMR CNRS 5172

Serge MEUSNIER, Philippe AUDIOT, Ambroise DALECKY, Jean-François MARTIN, Vincent CALCAGNO et Yan THOMAS,
Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP)

Etudiants co-encadrés par DB et SP :
Tamara BEN ARI et Mathieu DEPAULIS (stagiaires INA P-G),
Benjamin PELISSIE (stagiaire L3 puis M1, U Toulouse III,),
Claire VAUVARIN (Stagiaire BTS, Lycée Professionnel Decazeville),
Laurianne LENIAUD (DESU U Toulouse III puis DEA, U Tours),
Arnaud BONTEMPS (DEA U Paris 6), Thibaut MALAUSA (Doctorant U Toulouse III)

Mots clés :
Spéciation, races-hôtes, maïs Bt, évolution de la résistance, ravageurs des cultures.

Abstract

Two lepidopteran species, *Ostrinia nubilalis* and *Sesamia nonagrioides*, are known to feed on several host plants including maize (*Zea mays* L.). As such they are one of the main targets of transgenic maize which produces *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) toxins. We had previously found that populations of *O. nubilalis* are

differentiated into at least two different host races: one feeding on maize and one feeding on mugwort (*Artemisia vulgaris* L.) and hop (*Humulus lupulus* L.). In this project we showed that populations collected on several other wild and cultivated species such as pepper, cocklebur, sunflower, sorghum and amaranthus probably belong to the maize race. Our data also suggest that populations of *S. nonagrioides* feeding on maize are genetically differentiated from those collected on cantaloupe, pepper, sunflower and sorghum. Taking advantage of the different carbon isotopes (^{12}C and ^{13}C) ratios naturally contained in C3 vs C4 type plants, we found that the two host races of *O. nubilalis* displayed a very high level (~95%) of assortative mating, as expected under a scenario of sympatric speciation. We finally showed that both host races oviposit preferentially and displayed a higher larval survival on their host plant rather than on the alternative host plants. Our results indicate that the evolution of resistance to *Bt* maize in populations of *O. nubilalis* cannot be delayed by the presence of susceptible individuals on mugwort and hop. The other host plants investigated in this project – i.e., pepper, cocklebur, sunflower, sorghum and amaranthus – could be potential sources of susceptible *O. nubilalis*; however they may be of little use quantitatively since their infestation level was low compared with that of maize.

Principaux Résultats

Pyrale du maïs (Ostrinia nubilalis)

Les deux espèces étudiées sont la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera : Crambidae) et la sésamie *Sesamia nonagrioides* Lef. (Lepidoptera : Noctuidae), dont les chenilles, polyphages, consomment diverses plantes sauvages ou cultivées dont le maïs (*Zea mays* L.). Nous savions (Bourguet *et al.* 2000, Martel *et al.* 2003) qu'il existe en France au moins deux groupes de populations d'*O.nubilalis* génétiquement différenciées (« races hôtes ») se nourrissant l'un sur maïs, l'autre sur armoise (*Artemisia vulgaris* L.) et houblon (*Humulus lupulus* L.). Au cours de ce projet nous avons étudié l'influence des plantes hôtes sur la diversité génétique de la pyrale et de la sésamie. Nous avons également recherché les facteurs assurant l'isolement reproducteur entre les deux races hôtes de la pyrale. Nos résultats nous permettent d'offrir quelques recommandations pour limiter l'évolution de la résistance aux toxines de *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) dans les populations de pyrale et sésamie qui sont deux des principales espèces cibles des maïs transgéniques produisant des toxines de *Bt*.

Influence des cultures et adventices sur la structuration des populations

Structuration des populations de pyrale

En ce qui concerne la pyrale du maïs, nous avons échantillonné des populations sur plusieurs plantes hôtes : maïs, armoise, poivron, houblon, xanthium, tournesol, sorgho et amarante. Les densités de populations n'ont pas été estimées avec précision, mais il est apparu qu'elles étaient limitées, en dehors du maïs, de l'armoise et du houblon. La structuration de ces populations à faible densité a néanmoins été étudiée par le biais de deux types de marqueurs. Le premier type correspond aux 5 marqueurs allozymiques ayant révélé l'existence des deux races hôtes de pyrale : celle colonisant l'armoise ou le houblon et celle infestant le maïs. En utilisant ces marqueurs, nous avons pu conclure que les populations colonisant le xanthium, le poivron, le sorgho et le tournesol appartiennent à la race maïs et a vérifié que cette race était bien différenciée de celle se nourrissant sur armoise et houblon (Leniaud *et al.* (2006). La structuration des populations prélevées sur ces différentes plantes hôtes a également été étudiée via l'analyse des séquences de quatre gènes nucléaires : les gènes Mpi et Tpi codant respectivement la mannose phosphate isomérase et la triose phosphate isomérase, un gène (pbp) codant une « Pheromone binding protein » impliquée dans le transport des phéromones jusqu'aux récepteurs olfactifs au niveau des antennes, et un gène (*Kettin*) codant pour une protéine de structure. Les résultats n'ont révélé aucune mutation diagnostique des races hôtes. Comme dans le cas des allozymes, les populations issues du maïs sont bien différenciées de celles collectées sur armoise. Les résultats sont toutefois moins nets en ce qui concerne les populations infestant le houblon, qui ne se distinguent significa-

tivement ni des populations collectées sur armoise ni de celles collectées sur maïs. Les populations prélevées sur les autres plantes hôtes – amarante, poivron, xanthium, sorgho – sont génétiquement plus similaires aux populations issues du maïs qu'aux populations d'armoise, un résultat congruent avec ceux obtenus avec les marqueurs allozymiques. En conclusion de cette étude, les réductions de flux géniques entre les populations – voire entre les différentes régions du génome – des deux races hôtes ne sont probablement pas aussi tranchées et universelles que nous pouvions le penser suite aux études allozymiques (Malausa *et al*. en préparation). En collaboration avec l'équipe de R.G. Harrison (U. Cornell, USA), Ambroise Dalecky (Post-Doctorant) a mis au point plus d'une dizaine de locus microsatellites polymorphes (Dalecky *et al*. 2006a). Ces nouveaux marqueurs vont permettre de poursuivre l'étude et la comparaison de la structure génétique des populations des deux races hôtes de la pyrale.

Structuration des populations de sésamie

En ce qui concerne la sésamie, nous avons également échantillonné, avec l'aide du Service de Protection des Végétaux, des populations sur plusieurs plantes hôtes : maïs, melon, poivron, sorgho et tournesol. Parmi les différents marqueurs allozymiques que nous avons mis au point (Vauvarin 2005 ; Leniaud *et al*. 2006), seuls trois se sont révélés polymorphes dans toutes les populations étudiées, limitant les conclusions que nous pouvons tirer de cette étude. Alors que la structure des populations de pyrale est généralement conforme à celle attendue à l'équilibre de Hardy Weinberg, celle des populations de sésamie s'en écarte régulièrement ; de nombreuses populations, collectées sur diverses plantes hôtes, présentent d'importants déficits en hétérozygotes. Les analyses hiérarchiques du *Fst* et celle de l'isolement génétique en fonction de la distance géographique suggèrent que les populations de sésamie infestant le maïs sont différenciées de celles collectées sur les quatre autres plantes (melon, sorgho, poivron et tournesol). Le résultat de l'analyse est assez net, mais le faible nombre de marqueurs étudiés ne nous permet pas de conclure avec certitude sur l'existence ou non de races hôtes chez cet autre ravageur des cultures (Leniaud *et al.* 2006).

Adaptation à la plante hôte et isolement reproducteur entre les races

Influence de la plante hôte sur le développement larvaire

Un élément majeur de l'association à la plante hôte est la capacité à s'y développer. Nous avons procédé en 2003 à des séries d'infestations in natura, de plants de maïs ou d'armoise avec des larves néonates des deux races hôtes de la pyrale du maïs. L'infestation a eu lieu au printemps et les larves ont eu le temps de se développer durant l'été. A l'autonome, nous avons ouvert les cannes pour récupérer les larves (qui étaient alors en diapause). Nous n'avons mis en évidence d'effets de la plante hôte – maïs ou armoise – sur le poids des larves diapausantes femelles pour aucune des deux races hôtes. En revanche, un tel effet fut observé chez les mâles : le poids de ces derniers était environ 10 % supérieur sur leur plante hôte d'origine par rapport à ce qu'il était sur la plante hôte alternative. La survie des mâles durant la diapause est donc potentiellement supérieure pour des larves s'étant développées sur la plante hôte habituelle de sa race. De plus, pour les deux races, la survie pendant le développement larvaire était en moyenne deux fois plus importante sur la plante hôte d'origine que sur la plante hôte alternative.

Comportement d'oviposition

Chez les insectes phytophages en cours de spéciation via un changement d'hôte, les individus se développent préférentiellement sur l'hôte correspondant à la population spécialisée à laquelle ils appartiennent. Les larves de la pyrale du maïs se développent sur la plante même où ont été pondus les œufs dont elles émergent. L'étude du lieu de développement des larves revient donc à une étude du choix du lieu de ponte par la femelle. Pour effectuer une telle étude, nous avons sélectionné deux souches présentant des allèles diagnostiques à deux loci enzymatiques. La souche dite « Z » a été sélectionnée à partir d'individus de la race maïs. L'autre souche, dite « E », l'a été à partir d'individus de la race armoise. Les femelles des deux souches ont montré une préférence très forte pour l'hôte naturel de la race à partir de laquelle leur souche a été formée. La préférence de la souche Z pour le maïs est d'ailleurs quasiment absolue : une seule ponte, sur plus d'une centaine déposée par les femelles de cette souche, a été récoltée sur armoise alors que la quantité de plants de maïs et d'armoise à leur disposition était équivalente.

Intensité des croisements entre les deux races

Pour estimer le taux de croisement entre les deux races, nous avons procédé à l'analyse de la composition en carbone des pyrales. En effet, les plantes sont constituées d'un mélange des deux isotopes stables du carbone (^{12}C et ^{13}C). Toutefois, le maïs ayant une photosynthèse de type C4, ses tissus sont naturellement enrichis en ^{13}C comparativement à l'armoise et au houblon qui sont des plantes de type C3. Nous avons vérifié que les pyrales adultes issues du maïs et de l'armoise présentent des ratios $^{13}C/^{12}C$ différents, reflétant la composition des plantes hôtes sur lesquelles ils se sont nourris à l'état de larve (Ponsard *et al.* 2004). L'échantillonnage de pyrales males et femelles dans des zones propices à l'accouplement chez cette espèce, et où les deux races étaient présentes, a permis à T. Malausa d'estimer la fréquence relative des croisements entre des individus provenant de plantes de type C4 – i.e., probablement du maïs – et de plantes de type C3 – i.e., probablement de l'armoise et du houblon. Le principal résultat de cette étude est l'existence d'une intense barrière pré-zygotique : pour les deux races, le taux d'homogamie est > 95 % (Malausa *et al*. 2005). Ce résultat constitue par ailleurs la première estimation directe du taux d'hybridation entre des races hôtes d'insectes phytophages, et ce dans des conditions de pure sympatrie. Enfin, il est intéressant de noter que ces résultats sont en accord avec les scénarios de spéciation sympatrique selon lesquels l'isolement est essentiellement la conséquence de barrières pré-zygotiques contrairement à la spéciation allopatrique qui est généralement le fruit de barrières post-zygotiques.

Gestion de la résistance des populations d'*O. nubilalis* sur maïs

Des travaux menés principalement dans le cadre du projet européen ProBenBt ont toutefois bénéficié de la synergie avec le présent financement. Ils ont également concerné la gestion de la résistance d'*O. nubilalis* aux toxines de Bt, mais étaient focalisés exclusivement sur les populations se nourrissant de maïs (ie, sans prise en compte des plantes hôtes alternatives). Le « pari » actuel de la gestion des résistances aux toxines de Bt actuellement en place aux Etats-Unis (la stratégie « haute dose refuge ») est qu'il serait possible de diluer d'éventuels allèles de résistance dans les populations de pyrale, suffisamment et de telle manière qu'une grande partie d'entre eux puisse être éliminée à chaque génération. Pour cela, il faut notamment que les papillons non-résistants se croisent efficacement avec les éventuels résistants, ce que l'on cherche à obtenir en associant à chaque champ de maïs Bt (où les papillons sont soumis à l'action de l'insecticide) un champ conventionnel (sans insecticide) situé à proximité. Nous avons montré que cette stratégie repose sur une hypothèse forte : celle que les papillons, lorsqu'ils sortent de leur chrysalide, commencent d'abord par se disperser entre les différents champs avant de s'accoupler. Or, nous avons observé qu'une fraction d'entre eux s'accouple très localement sur le lieu d'émergence, avant de se disperser entre les champs. Si cette fraction s'avère généralement importante – ce qui reste à établir, car notre étude ne concerne qu'un petit nombre de sites – cela pourrait mettre en doute l'efficacité de la stratégie haute dose refuge telle qu'elle est appliquée actuellement (Dalecky *et al* 2006b, Bailey *et al*. en révision).

Transferts pour la gestion et recommandations

Les résultats acquis lors de ce projet nous permettent de conclure que les populations infestant d'autres plantes hôtes que le maïs peuvent :

– être relativement denses – notamment dans les peuplements d'armoise du nord de la France – mais, via les diverses barrières et adaptations révélées au cours de ce projet, isolées des populations issues du maïs (le taux d'homogamie est > 95 %) ;

– appartenir à la même entité génétique – i.e. à la même race hôte – mais n'être présentes qu'à de faibles densités. Dans les deux cas, les pools d'individus issus de ces deux groupes de plantes hôtes (ceux appartenant à une autre race hôte et ceux appartenant à la même race hôte), sont insuffisants pour limiter de manière significative l'adaptation de la pyrale au nouvel environnement que constituent les variétés de maïs Bt. Dans l'éventualité d'une mise en culture massive de maïs Bt, le maintien de maïs conventionnel est donc indispensable. Ces conclusions ont été transmises aux acteurs de terrain (les agents et responsables des Services de Protection des Végétaux), au Comité de Biovigilance ainsi qu'à la Commission du Génie Biomoléculaire.

Conclusions et perspectives

Une revue synthétique et une ré-analyse des travaux effectués sur les espèces du genre Ostrinia en ex-Union Soviétique depuis les années 1970 nous ont renforcés dans l'idée que l'écologie et l'adaptation à la plante hôte avaient vraisemblablement un effet majeur sur la structuration génétique des populations dans la plupart sinon toutes les espèces du genre Ostrinia (Frolov *et al*. 2006). Notre projet est de poursuivre l'étude de cette différentiation dans un cadre géographique et taxonomique élargi. Des collaborations ont été amorcées à cet effet avec des partenaires chinois et japonais, en plus du partenaire russe.

Principales publications

Bailey, R. I., Ponsard, S, Le Pallec, A-H, and Bourguet, D. Dispersal behaviour of European corn borers in maize field borders. *Journal of Applied Ecology* (en révision)

Bethenod M.-T., Thomas Y., Rousset F., Frérot B., Pélozuelo L., Genestier G. and Bourguet D. 2005 Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner. II – assortative mating and host-plant preferences for oviposition. *Heredity*, 94: 264-270.

Bontemps A., Bourguet D., Pélozuelo L., Bethenod M.-T., and Ponsard S. 2004 Managing the evolution of Bt resistance in natural populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: host plant, host race and pherotype of adult males in aggregation sites. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271: 2179-2185.

Dalecky A., Bogdanowicz S.M., Dopman E.B., Bourguet D. and Harrison R.G. 2006a Two multiplex sets of eight and four microsatellite markers for the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Crambidae). *Molecular Ecology Notes* (sous presse).

Dalecky, A., Ponsard, S., Bailey, R. I., Pélissier, C. & Bourguet, D. 2006b Resistance Evolution of resistance to *Bt* Crops: Pre-dispersal Mating of European Corn Borers. *Public Library of Science Biology* (sous presse).

Frolov A.N., Bourguet D., Ponsard S. 2006 Reconsidering the taxonomy of several Ostrinia species in the light of reproductive isolation : a tale for E.Mayr. *Biological Journal of the Linnean Society* (sous presse).

Leniaud L., Audiot P., Bourguet D., Frérot B., Genestier G., Lee SF, Malausa T., Le Pallec A-H., Souqual M-C. & Ponsard S. 2006 Genetic structure of European and Mediterranean maize borer populations on wild and cultivated host plans. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (sous presse).

Malausa T., Bethenod M.-T., Bontemps A., Bourguet D., Cornuet J.-M., Ponsard S. 2005 Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer. *Science*, 308: 258-260.

Ponsard S., Bethenod M.-T. , Bontemps A., Pelozuelo L. , Souqual M.-C. and Bourguet D. 2004 Carbon stable isotopes: a tool for studying the mating, oviposition, and spatial distribution of races of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* Hübner, Lepidotera: Crambidae) among host plants in the field. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1177-1185.

Mécanismes de régulation de la biodiversité à l'échelle de l'Holocène : les contributions de l'archéozoologie

Coordination :
Jean-Denis VIGNE,
CNRS, UMR 5197, Archéozoologie, histoire des sociétés humaines et des peuplements animaux, Muséum national d'Histoire naturelle, Département Ecologie et gestion de la Biodiversité, Bat 56, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05

Participants au projet :
UMR 5197 :
Marie BALASSE (CNRS), Philippe BEAREZ (CNRS), Françoise BOUCHET (Univ. Reims), Alexandre BOURNERY (Muséum), Cécile CALLOU (Muséum), Thomas CUCCHI (Muséum), Karyne DEBUE (CNRS), Catherine DUPONT (INRAP), Sandrine GROUARD (Muséum), Matthieu LEBAILLY (CNRS), Christine LEFEVRE (Muséum), Sébastien LEPETZ (CNRS), Joséphine LESUR (Muséum), Chloé MARTIN (Muséum), Marjan MASHKOUR (CNRS), Azadeh MOHASEB (Muséum), Nathalie SERRAND (Muséum), Anne TRESSET (CNRS)

Équipe « Gestion des populations invasives » (INRA, SCRIBE) :
Olivier LORVELEC (INRA), Michel PASCAL (INRA)
Frédérique AUDOIN-ROUZEAU (CNRS, UMR 6130, CEPAM Valbonne)
Salvador BAILON (Département Alpes Maritimes, Lab. Lazaret)

Mots clés :
Anthropisation, Extinctions, Invasions, Peuplements animaux, Archéologie.

Abstract

Control mechanism of biodiversity at the Holocene time scale: the contributions of archaeozoology

This project aimed to increase and use archaeozoological data for a contribution to the knowledge of the impact of human societies on animal biodiversity at the scale of some centuries or millennia. It was developed in four directions:

– large mammals in poorly known and hot spot biodiversity areas (Iran, Ethiopia),
– coastal areas in both intertropical (Equator, Peru, West Indies, Oman) and temperate (Aleoutians, the European Atlantic façade) zones,
– small Brittany islands and
– origin of the mouse commensalism and cat domestication. New evidence have been found for the Holocene geographical restriction of several species (*Saiga tatarica, Equus hydruntinus, Hyaena hyaena, Tragelaphus buxtoni, Noetiella chesneyi, Osilinus lineatus*) and even of some extinctions (endemic *Microtus* in Molène archipelago, *Meretrix* sp. In Oman). New species have been described (*Meretric* sp., *Mus cypriacus*). The history of the spread of the house mouse in the Mediterranean basin has been eluci-

dated and the origin of the domestic cat has been found much earlier as expected. In addition, process of biodiversity decrease have been described in several of the studied areas, and their natural or man-made origin is discussed. Clear cut answers are rarely available, but most of these researches are still in progress in order to increase data and to get the more accurate environmental and anthropological information which will allow us to go deeper in the processes.

Principaux résultats

Ce projet visait principalement la connaissance des mécanismes de régulation de la biodiversité chez les animaux, dans des situations d'anthropisation quantitativement et qualitativement variées. Il cherchait à mettre à profit les scénarii du passé pour contribuer à mieux prévoir l'impact des événements présents sur le moyen et le long terme. Il s'attachait plus particulièrement aux équilibres et aux déséquilibres durables de la biodiversité à une échelle de temps intermédiaire entre celles de la néontologie et de la paléontologie, celle du siècle ou du millénaire. Cette échelle est principalement documentée par les restes des animaux issus des sites archéologiques, qui fournissent une riche information macroscopique, microscopique, moléculaire et isotopique. Les méthodes utilisées ont été celles de l'archéozoologie (Horard-Herbin et Vigne, 2005).

Le projet était de produire de nouvelles données, de reformuler en termes biogéographiques des données archéozoologiques existantes et tenter de comprendre les mécanismes, par un travail de mise en forme des groupes de pattern et de réflexion collective. Il a reposé sur une dizaine d'études de cas réparties dans le monde, dans des zones de *hot spot* de biodiversité ou dans des régions très tôt anthropisées. Elles étaient regroupées en quatre axes.

Axe 1. Comment les cortèges de grands mammifères continentaux (notamment les ongulés) ont-ils réagi à la néolithisation, dans des régions à forte biodiversité ?

Ce premier axe concernait les grands mammifères dans deux zones à forte biodiversité, le plateau Iranien et la Corne de l'Afrique, pour lesquelles on disposait de très peu de données pour l'Holocène.

En Iran (travaux de M. Mashkour), un important travail de collecte de données a été réalisé sur une dizaine de sites archéologiques ou paléontologiques. Trois de ces sites, localisés en grotte, ont été particulièrement productifs (et prometteurs) car ils livrent des séquences stratigraphiques longues englobant des niveaux de la fin du Pléistocène et de l'Holocène : Komishan, sur le littoral de la Caspienne, et Wezmeh et Kan Mikail, tous deux dans le Zagros septentrional. Les deux premiers sites ont mis en évidence la présence en Iran, au début de l'Holocène, de taxons insoupçonnés et aujourd'hui éteints de cette région : l'antilope saïga (*Saiga tatarica*), l'hydrontun (*Equus hydruntinus*) et la hyène rayée (*Hyaena hyaena*). Une synthèse est en cours de préparation.

Antilope saïga (*Saiga tatarica*)

Dans la Corne de l'Afrique, c'est le grand abri de Moche Borago, dans le Sud-ouest de l'Ethiopie, à 2 300 m d'altitude, qui a livré les résultats les plus riches et les plus originaux (Lesur *et al.*, soumis). Ils concernent une tranche de temps entre le 6e millénaire av. J.-C. et le 5e s. de notre ère. Une vingtaine d'espèces de mammifères y est représentée, dont le Nyala des montagnes (Tragelaphus buxtoni), espèce endémique aujourd'hui absente au nord du rift. Cette découverte met en évidence la contraction holocène de l'aire de répartition de cette espèce protégée. Les travaux dans cette région ont en outre montré qu'elle était restée très longtemps à l'écart des courants des activités pastorales, au delà du 1er millénaire avant notre ère. Mais l'adoption de l'élevage dans cette région et les profondes modifications que cela a entraîné, sont peut-être à mettre en relation avec la grande phase d'aridification qui débute dès la fin du 3e millénaire avant J.-C. Une thèse a été soutenue sur ce sujet et un post-doc est en cours.

Hyène rayée (*Hyaena hyaena*)

Axe 2. Comment la faune marine côtière s'est-elle adaptée aux pressions de pêche et de collecte des sociétés humaines prédatrices, puis productrices ?

Cet axe de travail s'est réparti sur des hot spots de biodiversité intertropicaux (côtes équatoriennes et péruviennes, Antilles et Sultana d'Oman) et sur des zones tempérées et boréales d'intérêt particulier.

Sur les côtes d'Equateur et du Pérou (travaux de P. Béarez), le travail a d'abord consisté à compléter la liste des espèces de poissons marins côtiers actuelles (Jiménez-Prado & Béarez 2004), ainsi que celle attestée dans le rpertoire archéozoologique. Sur le site de Salango (Equateur), 65 espèces ont été recensées. Dans les niveaux datés de 1500-800 av. J.-C., on a mis en évidence une pêche spécialisée aux Scrombridés. Des fluctuations importantes d'effectifs des différentes espèces de scombridés au fil du temps sont en cours d'interprétation. Sur la côte péruvienne, l'analyse encore inachevée du très abondant matériel de la séquence stratigraphique de Quebrada de los Burros, datée entre 10 000 et 3 200 BP, témoigne d'une pêche relativement spécialisée sur les Sciaenidés, mais d'un impact anthropique relativement limité sur ces populations.

Dans les grandes et petites Antilles, les travaux menés par S. Grouard et N. Serrand sur les vertébrés terrestres, les poissons et les mollusques et crustacés marins, ont produit un grand nombre de données analytiques nouvelles, mis à la disposition de la communauté dans une dizaine de publications et rapports très étoffés. Le très important site de référence de Baie Orientale, à Saint-Martin, mais aussi une dizaine d'autres sites nouveaux répartis à Montserrat, en Guadeloupe et en Martinique, ont permis de proposer un schéma d'évolution synthétique des systèmes d'exploitation des ressources marines entre les périodes Saladoïde et post-Saladoïde (entre le 9e et le 15e s. ap. J.-C.) : les populations les plus anciennes ont ciblé une espèce de grand gastéropode (Strombus) à des fins à la fois alimentaires et artisanales en le complétant par un panel restreint de quelques espèces aisément accessibles et une exploitation importante des crabes; les plus récentes ont ciblé de manière intensive, à des fins strictement alimentaires, une espèce de gastéropode (Cittarium), au détriment des crabes. Ce scénario, en cours de publication, sera mis à l'épreuve du site de Macabou (Martinique) sur lequel des fouilles ont été engagées dans le cadre du présent projet (Bérard *et al.*, soumis).

Sur les côtes du Sultanat d'Oman, les mollusques marins accumulés dans cinq sites du néolithique et de l'Âge du Bronze ont fait l'objet de la thèse de doctorat de C. Martin. Les fluctuations d'abondance des 91 taxons répertoriés dans la stratigraphie de Swayh décrivent l'apparition d'une lagune dès 5500 av. J.-C. (bivalves de la famille des Veneridae) et d'une mangrove à partir de 4604-4429 cal BC (caractérisée par le gastéropode *Terebralia palustris*). Ces modifications du milieu correspondent à une période climatique plus humide résultant du déplacement de la limite des pluies de mousson d'été vers le nord. Une nouvelle espèce de Meretrix aujourd'hui probablement éteinte est en cours de description à partir du matériel néolithique. De même, les données archéologiques amènent à modifier l'aire de répartition du bivalve Arcidé récemment décrit, *Noetiella chesneyi*.

Les données archéozoologiques collectées jusqu'à présent dans le cadre de différents programmes internationaux concernant l'évolution des faunes de vertébrés des îles Aléoutiennes ont abouti à une synthèse (Causey *et al.*, 2005). Pour ces trois derniers millénaires, C. Lefèvre et ses collaborateurs relèvent de nombreuses variations parmi les populations, notamment celles d'oiseaux (Procellariiformes, Pélécaniformes, Alcidés, Ansériformes...). L'impact de l'augmentation de la pression anthropique sur les espèces dont les colonies de reproduction sont les plus accessibles, et donc vulnérables (comme la plupart des espèces d'Alcidés), est observé localement mais ne semble pas avoir eu d'effets sur le long terme.

Par la révision d'importants assemblages fauniques archéologiques du Mésolithique et du Néolithique d'Ecosse (Caisteal Nan Gillean, Hébrides) et de Bretagne (Téviec, Hoëdic, Beg Er Vil et Er Yoh), A. Tresset (accepté) a montré que de très nombreuses espèces aviaires ont été exploitées au Mésolithique, mais qu'un nombre restreint d'entre elles seulement (dont le grand Pingouin aujourd'hui éteint, *Pinguinus impennis*) l'étaient de façon intensive (Alcidés, Anatidés et, secondairement, Scolopacidés). Les espèces exploitées au Néolithiques sont des Phalacrocoracidés et des Laridés, les Alcidés devenant rares. Ce changement pourrait résulter d'une forte décroissance démographique des colonies d'Alcidés, elle même due à la chasse intensive exercée par les Mésolithiques, mais on ne peut pas exclure une incidence (conjointe ?) des changements d'habitudes économiques et culturelles résultant de la néolithisation.

Grand Pingouin

En étroite connexion avec ce travail sur les vertébrés, notamment dans la micro-région de la presqu'île de Quiberon et de l'archipel de

Téviec et Hoedic, les données accumulées précédemment par C. Dupont sur les malacofaunes marines mésolithiques et néolithiques des côtes atlantiques de France ont été confrontées aux autres données européennes, grâce à l'élaboration d'une base de données portant sur 275 dépôts coquilliers de la façade atlantique et sur 120 taxons. Cette fois, il semble bien que les mutations culturelles liées à la néolithisation aient été les principaux déclencheurs d'importantes mutations : tandis que les Mésolithiques ont exploités tout le panel des milieux et des ressources accessibles, les Néolithiques, dont l'alimentation marine s'est brutalement réduite (données isotopiques), ont ciblé leur consommation de coquillages bien souvent à plus de 90% sur deux espèces seulement (Schulting *et al.*, 2004). Mais ce constat d'une plus grande dépendance des populations mésolithiques vis-à-vis de ces ressources marines ne se traduit pas forcément par l'absence d'un impact sur les populations de coquillages.

Parmi les nombreuses autres données issues de l'analyse des mollusques marins mésolithiques et néolithiques de la façade atlantique, on soulignera la mise en évidence de la réduction de l'aire de répartition de certains taxons, notamment la monodonte *Osilinus lineatus*. Les causes sont à l'étude.

Axe 3. Les domaines insulaires de la côte bretonne

À la faveur de fouilles menées sur plusieurs îles de l'archipel de Molène (Molène, Trielen, Béniguet) sous la co-direction d'A. Tresset, plusieurs assemblages de microvertébrés datés du 3 e millénaire avant J.-C. à la fin de l'ère pré-chrétienne ont révélé la présence inattendue, au Néolithique, de plusieurs espèces de microvertébrés actuellement disparues, certaines manifestant le syndrome de gigantisme insulaire (notamment *Neomys anomalus*, *Microtus agrestis* et *M. arvalis*). Ces données, associées à celles obtenues sur le site de l'Âge du fer de l'île d'Ouessant, indiquent également une forte réduction de la diversité spécifique de cette faune au sein du complexe insulaire Ouessant – archipel de Molène, entre le Néolithique et la période actuelle. Cet appauvrissement est probablement à mettre en rapport avec l'évolution climatique qui a, entre autres, provoqué une remontée du niveau marin, mais également avec l'introduction par l'homme, délibérée ou non, de taxons allochtones (fig. 1). L'analyse de ces données très originales est en cours. Présentée ici de façon globale, à l'échelle du complexe insulaire, elle se développe également à l'échelle de chaque île.

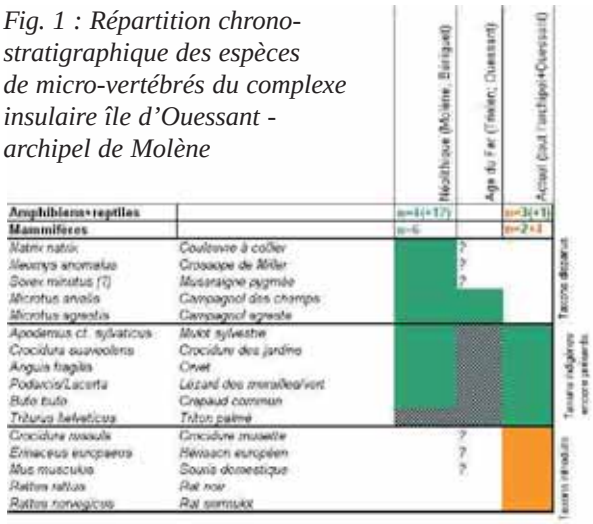


Fig. 1 : Répartition chronostratigraphique des espèces de micro-vertébrés du complexe insulaire île d'Ouessant - archipel de Molène

Ces découvertes ont suscité un travail de génétique de populations insulaires bretonnes de la Musaraigne des jardins, *Crocidura suaveolens*, espèce à laquelle se substitue totalement *C. russula* quand elle est introduite (exemple des îles de Sein et de Molène). Ce travail a essentiellement visé à documenter l'ancienneté de la fondation de ces populations et leur rapport avec les populations continentales. L'étude a porté sur 10 marqueurs microsatellitaires et le Cyt.$_b$ de l'ADN$_{mt}$ de 55 individus issus de 12 îlots. Elle a mis en évidence une forte différenciation inter-archipels et une différentiation moindre, mais significative, entre les populations des différentes îles d'un même archipel.

Axe 4. Comment l'anthropisation affecte-t-elle la biodiversité à l'échelle infraspécifique ?

Cet axe contribue à l'analyse de phénomènes situés aux confins du commensalisme et de la domestication, mais aussi au cœur des processus de micro-évolution, particulièrement sensibles et trop souvent négligés lorsqu'il s'agit de débattre de l'effet de l'anthropisation sur la biodiversité. Deux modèles ont été retenus, le chat (espèce domestique) et les muridés (espèce commensale), évoluant dans un cadre géographique commun, le pourtour méditerranéen au sens large.

Concernant l'histoire du commensalisme murin, le travail a principalement porté sur la souris grise (Mus musculus) dont l'histoire néolithique proche-orientale et méditerranéenne a pu être en grande partie élucidée dans le cadre de la thèse de T. Cucchi. L'analyse du contour de la première molaire inférieure par les transformées de Fourier elliptiques, s'est révélée aussi performante que l'utilisation des marqueurs génétiques

Figure 2 : attestation de la souris grise (*Mus m. domesticus*) dans les assemblages archéozoologiques nord méditerranéens depuis le Tardiglaciaire. On observe une avancée rapide à partir du Proche-orient, puis un blocage, la colonisation de l'occident n'étant effective qu'à la période protohistorique (Cucchi et al., 2005).

pour distinguer toutes les sous-espèces du genre, actuelles ou fossiles. Elle a permis de démontrer que l'émergence et la diffusion des pratiques de l'économie agricole à travers le Proche-Orient constituent le principal moteur de l'adaptation initiale de la souris au commensalisme de l'homme, dès avant le Néolithique pré-céramique. Elle a permis la mise en évidence d'une nouvelle espèce endémique de souris non commensale à Chypre (*Mus cypriacus*) qui constitue l'un des trois cas de reliques de la microfaune pléistocène insulaire méditerranéenne ayant survécu à l'anthropisation holocène (Cucchi *et al.*, accepté). Ces analyses ont également permis de percevoir le rythme de la diffusion de la souris commensale de l'est à l'ouest de la Méditerranée (Fig. 2 ; Cucchi *et al.*, 2005) : après un passage très rapide à Chypre, dès le 9e millénaire av. J.-C., la diffusion a connu une stase de près de sept millénaires, avant de reprendre son chemin vers l'ouest et de couvrir brutalement toute la Méditerranée et l'Europe occidentale à l'Âge du Fer.

Un volet du projet visait à étudier l'évolution des parasitoses à helminthes dans les sites lacustres néolithiques européens en rapport avec l'invasion par la souris grise. Les découvertes faites au sujet de cette dernière ont invalidé cette démarche, mais ces travaux paléoparasitologiques, menés dans le cadre du doctorat de M. Lebailly, ont apporté des informations dignes d'intérêt dans un tout autre domaine. Sur un ensemble de six sites lacustres suisses et allemands datés de la période du Néolithique moyen et final, entre 3900 et 2900 ans avant J.-C., on observe une forte corrélation entre changement culturel et biodiversité des parasites. Ce phénomène original pourrait s'expliquer par une modification des habitudes alimentaires donnant une plus large place au poisson.

Enfin, le volet de cet axe 4 dévolu au chat a été marqué par la découverte, dans un niveau chypriote daté d'environ 7500-7000 av. J.-C., d'un chat inhumé aux côtés d'un homme (Vigne *et al.*, 2004). Elle montre que le chat a été introduit volontairement sur l'île un millénaire plus tôt que prévu, et que les hommes entretenaient déjà à cette époque des relations étroites avec certains petits félidés. Elle permet de proposer que le chat a été domestiqué au Proche-Orient, bien antérieurement au Haut Empire Egyptien. On peut même avancer que sa domestication est liée à l'apparition du commensalisme murin dans les premiers villages natoufiens ou précéramiques du Proche-Orient.

Conclusion et perspectives

Le projet a en grande partie atteint ses objectifs dans la mesure où il a permis la publication ou la mise à disposition (base de données, rapports) de nombreuses données inédites, et où il a amené un nombre non négligeable de découvertes nouvelles, parfois inattendues. La production scientifique qui en résulte, certes supportée par un nombre important de participants, témoigne de cette réussite : 4 livres dont 2 parus, 22 articles de rang A dont 14 parus, 40 articles dans des revues à Cte de Lecture, 4 thèses soutenues, 4 mémoires de M2…

Parmi les résultats marquants on retiendra la mise en évidence, dans de nombreuses régions, de phénomènes de réduction d'aires de répartition (saiga, hydrontin, hyène rayée en Iran, nyala des montages sur le plateau éthiopien, plusieurs espèces de poissons en Equateur, un bivalve en Oman, un gastéropode dans l'Atlantique nord…) et même d'extinctions insoupçonnés (une espèces de bivalve en Oman, quatre espèces de micromammifères endémiques sur l'archipel de Molènes). La contribution à la connaissance de la biodiversité holocène est attestée par la description de deux espèces nouvelles (*Meretrix sp*. et *Mus cypriacus*).

Plus intéressant encore du point de vue de la connaissance de la dynamique de la biodiversité, sont les résultats qui concernent l'évolution des cortèges de faune dans de nombreux milieux côtiers ou insulaires

sous l'effet de la remontée du niveau marin, de l'évolution des climats et des environnements naturels, ou de l'anthropisation. Pratiquement tous les volets du projet ont connu de bonnes avancées dans ce domaine. Mais on perçoit maintenant qu'il faudra fournir un important travail supplémentaire (analyses climatiques, isotopiques, culturelles….) dans chacun de ces cas pour trancher entre les différents facteurs susceptibles d'expliquer le mieux ces dynamiques séculaires ou millénaires. C'est peut-être parce qu'elles bénéficient déjà d'approches analytiques très fines que les approches à l'échelle infra-spécifique (voir le cas de la souris) semblent plus immédiatement performantes dans le domaine de la compréhension des mécanismes impliqués à cette échelle de temps.

Plusieurs des projets engagés dans le cadre de ce programme vont assurément connaître d'importants développements. Le travail est à peine ébauché en Iran et en Ethiopie, et il se prolongera sans doute car il s'appuie sur des chercheurs en poste. Il en va de même sur les côtes pacifiques de l'Amérique du Sud, aux Antilles, aux Aléoutiennes et sur la façade atlantique de l'Europe. Ces « terrains » sont dès lors constitues en « zones ateliers » pour l'étude de la dynamique de la biodiversité à l'échelle de l'Holocène. Mais la principale perspective pour le groupe constitué à l'occasion de ce projet IFB, c'est d'augmenter la précision analytique et le niveau de synthèse afin d'accéder aux mécanismes. Il semble nécessaire d'ouvrir le débat avec d'autres unités, au plan international, dès que les projets évoqués ici auront tous atteint un niveau de maturité suffisant : un colloque international devrait être organisé à l'horizon 2008-200 autour des partenaires du présent projet. Il est prévu par ailleurs de demander de nouveaux financement, portant cette fois sur des actions plus transversales, avec des thématiques telles que le commensalisme ou l'insularité.

Principales références bibliographiques

BERARD, B., S. GROUARD & N. SERRAND, soumis - L'occupation post-saladoïde du sud de la Martinique, une approche de l'idée de territoire. *In : Proceedings of the 21st International Congress of the Association for Caribbean Archaeology*, Port of Spain, Trinidad, 24-30 juillet 2005, Int. Ass. for Caribbean Archaeol.

CAUSEY D., CORBETT D.G. LEFEVRE C., WEST D. L., SAVINETSKY A. B., KISELEVA N. K. & KHUSSANOV B. F., 2005.- The palaeoenvironment of humans and marine birds of the Aleutian Islands: three millennia of change. *Fish. Oceanogr*., 14 (suppl. 1): 259-276.

CUCCHI T., VIGNE J.-D. et AUFFRAY J.-C., 2005.- First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) in Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biol. J. Linn*. Soc., 429-445.

CUCCHI T., ORTH A., RENAUD S., FABRE L., CATALAN J.-F., HADJISTERKOTIS E., AUFFRAY J.-C., VIGNE J.-D, accepté.- A new endemic species of subgenus Mus (Rodentia, Mammalia) on Cyprus Island. *Zootaxa*.

HORARD-HERBIN M-P & VIGNE J.-D. dir., 2005. *Animaux, environnements et sociétés*. Paris: Errance,192p.

JIMÉNEZ-PRADO P. & BÉAREZ P., 2004. *Peces marinos del Ecuador continental / Marine fishes of continental Ecuador*. SIMBIOE/NAZCA/IFEA, Quito. T. 1 - 130 p.; T. 2 - 401 p.

LESUR J., VIGNE J.-D. et GUTHERZ X., soumis.- Exploitation of wild animals in Southwestern Ethiopia during the Holocene (6 000 BP - 1 500 BP): The data from Moche Borago shelter (Wolayta). *Environmental Archaeology*.

MARTIN C., 2005a. The shell material from Suwayh 1 (Oman, Neolithic). In: Bar-Yosef, D. (eds), *Archaeomalacology : Molluscs in former environnements of human behaviour*, vol. 9th ICAZ Conference, Durham 2002. pp. 166-173. Durham: Oxbow Books.

SCHULTING R., TRESSET A., DUPONT C., 2004 : From Harvesting the Sea to Stock Rearing Along the Atlantic Façade of North-West Europe. *Environnemental Archaeology* 9 (Proceedings of the AEA Conference, Belfast 2003), p. 131-142.

TRESSET A., accepté. L'avifaune des sites mésolithiques et néolithiques de Bretagne (5500-2500 av. J.C.) : implications ethnologiques et biogéographiques. *Revue de Paléobiologie*.

VIGNE J.-D., GUILAINE J., DEBUE K., HAYE L. et GERARD P., 2004.- Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 304: 259 (9 April 2004).

Termitière cathédrale, Mali. (Joseph Laure, IRD)

Session 6
Outils disponibles et services écologiques

174 Modèles pour une gestion durable de la biodiversité sous incertitude et dynamique globale. *Luc DOYEN*

179 Dégradation de la connexité du paysage et impact sur une espèce-sentinelle : mise au point d'un outil d'évaluation et de restauration. *Pierre JOLY*

184 Modifications d'utilisation des terres et diversité fonctionnelle des espèces végétales en régions tempérées et tropicales : développement d'une base de données de traits biologiques et synthèse multi-sites. *Sylvie GOURLET-FLEURY et Eric GARNIER*

191 Mise en place d'un « Observatoire microbiologique du littoral » : analyse de la biodiversité bactérienne à long terme en relation avec le cycle du carbone. *Philippe LEBARON*

Modèles pour une gestion durable de la biodiversité sous incertitude et dynamique globales

Coordination :
Luc DOYEN,
CERESP, UMR 5173 MNHN-CNRS-UPMC,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.
Tel : (33) 01 40 79 30 73/
lucdoyen@mnhn. fr

Participants au projet :
C. BAIGNE, Worldfish Center, CGIAR, Le Caire, Egypte ;
M. De LARA, CERMICS, ENPC, Marne La Vallée ;
O. RENAULT ; F. LEGER, INAPG ; M. TICHIT, INRA SAD ;
J.C. PEREAU : Université de Marne-la-Vallée ;
D. PELLETIER, Laboratoire MAEHRA IFREMER ; J. FERRARIS, IRD ;
R. JULLIARD, MNHN ; H. LEVREL, EHESS, Paris ;
D. DURANT, INRA ; R. GALZIN, LITM, Perpignan.

Mots-clés :
Modèles bio-économiques, co-viabilité, aires marines protégées,
pratiques agro-environnementales.

Abstract

This research contract IFB-GICC aimed at the development of bio-economic models for the diagnostic and viable management of ecosystems and their uses in a perspective of global dynamics and uncertainties. The project has focused on two applied problems. The first one is related to the management of farmland habitats by grazing activities while the second refers to Protected Area for the conservation and sustainability of fisheries and marine resources. The use of controlled dynamics systems theory in discrete time and especially of co-viability approaches turned out relevant to develop interdisciplinary studies between conservation biology and bio-economics. Through the contract, an inter-disciplinary web has been reinforced inducing many scientific productions, teaching and formation. General results coping with Individual Transferable Quotas (ITQ) and contribution value of species have been exhibited. More specific recommendations have been obtained for case studies : intensity and timing of grazing in Marais Poitevin, size of marine protected area in New-Caledonia.

Principaux résultats

Acquis

L'objectif principal de ce projet de recherche interdisciplinaire était de développer des modèles mathématiques de décision séquentielle sous incertitude, combinés avec des approches de coût-efficacité ou de viabilité pour éclairer la gestion de la biodiversité, traitée ici au niveau spécifique. L'incertitude et les dynamiques globales incluant changements d'usage et climatique ont été abordées ici comme des impacts.
Ce projet s'est appuyé principalement sur deux champs d'applications :

– La gestion par le pâturage d'habitats protégés ;
– L'efficacité d'aires marines protégées pour la durabilité des activités de pêche. Dans ce cadre, la modélisation a permis de :
  < favoriser la rencontre entre les différentes dimensions disciplinaires,
  < faciliter la compréhension des dynamiques et processus en jeu,
  < intégrer des préoccupations locales dans des problématiques plus globales,
  < éclairer le pilotage des systèmes en permettant des projections.

La production et les actions scientifiques liées à ce projet ont été nombreuses. Ainsi le bilan est conséquent pour les publications (4 soumissions), les communications à des colloques ou séminaires. Les actions de formation et d'encadrement induits directement par le projet ont été aussi importantes (4 stages master, 1 post-doc, stages X, ENPC). Les réunions générales et les groupes de travail animés dans le cadre de ce projet auront permis le renforcement d'un réseau interdisciplinaire pour la modélisation bio-économique qui rebondit déjà dans de nombreuses directions (Contrat ANR Biodiversité, ACI Modélisation Economique Développement Durable, Projet GDR Mathématiques du Développement Durable, réseau européen EMPAFISH, projet STIC AmSud, ...).

Méthode générale

La théorie du contrôle des systèmes dynamiques et de l'automatique en temps discret pour des modèles bio-économiques a fourni un formalisme générique et transversal pour aborder les questions de gestion durable de la biodiversité. Ainsi la description en termes d'état, de contrôle, d'observation, d'incertitude des systèmes a permis des modélisations intégrées pertinentes. De plus l'adéquation des approches de viabilité (contraintes états-controles) [1] ou de cout-efficacité (optimisation sous contraintes) a été mis en évidence dans ce cadre pour des évaluations multicritères lié au développement durable : co-viabilité, équité inter et intra générationnelle. La formalisation directe des modèles en temps discret a permis l'implémentation aisée des codes informatiques SCILAB. Ces travaux de modélisation auront aussi permis la quantification de concept trop imprécis, mous ou non définis : effet réserve, objectifs agro-environnementaux, valeur de contribution. Certains des modèles développés sont de nature compacte, stylisée, agrégée pour appréhender les principaux mécanismes en jeu dans une perspective d'aide à la compréhension. D'autres modélisations intégrées ont vocation à prendre davantage en compte la complexité des systèmes étudiés et à traiter de plus grandes dimensions dans une perspective d'aide à la décision. Elles s'appuient sur des terrains et données spécifiques.

Nous décrivons plus en détails les résultats des travaux en termes d'article. La plupart ont été soumis dans des revues internationales.

Cout-efficacité pour la gestion de populations d'oiseaux limicoles via le pâturage

Ce travail commun impliquant M. Tichit, L. Doyen, O. Renault, J.Y. Lemel & D. Durant a été soumis [9] àla revue Ecological Modeling. De nombreuses études suggèrent que les change¬ments globaux de l'agriculture en Europe, incluant intensification & déprise, ont conduit à une réduction majeure de l'hétérogénéité des habitats, avec pour conséquence une baisse inquiétante de la biodiversité en milieu agricole. Il est souligné que les populations d'oiseaux sont particulièrement touchées [2]. Ainsi la commission européenne vient d'adopter l'indicateur « farmland birds » comme indicateur structurel de développement durable pour la biodiversité.

Dans ce contexte, un enjeu crucial est de mettre au point des stratégies de gestion des espaces agricoles qui soient durablement favorables au maintien de la biodiversité sans pénaliser les agriculteurs. Ainsi on s'est

Vanneau huppé

Chevalier gambette

Barge à queue noire

particulièrement intéressé au cas des espèces de limicoles qui se reproduisent dans les prairies humides du Marais Poitevin [10]. Le modèle développé considère les dynamiques temporelles d'un couvert végétal (biomasse herbacée et hauteur d'herbe) contrôlé par le pâturage et d'une communauté de trois espèces de limicoles : le vanneau huppé, le chevalier gambette et la barge à queue noire. La dynamique mensuelle du couvert prairial intègre des contraintes biotechniques et économiques liées à l'alimentation du troupeau ainsi que des contraintes écologiques liées aux hauteurs d'herbes attractives pour les limicoles lors de leur reproduction. Nous utilisons la théorie du contrôle viable et la programmation dynamique pour mettre en évidence quelles stratégies de pâturage (densité de vaches) vérifient ces contraintes, maintenant et dans le futur. Les paramètres démographiques de chaque espèce de limicoles dépendent explicitement de la qualité de l'habitat, temporellement variable, générée par ces stratégies de pâturage. Les conséquences sur la dynamique de la communauté sont déterminées par un modèle matriciel structuré en age. Le modèle permet donc de déterminer les conséquences sur la probabilité d'extinction des populations de limicoles de stratégies de pâturage conciliant des contraintes productives et écologiques. Deux types de stratégies de pâturage viables sont analysées du point de vue de leur efficacité économique. Il apparaît que, lorsque les contraintes écologiques augmentent, il devient nécessaire de combiner la pression de pâturage sur deux saisons clés.

Co-viabilité pour la gestion des pêcheries via des aires protégées

Application à un écosystème marin corallien : Ce travail impliquant L. Doyen, M. De Lara, J. Ferraris & D. Pelletier fait l'objet d'un publication soumis à Ecological Modelling [4]. La surexploitation des ressources marines est un problème mondial malgré des efforts désormais intenses de régulation des pêcheries. Les aires marines protégées sont considérées comme un instrument important pour palier à ces défaillances et gérer plus durablement les ressources halieutiques. Depuis une dizaine d'années, un certain nombre de modè-

les ont été développés dans le but d'évaluer l'efficacité d'une Aire Marine Protégée (AMP) en termes de conservation et d'augmentation des populations, des captures et des revenus de la pêche [7, 8]. Néanmoins, bien que les AMP soient souvent présentées dans le cadre de la gestion écosystémique, peu de modèles prennent en compte plusieurs espèces, voire l'ensemble du peuplement.

On a développé un modèle bio-économique en s'appuyant sur des données de milieux coralliens de Nouvelle-Calédonie en lien avec l'IFREMER et l'IRD [5]. Combinant la biologie de la conservation et l'économie de l'environnement, une telle modélisation intégrée inclut la prise en compte respective de :

– Dynamiques de populations complexes induites par un réseau trophique,
– Dynamique du corail qui modifie les relations trophiques via des phénomènes de refuge ; ces dynamiques sont perturbées par les cyclones. L'hypothèse d'une hausse de 50 % de la fréquence des cyclones a été retenue comme scénario de changement climatique.
– L'impact des perches sur l'évolution de cet écosystème marin. Cet impact est contrôlé par la taille de réserve.
– Les critères de durabilité correspondent au maintien conjoint au cours du temps d'une exploitation garantie de pêche et d'une diversité trophique.

On montre comment la viabilité de l'exploitation halieutique n'est pas antagoniste avec des objectifs de conservation de la biodiversité. Ceci n'est pas possible si toute la zone est exploitée. Des tailles de MPA viables voire optimales sont ainsi mises en évidence sous certaines conditions de pression anthropique. Ceci suggère qu'une politique d'implémentation d'aires protégées n'est pas suffisante en elle-même et qu'elle doit être accompagnée d'instrument pour le contrôle de l'effort global sur la zone. La prise en compte de l'incertitude climatique via l'augmentation des cyclones ne remet pas en cause ces analyses soulignant la robustesse des résultats.

Gestion viable d'une ressource renouvelable via un marché de quotas

Résultat d'une collaboration entre L. Doyen et J.C. Pereau, ce travail [3] a été soumis à la revue Journal of Environmental Economics and Management. Une des causes de la surexploitation des res¬sources est le non respect des réglementations et le comportement non nécessairement vertueux des acteurs exploitant ces ressources. Ainsi une politique de quotas (TAC) peut être inefficace du fait du dépassement des quotas par les agents. Les modes de coordination entre les différents acteurs doivent ainsi permettre une gestion plus durable. La régulation des ressources renouvelables par des marchés de quotas individuels transférables (ITQ) est parfois proposée. Ici on a construit un modèle bio-économique stylisé pour étudier une régulation par ITQ avec pénalité. Dans ce contexte, la dynamique du modèle combine une évolution agrégée de ressource avec un prélèvement révélé à chaque période par un équilibre du marché des quotas. La commande de la dynamique est le nombre total de quotas rendus disponibles sur le marché. Les différentes stratégies de l'agence sont évaluées par rapport à la satisfaction d'une contrainte de capture ga¬rantie qui induit équité inter et intra générationnelle ainsi que la conservation de la ressource. Le noyau de viabilité est l'outil analytique utilisé. On montre ainsi que la viabilité d'un ITQ n'est possible que si un taux endogène de dépassement de quotas des agents n'excède pas une valeur critique liée à la productivité naturelle de la ressource. Dans le cas favorable, des marges de viabilité pour le stock et pour les quotas sont mises en évidence. Des politiques spécifiques sont étudiées. On montre en particulier comment une politique Ichtyocentrique basée sur le MSY n'est pas efficace.

Valeur de contribution marginale de la biodiversité

Cet article, fruit d'une collaboration entre C. Béné & L. Doyen, est en phase finale de rédaction et devrait être soumis à Ecological Economics. La valeur de la biodiversité est un enjeu central pour gérer celle-ci de manière durable. La valeur de contribution marginale d'une espèce [6] est une dimension importante pour cette évaluation. L'analyse réalisée ici est basée sur un modèle stylisé d'espèces au sein d'une communauté en compétition pour une ressource limitée. Dans ce contexte on se propose d'analyser la valeur de contribution selon deux critères : le premier concerne l'aspect « conservation de biodiversité spécifique » – en considérant un seuil minimal de biodiversité (mesuré ici par l'indice de Shannon) – tandis que le second se focalise sur la contribution marginale dans le cadre d'une exploitation commerciale – en considérant un seuil minimal d'utilité garantie. Dans les deux cas, l'étude est réalisée dans une perspective de viabilité sous incer-

titude dans le sens o`u l'on s'intéresse aux probabilités de maintenir les seuils minimaux garantis. Dans les deux cas, on montre que la contribution marginale est positive et non nécessairement décroissante comme le suggère une partie de la littérature sur les effets de substituabilité. L'étude montre ainsi l'existence de richesse spécifique « préférable » dont le niveau varie cependant avec le seuil minimal de conservation ou d'utilité requis.

Conclusions et perspectives

Le contrat de recherche IFB-GICC aura permis d'avancer significativement dans la construction de modèles bio-économiques pour des diagnostics et des gestions de co-viabilité des écosystèmes et de leurs usages, dans une perspective de dynamiques globales généralement défavorables à la biodiversité. Un réseau interdisciplinaire sur ce thème s'est renforcé et une dynamique forte de développement s'est mise en place. Les publications, communications et la participation à de nombreuses initiatives scientifiques ainsi que les actions de formation et d'enseignement en témoignent. L'utilisation de la théorie des systèmes dynamiques contrôlés en temps discret et d'approche de type co-viabilité apparaît féconde pour développer une interdisciplinarité nécessaire à ce thème à l'interface entre biologie de la conservation et bio-économie. A ce niveau, la maîtrise conjointe de modèles compacts et complexes semble pertinente entre aide à la décision et aide à la compréhension. Des résultats généraux concernant ITQ et valeur de contribution ont été obtenus. Des recommandations plus spécifiques apparaissent pour les terrains : intensités et tempo de pâturage en Vendée, niveaux de réserve marine en Calédonie. Parmi les difficultés rencontrées, la maîtrise de la complexité (écologie, agents, ..) ainsi que le suivi et la qualité des données sont des éléments majeurs. Il faudra désormais avancer vers la spatialisation. Le renforcement de coopérations internationales sur ces thèmes constitue un autre objectif important.

Références

[1] Béné, C., Doyen, L., & Gabay, D. 2001. A viability analysis for a bio-economic model. Ecological Economics, 36, 385–396.

[2] Donald P.F. Green R.E. and Health M.f. 2001, Agricultural Intensification and the collapse of Europe farmland's bird populations, Proc. of the Royal Society of London, 268, 25-29.

[3] Doyen, L., Pereau, J.C., Viable management of renewable resources with a quota market., soumis à Ecological Economics.

[4] Doyen, L. De Lara, M., J. Ferraris, D. Pelletier Sustainable management of marine biodiversity and ecosystems through protected areas, soumis à Ecological Modeling

[5] Ferraris, J., Pelletier, D., Kulbicki, M., & Chauvet, C. 2005. Assessing the impact of removing reserve status on the Abore reef fish assemblage in New Caledonia. Mar Ecol Prog Ser, 292, 271–286.

[6] Kassar, I., and Lasserre P. 2004 Species preservation and biodiversity value : a real options approach Journal of Environmental Economics and Management, Volume 48, Issue 2, Pages 857-879

[7] Pelletier, D., & Mahévas, S. 2005. Spatially explicit fisheries simulation models for policy evaluation. Fish and Fisheries, 6, 307–349.

[8] Smith, M.D., & Wilen, J.E. 2003. Economic impacts of marine reserves : the importance of spatial behavior. Journal of Environmental Economics and Management, 46, 183–206.

[9] Tichit, M., L. Doyen, J.Y. Lemel, O. Renault, A co-viability model of grazing and bird community management in farmland, soumis Ecological Modeling

[10] Tichit M., Renault O., Potter T. in press. Grazing regime as a tool to assess positive side effects of livestock farming systems on wading birds. Livestock Production Science.

Dégradation de la connexité du paysage et impact sur une espèce-sentinelle. Mise au point d'un outil d'évaluation et de restauration

Coordination :
Pierre JOLY,
UMR CNRS-Université 5023 Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux,
Université Claude Bernard Lyon 1, Bât Darwin C,
3 rue Raphaël Dubois 69622 Villeurbanne Cedex
Tel : 04 72 44 80 80 - Fax : 04 72 43 11 41
pjoly@biomserv.univ-lyon1.fr

Partenaires :
Pascal ALLEMAND, Christophe DELACOURT,
UMR CNRS-ENS-Université 5570 Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon 1
Renan AUFRAY, Agnès JANIN, Jean-Paul LENA, UMR 5023

Mots clés :
Ecologie du paysage, biologie des populations, modélisation,
Système d'Information Géographique, connexité.

Abstract

The growing awareness of the adverse effects of habitat fragmentation on natural systems has resulted in a growing demand for tools to predict and evaluate the effect of changes on the connectivity of the landscape in the natural world. Recent studies used Cost Distance modelling (available as a toolbox in GIS-systems) to calculate the functional connectivity, a measure for distance modified by the cost to move within habitat patches. With this method we constructed an integrative variable of landscape composition and configuration, which corresponds to the potential migration area of the studied species, the common toad Bufo bufo. To determine for each landuse type an adapted cost (or resistance) value, we calibrated the model by confronting migration areas calculated with different sets of resistance values and occurrence data on a first data set. Then, to validate the method used and the impact on the landscape connectvity, we tested the predictive power of the migration area on the occurrence data of a second data set. Our results allow us to select high resistance values for crops and a low resistance value for meadows but no value was selected for the urban area. The validation stage shows that the migration area has a good predictive power on occurrence data : it explains 20 % of the model's deviance. Moreover, our integrative variable has a better predictive power than the proportion of forest around ponds, which does not yield a lot of information. So this study highlights the necessity to take into account, possibly in a unique variable, both the different costs of the matrix landscape and the configuation of all landuse types.

Introduction

Ce projet s'inscrit dans la problématique des changements d'usage des sols dus à l'intensification des pressions anthropiques sur les écosystèmes naturels : expansion de l'urbanisation et des infrastructures de transports, développement des zones industrielles et augmentation des surfaces agricoles. La perte d'habitats et la fragmentation qui résultent de cette transformation du paysage sont considérées comme une des menaces majeures pesant actuellement sur la diversité biologique (Saunders *et al.*, 1991).

Dans ce contexte, notre objectif a été de développer, de valider et de diffuser un outil d'expertise de la connexité des habitats pour la faune. Cet outil est destiné d'une part à la recherche fondamentale, notamment à la dynamique et de la génétique des populations, et d'autre part aux gestionnaires d'espaces naturels (délimitation des espaces protégés, réseau Natura 2000, aménagement de « corridors biologiques »). Ainsi, afin de construire des scénarios crédibles de fonctionnalité des paysages, la méthodologie employée a d'abord permis de calibrer le modèle durant sa phase de développement, puis de tester sa validité.

Cadre théorique

L'occurrence d'espèces cibles est un des principaux indicateurs de biodiversité. Cette variable dépend de facteurs liés au fragment d'habitat (ou patch) tels que sa taille, sa qualité (e.g., la quantité de nourriture, d'abris, …) et de son degré d'isolement (Joly *et al.* 2001, Vos *et al.* 2001). En effet, la connectivité, fonction des potentialités d'échanges d'individus entre patchs (Bowne et Bowers 2004), joue un rôle fondamental dans la dynamique des populations en influant sur la démographie et les flux de gènes. Or, la connectivité dépend à la fois de la composition et de la configuration du paysage. La plupart des études traitant de l'impact du paysage sur l'occurrence d'espèces cibles ne s'intéressent qu'à la composition du paysage ou considèrent le paysage entourant les patchs (la matrice) comme un ensemble homogène. Or la matrice du paysage est une mosaïque d'habitats qui offrent des conditions de déplacement plus ou moins favorables en termes de conditions physico-chimiques, de mortalité et de ressources trophiques (Ricketts 2001). L'enjeu est donc de développer des mesures de connectivité basées sur le comportement des organismes en réponse aux différents habitats constituant la matrice du paysage (Chardon *et al.* 2003) : i.e. mesures de connectivité fonctionnelle.

Méthodologie

- Analyse des déterminants de la présence à partir de la composition du paysage (1)
- Etablissement d'une variable intégrative de la connexité sous la forme d'une superficie de bassin de migration (bassin dans lequel un individu peut potentiellement se déplacer) : calibration puis validation de cette variable (2)
- Comparaison des pouvoirs prédictifs de ces deux approches

Sous l'hypothèse d'un impact effectif de la connexité sur l'occurrence des espèces, il est attendu que la seconde approche présente une meilleure capacité prédictive que la première.

Espèce cible

Le crapaud commun (*Bufo bufo*) a été retenu car il présente certains avantages : il subit l'impact de la connexité tant à l'échelle du cycle de vie (migration entre habitat aquatique et terrestre) qu'à l'échelle de la dispersion entre noyaux de population ; il est peu exigeant sur la qualité des points d'eau fréquentés. L'espèce est pourtant absente d'une part non négligeable de points d'eau. Sa distribution est ainsi vraisemblablement déterminée par le paysage. Ces caractéristiques lui confèrent donc le statut d'espèce sentinelle pour l'étude du paysage.

Sélection des paysages et des sites échantillonnés

L'échantillonnage a été réparti de façon à exploiter les plus forts contrastes tant en terme de composition que de configuration des paysages du centre de la région Rhône-Alpes. En tout 214 étangs ont été inventoriés, 131 inclus dans la phase de calibrage des paramètres servant au calcul de la superficie des bassins de migration et 83 servant à la phase de validation du modèle. Afin de s'affranchir de l'autocorrélation spatiale, les sites ont été choisis distants d'au moins 2 km. Sur chaque étang, l'occurrence des mâles et des femelles ont été relevées durant le pic de reproduction.

Analyse du paysage

Une carte d'occupation des sols a pu être établie à partir de l'analyse sous le logiciel ENVI 4.0 (RSI, Inc, 2003) de documents satellite Asters (résolution de 15 m). A l'aide du logiciel ArcView 3.2, il est alors possible de déterminer la proportion de chaque type d'habitats située dans un rayon de 3 km autour des étangs.

Simulation des bassins de migration

La méthode « *Cost Distance* » insérée dans de multiples logiciels de SIG a été utilisée pour construire une variable intégrant composition et configuration du paysage. Cette méthode pondère la distance que peut parcourir un animal par les valeurs de résistance au déplacement (ou coût) attribuées aux cellules traversées. L'algorithme de diffusion travaille dans toutes les directions de l'espace à partir d'une cellule source (ici les points d'eau) en épuisant plus ou moins vite le capital énergétique selon les habitats traversés. Nous obtenons ainsi un bassin dans lequel un individu est potentiellement capable de se mouvoir (Ray *et al.* 2002, Joly *et al.* 2003).

Calibrage et validation du modèle

Une fonction permettant de modéliser les bassins de migration avec de multiples combinaisons de valeurs pour les habitats Cultures, Prairies et Tissu urbain (la forêt, habitat terrestre de l'espèce étudiée, sert de référence) a été mise au point sous le logiciel IDL 6.0 (RSI, Inc, 2003) (chaque type d'habitats inclus dans le calibrage peut prendre successivement 5 valeurs de résistance différentes). Les données d'occurrence sur les 131 premiers sites sont alors confrontées aux superficies des bassins de migration calculés à partir de différentes valeurs de résistance au travers de régressions de type logistique. Les valeurs de résistance sont sélectionnées sur la base de la déviance résiduelle des régressions : le modèle ayant la plus faible déviance résiduelle est retenu ainsi que tous ceux pour lesquels la différence entre leur déviance résiduelle et la déviance résiduelle la plus faible suit un chi^2 à 1 degré de liberté.

Pour tester l'influence de la connexité sur la dynamique des populations, une analyse de déviance est menée sur les régressions du second jeu de données (83 sites) reliant les données d'occurrence à la superficie des bassins de migration calculés, cette fois modélisés à partir des valeurs de résistance les mieux sélectionnées durant la phase de calibrage. Les pouvoirs prédictifs respectifs de la composition du paysage dans un rayon de 3 km (notamment de la proportion de forêt, habitat terrestre de l'espèce) et de la superficie du bassin de migration sont également comparés à l'aide d'une analyse de déviance.

Principaux résultats

Les résultats du calibrage sur les classes d'occurrence mettent en évidence que seulement 11 % des modèles soumis sont retenus comme étant « vrais ». La phase de calibrage se révèle donc globalement assez discriminative. Au sein du lot des modèles vrais, chacune des 5 valeurs de résistance possibles a été attribuée dans des proportions voisines à l'habitat Tissu Urbain. Aucune valeur ne peut donc être retenue pour cet habitat à l'issue du calibrage. L'analyse se révèle par contre efficace pour les habitats Cultures et Prairies. En effet, seules les fortes valeurs de résistance sont sélectionnées pour les cultures (Tabl.1). Inversement, seule la très faible valeur de résistance figure parmi les modèles sélectionnés pour les prairies.

Ainsi, la phase de calibrage permet de sélectionner uniquement un petit lot de modèles qui ont tous en commun d'être construits avec de fortes valeurs de résistance pour les cultures et une très faible valeur de résistance pour les prairies. Ces résultats sont en accord avec les valeurs de résistance attendues. Les cultures constituent en effet un milieu à faible taux d'hygrométrie, présentant peu de caches pour éviter la prédation mais aussi peu de ressources trophiques, milieu qui est donc supposé être défavorable au crapaud commun et donc très résistant à son déplacement (coût important). Les prairies offrent par contre des conditions tant en termes d'hygrométrie que de ressources beaucoup plus favorables à l'espèce.

Mâles	Tissu Urbain	Cultures	Prairies	Intensité de la résistance	Femelles	Tissu Urbain	Cultures	Prairies
	15,8 %	0 %	100 %	Très faible = 1		16,7 %	0 %	100 %
	21,05 %	36,8 %	0 %	Forte = 26		20,8 %	29,2 %	0 %
	21,05 %	26,3 %	0 %	Forte = 51		20,8 %	29,2 %	0 %
	21,05 %	23,7 %	0 %	Très forte = 76		20,8 %	22,9 %	0 %
	21,05 %	13,2 %	0 %	Très forte = 101		20,8 %	18,8 %	0 %

Tabl.1 : Pourcentage de valeurs de résistance attribuées à chaque type d'habitats durant le calibrage.

Pour la phase de validation, sont donc retenues pour les cultures une valeur de 26 et pour les prairies une valeur de 1. Pour le tissu urbain, aucune valeur de résistance n'est privilégiée par le calibrage. La valeur de résistance de 101 a donc été retenue car la majorité des études travaillant sur la relation paysage/amphibiens mettent en évidence un impact négatif des zones urbaines sur les populations d'Anoures. Par ailleurs, la forêt étant l'habitat terrestre de référence, sa résistance reste fixée à 1.

La proportion de forêt dans un rayon de 3 km autour des 83 sites de validation n'influence pas l'occurrence de l'espèce ($p = 0,161$ pour les mâles et $p = 0,240$ pour les femelles). Si la composition du paysage de l'habitat terrestre n'a pas d'impact significatif sur la distribution de l'espèce, l'analyse des régressions montre que la superficie des bassins de migration (illustrés Fig.1) influe de manière significative sur l'occurrence de mâles et des femelles de crapaud commun ($p<10^{-4}$) : la probabilité de présence augmente avec la superficie du bassin de migration. Cette variable prédictive explique plus de 20 % de la variabilité de la variable réponse observée et le modèle s'ajuste correctement aux données (test de Goodness of Fit pour variable explicative continue: $p = 0,89$ pour les mâles et $p = 0,38$ pour les femelles).

Ce projet met donc en évidence que la connexité a un bien meilleur pouvoir prédictif que la proportion d'habitat terrestre incluse dans un rayon de 3 km autour des sites.

Une fois les valeurs de résistance des différents habitats établies et validées, le modèle est directement utilisable pour l'espèce étudiée par les structures gestionnaires qui disposent d'ArcView (ESRI, Inc) ainsi que des extensions *Spatial Analyst* et *Cost distance*. Cette fonction *Cost distance* relativement simple d'utilisation permettra aux aménageurs de visualiser les zones à protéger autour des sites aquatiques mais également les connections entre étangs à conserver. L'outil est facilement applicable aux autres espèces d'amphibiens présentant les mêmes préférendums d'habitats terrestres, bien qu'il faille rester prudent quant à la généralisation des valeurs de résistance. Potentiellement, l'outil est aussi transférable à de nombreuses autres espèces animales mais cette étape nécessitera de connaître les réponses de ces espèces aux différents habitats afin d'en déterminer les valeurs de résistance.

Conclusion et perspectives

Cette étude a mis en relief l'importance de l'utilisation d'une variable intégrative de la composition et de la configuration du paysage en dynamique de population. En effet, la seule proportion d'habitat terrestre dans un rayon de 3 km n'est que très peu informative, à la différence de la superficie des bassins de migration qui s'avère avoir un assez bon pouvoir prédictif sur l'occurrence de l'espèce. Il se révèle donc primordiale d'intégrer l'hétérogénéité de la matrice dans les mesures de connexité (Ricketts, 2001). Il faut par contre rester très prudent quant aux valeurs de résistances incluses dans les modèles de *Cost Distance*, même si nous avons montré ici que les résistances sélectionnées à l'issue du calibrage sont en accord avec les valeurs déterminées a priori sur la base de la biologie de l'espèce et des conditions liées à chaque type d'occupation du sol. Reste encore à définir à une échelle plus fine (comportementale et physiologique) quel est l'impact direct des différents types d'habitats sur les individus et quelles sont leurs prises de décision en conséquences. Nous serons alors en mesure de nous orienter vers des modèles individu-centrés encore plus puissants.

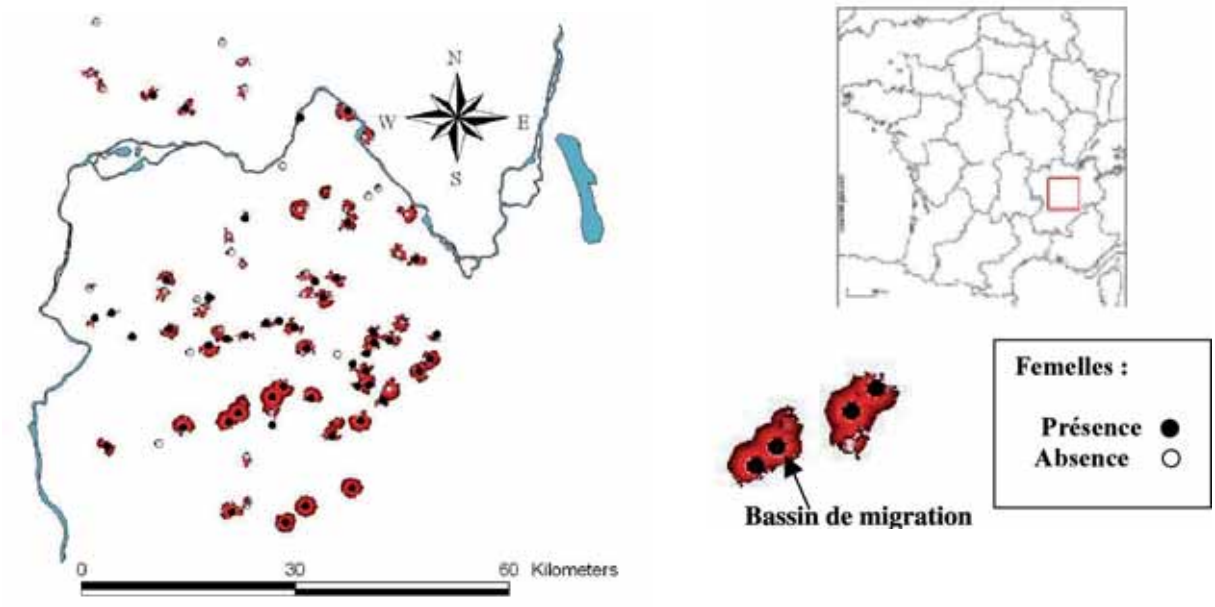


Fig. 1 : Bassins de migrations calculés sur la base des valeurs de résistance les mieux sélectionnées pour les 83 sites servant à la validation

Enfin, pour exploiter au mieux toutes les potentialités de cet outil, nous projetons de collaborer étroitement avec les structures gestionnaires en adaptant la méthode à leurs demandes ainsi qu'en développant de concorde de nouvelles déclinaisons de cet outil qui permettront de répondre au besoin grandissant de méthodologies d'analyse de paysage. Dans cette optique des partenariats régionaux avec les structures gestionnaires et les collectivités territoriales sont d'ors et déjà mis en place et sont appelées à se développer.

Bibliographie

Bowne D.R. et M.A. Bowers. 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a litterature review. *Landscape Ecology* 19:1-20.

Chardon J.P., Adriaensen F. et E. Matthysen. 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria L.*). *Landscape Ecology* 18: 561-573.

Joly P., Miaud C., Lehmann A. & Grolet O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology*, 15 : 239-248.

Joly P., Morand C. & Cohas A. 2003. Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes-Rendus Biologie*, 326, S132-S139.

Ray N., Lehmann A. et P. Joly. 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* 11: 2143-2165.

Ricketts T.H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158 (1): 87-99.

Saunders D., A., Hobbs R., J. et C., R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.

Vos C.C., Verboom J., Opdam P.F.P. et C.J.F Ter Braak. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist* 157: 24-41.

Modification d'utilisation des terres et diversité fonctionnelle des espèces végétales en regions tempérées et tropicales : développement d'une base de données de traits biologiques et synthèse multi-sites. « Diversitraits »

Coordination :
Sylvie GOURLET-FLEURY
CIRAD, UPR « Dynamique des Forêts Naturelles »
sylvie.gourlet-fleury@cirad.fr
et
Eric GARNIER
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS-FRE 2633)
garnier@cefe.cnrs-mop.fr

Participants au projet :
Sandra LAVOREL, Station Alpine Joseph Fourier ;
Lilian BLANC, UMR EcoFoG, CNRS ENGREF CIRAD INRA Université Antilles Guyane ;
Jean GERARD, CIRAD, ; Jean-Marc GUEHL, INRA ;
Jean-François MOLINO, UMR Amap, CNRS CIRAD INRA IRD Université Montpellier II ;
Salomon NAMKOSERENA, ICRA, République Centrafricaine,
Olga YONGO, Université de Bangui, République Centrafricaine ;
Yves YALIBANDA, Ministère des Eaux, Forêts, Chasse et Pêche, République Centrafricaine.

Mots-clés :
Base de données, traits individuels, traits populationnels, compromis, plasticité.

Abstract

Biological traits are assumed to control the distribution of species across environmental gradients of disturbance and resource availability. To test this hypothesis at a large geographic and specific scale, we developed a data base, Plantraits, with which it is possible to link the presence of species at particular locations, with various characteristics of those locations and species. Plantraits is an executable Windows® software, developed with the Delphi® language and using Access® tables. During the course of this project, we entered 19 725 censuses in the data base; those censuses concern at least one of the 61 individual and population traits currently defined in Plantraits, taken on 2685 species among which 45 % are tropical species. Those traits were measured at one or more of 319 locations worldwide. Data came both from experimental sites managed by the teams of the project, and from the literature when enough information on sites, species and measurement protocols were available.The information gathered in Plantraits allowed us to investigate various known trade-offs and relationships, and to identify potential proxys of uneasily accessible traits such as leaf thickness (which can be estimated through the inverse of the product of specific leaf area by leaf dry matter content), or potential diameter increment of trees (which is positively related to wood characteristics

such as wood density and ashes rate, or leaf traits such as phosphorus and nitrogen concentration). Potential analyses are numerous and have not all been explored. Links between intra-specific values of a trait and the natural and experimental conditions encountered at the locations where it was measured are still to be studied. The two next steps in the development of the Plantraits data base will be :

– to define clear access and feeding rules, in order to get the data base used by an enlarged scientific community and
– to include Plantraits in a global network of data bases, including worldwide bases of climate and soil properties. This will contribute to the emerging field of eco-informatics, which will represent a corner stone in the understanding of relationships between plants and their environment.

Rappel succinct des objectifs

Nous faisons l'hypothèse que les espèces qui se développent en un lieu donné sont celles qui présentent des valeurs de traits biologiques fonctionnels compatibles avec les contraintes imposées par l'environnement, et que ce sont les caractéristiques fonctionnelles des espèces, plutôt que leur identité taxinomique, qui permettent d'expliquer leur réponse différentielle aux facteurs du milieu. Mettre en relation la présence d'une espèce en un lieu donné, les conditions environnementales rencontrées et les caractéristiques d'un grand nombre de traits biologiques constitue une étape indispensable au test d'une telle hypothèse.

Ce projet avait donc pour objectif spécifique le rassemblement, sous une forme aisément consultable et analysable, d'information quantifiée sur les variations de traits fonctionnels d'espèces herbacées et ligneuses présentes dans des régions de climats contrastés (tempéré, tropical). Les sites sur lesquels l'effort a porté (Figure 1) sont ceux sur lesquels les organismes partenaires du présent projet sont actuellement fortement impliqués. Ces sites font tous l'objet de tests de l'effet de modifications de la pression anthropique (allègement ou augmentation) sur l'évolution des formations végétales et donnent lieu à des collectes importantes de données.

Cette base de données a vocation à s'enrichir des informations encore en cours de collecte, ainsi que d'informations présentes sur de nombreux autres sites sur lesquels les équipes et leurs partenaires ont travaillé. Elle sera, à terme, rendue accessible à la consultation par l'intermédiaire d'un site Internet.

Principaux résultats

Développement du logiciel Plantraits

Un nouveau modèle conceptuel de la base de données Plantraits a été créé, inspiré de Capel *et al.* (2003), repris puis amélioré pour incorporer de nouveaux types de traits, et rendre possible l'alimentation de Plantraits par une base de données extérieure (base développée par l'équipe d'écophysiologie comparative du système plante-sol du CEFE-CNRS dans le cadre d'un programme européen en cours).

L'interface du logiciel a été réalisée en prenant en compte la contrainte d'une saisie facile, claire et efficace des différentes entités. Les données obligatoires à saisir pour tout relevé sont rapidement accessibles à partir de la fenêtre principale. Des menus déroulants permettant la sélection ou l'ajout des différents types de données ont été créés.

Pour saisir un relevé dans la base de données, il faut obligatoirement décrire :

– un site, avec ses caractéristiques (localisation, type de climat, type de végétation, etc.) ;
– un traitement, lorsque le site concerné est de type « terrain » (optionnel pour laboratoire, serre ou verger expérimental) ;
– un taxon ;
– un trait ;
– une « méthode », qui décrit le trait, le type de mesure (quantitatif, qualitatif), le protocole utilisé pour mesurer le trait. Selon le type de trait concerné (trait foliaire, de régénération, …, trait populationnel), les données à renseigner dans le relevé sont différentes. Contrairement à d'autres bases de ce type (comme LEDA, Knevel *et al.*, 2003), Plantraits est une base « ouverte », en ce sens que la liste de traits peut évoluer très facilement. La seule condition posée à l'incorporation d'un nouveau trait est qu'il soit associé à une méthode de mesure précisément définie.

Le logiciel Plantraits utilise Excel® pour générer automatiquement différents types de tableaux croisés (espèces/traits par exemple) et d'histogrammes. Il génère par ailleurs, selon des requêtes pré-établies, des fichiers de type « ESRI shape-file » utilisables par un SIG (le logiciel gratuit TatukGIS Viewer® a été utilisé pour générer les cartes de Plantraits) : il est ainsi possible d'afficher sur une carte du monde l'ensemble des sites sur lesquels une espèce a été mesurée, ceux sur lesquels l'espèce a été mesurée pour un trait particulier, la valeur moyenne du trait mesuré, etc. D'autres utilisations plus complexes, du type récupération de la liste des espèces et des traits mesurés dans une région du monde particulière obtenue en délimitant cette région sur la carte sont envisageables.

Le nombre total de relevés saisis dans Plantraits, est à ce jour de 19 725. Ils sont ventilés en fonction des traits ayant fait l'objet des mesures, dans le Tableau 1. Les traits foliaires sont ceux qui ont été le plus intensément renseignés, à commencer par la surface spécifique foliaire [SLA (Specific leaf area), 2566 relevés / 1743 espèces], la concentration en azote et en phosphore des feuilles [LNC (Leaf N Content), 2169 relevés / 1460 espèces, LPC (Leaf P Content), 1332 relevés / 901 espèces], la teneur en matière sèche des feuilles [LDMC (Leaf Dry Matter Content), 1219 relevés / 768 espèces]. La hauteur végétative maximale (1263 relevés et/ou informations venant des flores / 729 espèces), les accroissements diamétriques (901 relevés / 241 espèces), la période de floraison (862 relevés / 445 espèces), la masse des graines (684 relevés / 457 espèces), la densité du bois (608 relevés / 237 espèces) viennent ensuite parmi les traits pour lesquels nous disposons des plus nombreuses informations.

Au total, 319 sites situés dans toutes les régions du monde ont fait l'objet de mesures, 43% étant situés en zone intertropicale. Ces mesures ont porté sur 2.685 espèces différentes, dont 45 % d'espèces tropicales (43 % des relevés effectués). Vingt-trois espèces sont présentes à la fois en zone tropicale et en zone tempérée et ont fait l'objet de mesures dans les deux zones. Deux à trois types de conditions expérimentales différentes ont été étudiés sur 31 des sites.

Si enfin l'on s'intéresse aux espèces et aux traits pour lesquels on dispose d'un maximum de sites sur lesquels les dits traits ont été mesurés, les mieux représentés sont les espèces d'arbres du Bassin du Congo ou de Guyane, et leurs caractéristiques technologiques (densité du bois en particulier ; *Terminalia superba*, *Combretaceae*, a ainsi fait l'objet de mesures sur 19 sites différents), puis les espèces herbacées tempérées et leurs caractéristiques foliaires (*Plantago lanceolata*, *Plantaginaceae*, *Dactylis glomerata*, *Gramineae*, ont fait l'objet de mesures de SLA sur 8 sites différents, dans différentes conditions expérimentales).

Premiers acquis

Acquis scientifiques

L'information rassemblée dans la base de données a permis d'explorer à grande échelle (géographique et spécifique) un certain nombre de compromis (« trade-offs ») et de relations allo- et iso-métriques couramment évoqués dans la littérature. En permettant de confronter des données qui ne l'avaient jamais été à cette échelle (mortalité/recrutement/croissance et diverses caractéristiques des bois chez les espèces arborées tropicales par exemple), et de réaliser aisément des analyses multi-traits sur des sites donnés, elle a permis la recherche et l'identification de traits pouvant jouer le rôle de proxys de certains caractères difficilement mesurables chez les végétaux, pour des raisons techniques ou financières. Deux exemples sont donnés ci-dessous.

1. Prédiction de l'épaisseur de feuilles par le SLA et le LDMC

Les informations disponibles pour 1039 espèces/populations (herbacées et ligneuses) ont permis de valider un modèle théorique simple reliant trois traits foliaires dans le cas de feuilles laminaires : nous avons pu montrer que l'épaisseur des feuilles – souvent difficile à mesurer directement pour les feuilles fines – pouvait être estimée de façon relativement précise à partir de l'inverse du produit (surface spécifique x teneur en matière sèche) : $\log(LT) = 0{,}04 + 0{,}98 \log[(SLA \cdot LDMC)^{-1}]$; $r2 = 0{,}79$; $n = 858$; $P < 0{,}001$, avec LT=leaf thickness, SLA=specific leaf area, LDMC=leaf dry matter content, Vile *et al.*, 2005).

2. Prédiction de la croissance à partir de certaines caractéristiques technologiques des bois et de traits foliaires en forêt tropicale humide et semi-décidue (Delcamp, *en prép*., Delcamp *et al.*, en prép.)

Croissance et densité des bois. Deux types de données de croissance ont été utilisées : des accroissements

diamétriques moyens annuels calculés en forêt non perturbée sur les deux sites de Paracou et M'Baïki, et la valeur du 95e percentile des distributions d'accroissement diamétrique, toujours en forêt non perturbée. Cette dernière valeur présente l'avantage d'être moins sensible à l'environnement compétitif des arbres, et traduit davantage le comportement potentiel des espèces. Sur les deux sites, les espèces étudiées représentent plus de 50% des effectifs et de la surface terrière des dispositifs concernés. Toutes les strates ont été échantillonnées. La mise en relation des données a permis de mettre en évidence :

– l'existence d'une relation linéaire négative entre accroissements diamétriques et densité du bois, plus forte lorsque les accroissements potentiels (95e percentile) sont utilisés ;
– relation significative uniquement sur les données provenant de République centrafricaine, et non sur les données de Guyane française (Fig.2). La Fig.2 montre que les espèces présentes en République centrafricaine poussent en moyenne plus vite, et présentent une densité plus faible que les espèces de Guyane française.

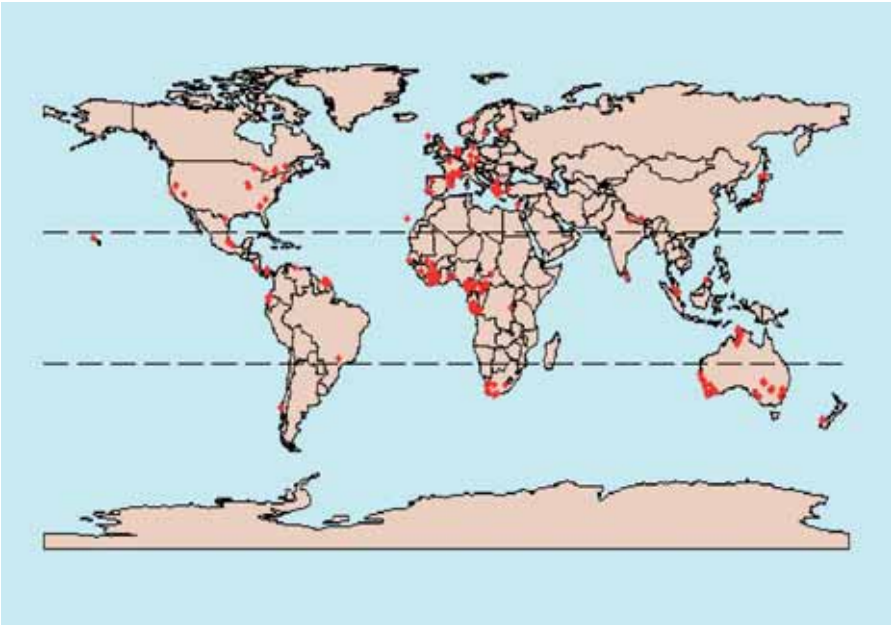


Fig.1. Carte des sites ayant fait l'objet des relevés saisis dans Plantraits. Obtenue à partir de l'interface du logiciel.

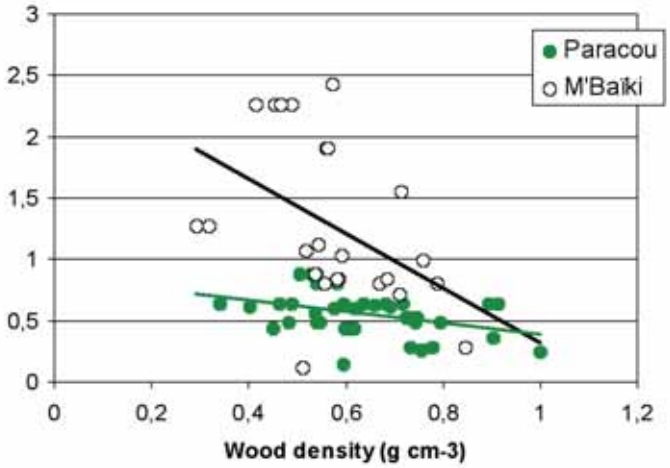


Fig.2. Relations entre accroissements diamétriques potentiels [Diameter increment / 95th percentile (DI), cm yr-1] et densité du bois [Wood density (WD), g cm-3] sur les deux sites de Paracou (Guyane française) et M'Baïki (République centrafricaine). Paracou : DI= 0,850 – 0,473 WD ; r2 = 0,16 ; n=39 ; P=0,012. M'Baïki : DI=2,542 – 2,222 WD ; r2 = 0,20 ; n=24 ; P=0,027.

D'autres relations significatives ont été mises en évidence, en particulier une relation positive entre accroissements potentiels (ou moyens) et taux de cendre dans le bois, et entre accroissements potentiels et LPC d'une part, LNC d'autre part. Tous les traits foliaires (SLA, LPC, LNC) se sont révélés avoir des valeurs très significativement supérieures chez les espèces de République centrafricaine, comparées aux espèces guyanaises.

Acquis en terme de transfert

En terme de transfert aux utilisateurs, les acquis sont encore limités. La base est maintenant suffisamment renseignée pour pouvoir être utile, dans la mesure où elle rend aisément accessible des données de première importance en terme d'aménagement des formations forestières par exemple. La base de données technologiques du Cirad, en particulier, n'avait jamais été rendue accessible sur une base géo-référencée. Cependant, les règles de consultation par des utilisateurs autres que ceux qui alimentent la base restent à établir et Plantraits contient des données qui n'ont pas encore été valorisées par les partenaires qui en ont assuré la collecte. Il est évident que les problèmes de propriété intellectuelle et les règles d'accès à des parties plus ou moins étendues de la base doivent être discutées avant que l'information contenue dans Plantraits soit rendue largement accessible. Ces règles et modalités devraient être établies avant la fin officielle du projet (début 2007). D'ici là, la base se sera encore enrichie et une documentation détaillée sera disponible.

Recommandations

L'un des intérêts de Plantraits est de permettre à terme de tester la validité de certaines corrélations entre traits sur une très large gamme de végétaux, dans une large gamme de conditions géographiques. Pour l'instant, cependant, les données disponibles pour les espèces tropicales sont de nature assez différente de celles disponibles pour les espèces tempérées. Dans le premier cas, l'accent est mis fortement sur les traits démographiques (croissance, recrutement, mortalité) et les traits relatifs aux caractéristiques des bois, dans le deuxième il est mis sur les traits de la plante entière, les traits foliaires et les traits de la tige. Il y a encore peu de recoupement entre les traits renseignés, sauf pour certains sites comme celui de Paracou en Guyane française. Un plus grand effort de rassemblement d'information complémentaire dans les différents sites sur lesquels travaillent les équipes impliquées devrait être réalisé à l'avenir afin de parvenir à des comparaisons plus fructueuses.

Par ailleurs, l'impérieuse nécessité d'aller vers une normalisation complète de la collecte de traits est apparue évidente. Un grand nombre d'informations récupérées dans la littérature ou sur le terrain se sont révélées inexploitables faute de méthodologie clairement établie ou décrite. L'utilisation de protocoles standardisés tels que ceux décrits par e.g. Cornelissen *et al.* (2003) devrait, à terme permettre d'améliorer cet état de fait.

Trait	Type	Nombre d'espèces concernées
Modèle architectural	Qualitatif (liste prédéfinie)	77
Type de reproduction	Qualitatif (liste prédéfinie)	605
Système de reproduction	Qualitatif (liste prédéfinie)	115
Forme de vie (classification de Raunkiaer)	Qualitatif (liste prédéfinie)	1909
Type de photosynthèse	Qualitatif (liste prédéfinie)	625
Stratégie d'acquisition des minéraux	Qualitatif (liste prédéfinie)	433
Type de fruit	Qualitatif (liste prédéfinie)	380

Tableau 1. (a) Traits invariants du taxon

Trait	Type	Nombre de méthodes	Nombre de relevés	Nombre d'espèces concernées	Nombre de sites
Traits de la plante entière					
Persistence du feuillage	Qualitatif	1	152	145	5
Hauteur végétative maximale	Quantitatif*	3	1263	729	46
Longueur végétative maximale	Quantitatif*	1	41	41	1
Largeur végétative maximale	Quantitatif	1	40	40	1
Hauteur reproductive maximale	Quantitatif*	1	414	229	39
Vitesse potentielle spécifique de croissance	Quantitatif*	attente d'info			
Traits foliaires					
Durée de vie de la feuille	Quantitatif*	1	385	362	31
Longueur de la feuille	Quantitatif*	2	92	92	2
Largeur de la feuille	Quantitatif*	2	94	93	3
Epaisseur de la feuille	Quantitatif*	2	366	323	41
Surface de la feuille	Quantitatif*	2	210	169	6
Coût de construction de la feuille	Quantitatif*	1	46	42	2
Surface spécifique foliaire	Quantitatif*	3	2566	1743	190
Masse sèche foliaire	Quantitatif	1	105	95	4
Masse fraîche foliaire	Quantitatif	1	43	43	1
Teneur en matière sèche	Quantitatif*	2	1219	768	85
Concentration en carbone	Quantitatif*	3	670	405	10
Concentration en azote	Quantitatif*	2	2169	1460	130
Concentration en phosphore	Quantitatif*	3	1332	901	53
Composition isotopique du carbone foliaire ($L\delta^{13}C$)	Quantitatif*	1	478	235	6
Composition isotopique de l'azote foliaire ($L\delta^{15}N$)	Quantitatif*	1	236	182	4
Vitesse maximale de photosynthèse	Quantitatif	1	417	387	37
Traits des tiges					
Accroissement diamétrique	Quantitatif*	2	901	241	2
Densité du bois	Quantitatif *	1	466	191	79
Teneur en matière sèche	Quantitatif	2	419	221	6
Autres caractéristiques, cas des arbres (caractéristiques du bois)					
Densité du bois à 12% d'humidité	Quantitatif*	1	608	237	80
Taux de cendres	Quantitatif	1	352	196	57
Taux de silice	Quantitatif	1	160	102	45
Taux de cellulose	Quantitatif*	1	348	195	57
Taux de lignine	Quantitatif	1	355	197	57
Taux d'extractibles totaux	Quantitatif	1	351	197	57
Traits de régénération					
Masse des graines	Quantitatif*	2	684	457	39
Forme des graines	Quantitatif*	1	56	55	1
Volume des graines	Quantitatif*	1	193	152	1
Longueur des graines	Quantitatif*	2	410	299	16
Largeur des graines	Quantitatif*	1	377	285	2
Epaisseur des graines	Quantitatif*	1	212	159	15
Mode de dissémination	Qualitatif	1	87	86	1
Période de floraison	Quantitatif*	4	862	445	8

* A chaque fois que possible, renseigne le nombre d'individus mesurés (au sens statistique), la moyenne et la variance du trait (ou la médiane et l'étendue max-min).

Tableau 1. (b) Traits individuels

Trait	Type	Nombre de méthodes	Nombre de relevés	Nombre d'espèces concernées	Nombre de sites
Taux de mortalité	Quantitatif*	1	221	220	2
Taux de morts sur pied	Quantitatif*	1	53	53	1
Taux de chablis primaire	Quantitatif*	1	52	52	1
Taux de chablis secondaire	Quantitatif*	1	48	48	1
Taux de recrutement	Quantitatif*	1	228	226	2

* A chaque fois que possible, renseigne le nombre d'individus mesurés (au sens statistique), la moyenne et la variance du trait.

Tableau 1. (c) Traits populationnels

Conclusions et perspectives

La base de données Plantraits est maintenant opérationnelle et offre aux utilisateurs la possibilité de tirer parti d'une quantité importante d'informations quantifiées et spatialisées à l'échelle mondiale. Elle nécessite encore la définition de règles claires de transfert aux utilisateurs, mais aussi de règles d'alimentation. Pour l'instant, cette alimentation a été réalisée par un nombre très limité de personnes.

Les perspectives sont nombreuses. Nous n'avons pas encore tiré pleinement parti de toutes les possibilités offertes, en particulier d'étude de la variabilité intra-spécifique des espèces renseignées (confrontation des valeurs des traits et de leur variance, lorsqu'elle est disponible, aux conditions environnementales naturelles et expérimentales des sites). Il reste également un grand nombre de données à exploiter sur les différents sites expérimentaux sur lesquels les partenaires du projet ont travaillé, en particulier en zone tropicale (sites d'étude de la dynamique forestière en Côte d'Ivoire, au Gabon et en Indonésie, en particulier, sites d'étude de la régénération à La Réunion et en Nouvelle-Calédonie, etc.), sur les sites méditerranéens et sur les sites du programme européen VISTA.

Une étape ultérieure consistera à inclure Plantraits dans un réseau de bases (méta-base) de même nature (e.g. LEDA : Knevel *et al.*, 2003 ; BASECO : Gachet *et al.*, 2005), relié à des bases climatiques et de données concernant la disponibilité locale des ressources édaphiques. Un projet sera déposé en 2007 à une agence de financement pour développer cette méta-base (en collaboration notamment avec le Muséum National d'Histoire Naturelle et l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie).

Principales références bibliographiques

Delcamp M. (*en prép.*). Caractérisation et utilisation de groupes fonctionnels d'arbres en forêt tropicale humide pour la prédiction de la dynamique forestière après perturbation : étude comparée de la réponse de deux écosystèmes forestiers (guyanais et africain). Thèse de doctorat de l'Université Montpellier II.

Delcamp, M., Gourlet-Fleury S., Flores, O., & Garnier, E. (*en prép.*). Can biological proxies help predicting the fateof trees species after disturbance? Example in a tropical rain forest of French Guiana.

Garnier, E., Rosset, B., Cornu, G., & Gourlet-Fleury, S. (*en prép.*). Plantraits, a flexible data base of plant species traits.

Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Lavorel, S., Díaz, S., Hodgson, J.G., Lloret, F., Midgley, G.F., Poorter, H., Rutherford, M.C., Wilson, P.J. & Wright, I.J. (2005). Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. Annals of Botany, 96 : 1129-1136.

Mise en place d'un « Observatoire microbiologique du littoral » : analyse de la biodiversité bactérienne à long terme en relation avec le cycle du carbone

Coordination :
Philippe LEBARON,
Observatoire Océanologique, (LOBB),
Avenue Fontaulé, BP44, 66651 Banyuls-sur-mer cedex.
Tél : 04 68 88 73 00 - Fax : 04 68 88 16 99
lebaron@obs-banyuls.fr

Participants au projet :
Jean-François GHIGLIONE, Marièle LARCHER, Raphaël LAMI, Arturo RODRIGUEZ.
Laboratoire d'Océanographie Biologique LOBB

Mots-clés :
Diversité, Bactérie, Observatoire, Echelles d'observation, Souchothèque.

Abstract

The project objectives were :

– to optimize spatial and temporal scales for the monitoring of microbial communities at a fixed station and,
– to develop the first microbial observatory in the Mediterranean sea and a collection of environmental strains.

We have shown that spatial variability can be important along a transect from the coast to offshore due to currents and to complex hydrodynamic conditions. A microbial Observatory should be located offshore and should be well adapted to the long-term monitoring of bacterial biodiversity. Vertical changes are also important and water samples should be collected at different depths representing the different layers under stratification conditions.

Temporal variations were mostly controlled by changes in phytoplankton biomass and/or composition and this was observed during both spring and autumn blooms. Therefore, it was concluded that temporal changes in the structure of bacterial communities should be monitored at a monthly scale and every two or three days during the phytoplankton blooms.

The location of the MOLA station was determined, the station was implemented and will be considered as the first microbial observatory in the Mediterranean Sea. It will be instrumented and automated in next April 2006 and its depth is 750 m. This observatory will allow the long-term monitoring of microbial community structure.

We also isolated more than 148 different environmental strains from the coastal environment. These strains were purified, stored in the collection and registered in a database. An important part of these strains correspond to new species or new genus that will be very useful for genomic investigations and also for biotechnologies.

Objectif principal du projet

Notre objectif était de mettre en place un observatoire microbiologique (MOLA) pour le suivi à long terme de la biodiversité des communautés bactériennes et de leur rôle dans le fonctionnement du cycle du carbone. Au cours de cette étude, nous avons privilégié l'environnement côtier, le développement d'une souchothèque et la mise en place de l'Observatoire microbiologique. Un travail très important a été réalisé afin de définir les échelles de temps et d'espace les plus appropriées pour observer les modifications de structure des communautés bactériennes.

Analyse de la diversité génétique des communautés.

Aspects méthodologiques

L'analyse sur le long terme de la structure des communautés bactériennes requiert des outils qui soient appropriés pour une analyse simple et reproductible. Nous avons choisi d'utiliser une méthode d'empreinte moléculaire basée sur les variations de séquence d'un gène ribosomique. Pour les bactéries nous utilisons le gène codant pour la sous-unité 16S des ribosomes et plus particulièrement une région très variable de ce gène (région V3). L'ADN communautaire est extrait à partir d'un échantillon collecté *in situ* puis une séquence de 200pb du gène 16S rDNA est amplifiée par réaction de polymérase en chaîne (PCR). L'analyse de la diversité des séquences dans cette région donne une image de la diversité génétique de la communauté bactérienne étudiée. Il existe plusieurs techniques permettant de visualiser la diversité des séquences ainsi obtenues à partir de l'ADN communautaire. Notre choix s'est porté sur l'analyse du polymorphisme de conformation des simples brins (SSCP) car elle permet de comparer les profils d'un grand nombre d'échantillons. Nous avons donc fait l'acquisition d'un dispositif d'électrophorèse capillaire (ABI Prism310) qui permet de générer un profil électrophorétique à partir des séquences obtenues et chaque profil est représentatif de la structure génétique de la communauté étudiée.

Si la technique d'empreinte moléculaire par CE-SSCP permet l'analyse des variations spatiales et temporelles des communautés bactériennes, elle ne permet pas de déterminer la diversité taxinomique des populations en présence. Elle peut être complétée par l'analyse de la diversité par clonage et séquençage de l'ADNr 16S qui est à l'heure actuelle la seule technique permettant de répondre à cette question. Du fait de son coût élevé et du temps nécessaire à son application, cette approche est menée sur un nombre limité d'échantillons. Dans ce projet nous avons comparé une grande diversité de profils SSCP pour analyser la variabilité de la structure à la station d'observation (station MOLA) et nous avons réalisé une banque de clones.

Variations spatiales de la structure des communautés bactériennes à la station MOLA

Dans le but d'évaluer la représentativité de la station MOLA (800 m de profondeur) pour l'analyse de la biodiversité microbienne dans la zone géographique qu'elle représente, nous avons estimé la variabilité spatiale de la structure des communautés bactériennes à partir de deux transects organisés dans le cadre de campagnes océanographiques avec le navire RV Tethys (juillet 2003 et juillet 2004). L'analyse de la variation spatiale de la diversité bactérienne a été abordée par une approche d'empreinte moléculaire : la CE-SSCP. Cette approche nous a permis de comparer la structure des communautés bactériennes de tous les points du transect côte-large et aux différentes profondeurs.

Un premier transect linéaire a été effectué en juillet 2003 à partir de la station côtière SOLA (Station d'Observation du Laboratoire Arago ; 42°31'N, 03°11'E ; profondeur maximale 27 m) localisée dans la baie de Banyuls-sur-mer. Quatre stations intermédiaires (A, B, C, D) ont été définies en amont de la station MOLA, localisées respectivement à 3.7, 9.3, 16.7, 27.8 et 33.3 km de la station SOLA (non représentées sur la carte). Chaque station a été échantillonnée à différentes profondeurs.

Les travaux réalisés à partir de transects de la côte vers la station MOLA (juillet 2004) et plus au large vers la station S2 (juillet 2004) ont montré que la station MOLA est caractéristique d'une station hauturière à la fois par son organisation verticale (stratification) mais aussi par les différences observées par comparaison avec une station côtière de référence (SOLA). Ces résultats confirment que la station MOLA est un site original et pertinent pour la mise en place d'un Observatoire microbiologique hauturier en Mer Méditerranée Nord Occidentale.

Variations temporelles de la structure des communautés bactériennes à la station MOLA

Dans le but d'étudier l'évolution saisonnière de la structure des communautés bactériennes à la station MOLA, une première étude a été menée à partir d'échantillonnages réalisés à l'échelle mensuelle. Du fait des

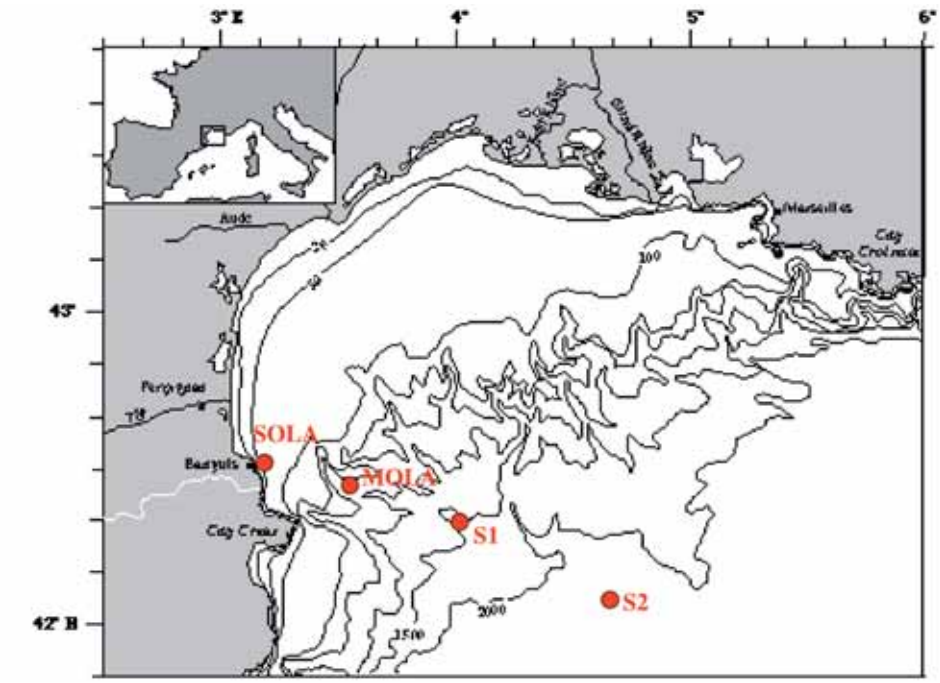


Figure 1 : Localisation des stations du transect côte-large réalisé entre la station côtière SOLA et l'Observatoire Microbiologique du Laboratoire Arago (MOLA) en mer Méditerranée Nord Occidentale (campagne Tethys 2003) et vers les stations S1 et S2 (campagne Tethys 2004).

conditions météorologiques et de contraintes logistiques, certains échantillonnages n'ont pu être réalisé (mois de décembre 2003, janvier 2004). Les résultats préliminaires montrent que la structure des communautés bactériennes de la station MOLA semble répondre rapidement aux variations hydrologiques et biologiques qui surviennent à cette station soumise à la fois aux apports fluviatiles du Rhône (épisodes de dessalure) et aux influences du courant Liguro-provençal. La structure des communautés bactériennes évolue rapidement à l'échelle mensuelle, même si la composition des ribotypes de chaque profil reste très proche tout au long de l'année.

Diversité bactérienne déterminée sur la base d'une banque de clones.

La diversité bactérienne à la station MOLA est dominée par le groupe des Alpha- (53 %) et Gamma-protéobactéries (20 %), comme il est généralement rencontré en milieu marin. Néanmoins, la dominance des Alpha-protéobactéries sur les Gamma-protéobactéries est assez originale puisqu'elle correspond à une répartition trouvée plus généralement dans des couches plus profondes de la colonne d'eau. La réalisation de cette première banque de clones à la station MOLA représente un point de départ essentiel pour l'analyse à long terme de l'évolution des populations bactériennes dans le cadre de cet Observatoire Microbiologique.

Isolement de souches bactériennes et réalisation de la souchothèque

Trois milieux gélosés ont été utilisés. Afin d'éviter toute redondance, les colonies sélectionnées étaient analysées en RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism), utilisant 2 enzymes de restriction *HhaI* et *Rsa I*, avant le séquençage totale du gène codant pour l'ADNr 16S. Cette méthode d'isolement a permis d'isoler 117 souches bactériennes parmi 375 isolats étudiés (voir Tableau 1). Les isolats d'intérêt ont été affiliés aux Alpha-, et Gamma-proteobacterie, au groupe des CFB (Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides), aux Firmicutes et aux Actinobacterie.

Isolement par cultures en dilution

Des cultures en dilution ont été réalisées. Environ 30 % de ces cultures liquides étaient cultivables sur milieux gélosés et environ 50 % étaient sub-cultivées en milieu liquide (milieu de dilution). Les isolements réalisés sur milieu R2A salé (92 pour la 1ere saison, 86 pour la 2e saison et 135 pour la 3e saison), ont permis d'obtenir 31 isolats avec des profiles RFLP originaux par rapport aux souches isolées sur le milieu conventionnel Marine Agar (Zobell). Ces isolats ont été affiliés aux Alpha-, Gamma-proteobacterie, aux Firmicutes et aux Actinobactéries. Environ 50 % des séquences présentaient moins de 94 % de similarité avec des séquences d'ADNr 16S connues (Genbank) suggérant la présence probable de nouveaux genres dans notre collection bactérienne.

Date d'echantillonnage	Par la methode classique		Par la methode de culture en dilution	
	Nombre total d'isolats	Nombre d'isolats sélectionnés après discrimination par RFLP	Nombre total d'isolats	Nombre d'isolats sélectionnés après discrimination par RFLP
01/04/2003	142	38	20	6
22/04/2003	92	32	2	2
10/02/2004	141	47	82	23
Total isolats	375	117	104	31

Tableau 1 : Bilan des isolats obtenus par les 2 méthodes de culture.

Les chiffres en rouge correspondent aux isolats sélectionnés (total 148) après la discrimination en RFLP.

Cryoconservation des isolats

Toutes les souches sélectionnées sont conservées à –80°C à l'aide de 2 cryoprotectants : le Dimethylsulfoxide (DMSO) et le glycérol. Les isolats sont stockés en duplicats dans 2 surgélateurs différents et ils sont tous référencés à l'aide d'un code-barres qui permet une informatisation de la collection et un lien direct avec une base de données.

Résultat du Séquençage

Après avoir éliminé la redondance par RFLP bi-enzymatique, les 148 isolats ont été séquencés. L'ADNr 16S entier était ciblé avec des sondes universelles dirigées contre les eubacteries. Les séquences ont été affiliées à 5 phyla : Alpha- et Gammaproteobacterie, Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides (CFB), Actinobacterie et Firmicutes. De nombreux isolats correspondent à de nouveaux genres ou à de nouvelles espèces qui devront être caractérisées dans les années qui viennent.

Transfert

Les résultats obtenus permettent une exploitation directe pour les opérations de suivi de la biodiversité bactérienne en milieu marin. Ils ont permis de définir les échelles de variabilité spatio-temporelle de la biodiversité des communautés bactériennes. Sur la base de ces résultats, nous mettons en place un Observatoire Microbiologique en Méditerranée Nord-Occidentale à la station MOLA. Cet observatoire sera matérialisé par une bouée fixe et la diversité des communautés bactériennes y sera suivi sur le long terme selon les modalités d'échantillonnage définies dans ce travail. Il sera inauguré le 21 avril 2006. De manière plus générale, ces échelles doivent permettre de mieux définir le moyen de mettre en œuvre ce type de suivi en milieu marin, sous réserve d'une validation car elles sont dépendantes de la courantologie locale.

Par ailleurs, une collection unique de souches environnementales a été développée. Les conditions de son maintien dans le temps ne sont pas encore réunies mais cette collection qui a été informatisée devrait avoir une grande utilité pour la communauté scientifique. Beaucoup des espèces dans la collection correspondent à des espèces ou à des genres nouveaux qui devront être décrits dans les mois et les années qui viennent. De la même manière, l'exploitation de cette souchothèque devrait être possible sur le plan biotechnologique.

Conclusions et perspectives

Les objectifs initiaux ont été atteints. Une station du large a été identifiée pour l'implantation de l'Observatoire Microbiologique (station MOLA) qui est beaucoup plus représentative de la Méditerranée Nord Occidentale et soumise à une plus faible variabilité au niveau spatial. Les modifications de structure s'exercent principalement à l'échelle saisonnière et plus particulièrement au moment des blooms phytoplanctoniques du printemps et de l'automne. Ainsi, les modifications de structure doivent être suivies à une échelle de temps assez fine (24 h ou 48 h) pendant et après la période de bloom. Ces résultats suggèrent l'importance de l'acquisition automatique et en temps réel des paramètres du milieu afin de déterminer le moment de la genèse d'un bloom. Suite à ces résultats, nous avons décidé de matérialiser l'Observatoire par une bouée et de l'instrumenter afin de suivre en temps réel l'évolution des paramètres du milieu, comme la fluorescence et la température. Cette bouée instrumentée devrait être implantée au cours du printemps 2006. Elle permettra d'optimiser la stratégie d'échantillonnage et de suivre l'évolution des communautés microbiennes au moment des périodes de bloom.

Une collection riche de 148 souches bactériennes a été crée et une bonne partie de ces souches sont des espèces ou des genres encore inconnus. Certaines des espèces déjà séquencées n'ont jamais été isolées et n'ont jamais été décrites sur le plan écologique. Cette collection représente une véritable richesse pour le laboratoire et la communauté nationale car elle devrait permettre de décrire et de caractériser de nouvelles espèces, et elle représente un véritable réservoir de souches environnementales pour les travaux de génomique.

Broméliacée épiphyte, CNRS

Session 7
Scénarios et projections

196 Dynamique de la biodiversité : processus d'extinction à différentes échelles spatiales et temporelles et effets des changements de l'environnement. *Thierry BOULINIER*

200 Comprendre et prévoir l'impact des changements climatiques sur la répartition de la flore française. *Isabelle CHUINE*

204 Evolutions croisées de l'occupation du sol et de la biodiversité : le cas des communautés d'oiseaux à large échelle spatiale. *Frédéric JIGUET et Denis COUVET*

208 Impacts du changement climatique sur la biodiversité et le cycle du carbone en prairie (Imagine). *Jean-François SOUSSANA*

215 Réponses démographiques des vertébrés aux changements climatiques – pertinence d'indicateurs environnementaux et influence des stratégies démographiques et conséquences pour la dynamique de la biodiversité. *Henri WEIMERSKIRSCH et Vladimir GROBOIS*

219 Conséquences de l'intensification agricole sur la biodiversité en système agricole : utilisation d'approche descriptive, semi-expérimentale et modélisatrice, et analyse des dynamiques spatiale et temporelle. *Vincent BRETAGNOLLE*

Dynamique de la biodiversité : processus d'extinction à différentes échelles spatiales et temporelles et effets des changements de l'environnement

Coordinateur :
Thierry BOULINIER,
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE),
CNRS - UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier
Tél : 04 67 61 22 45 - Fax : 04 67 41 21 38
Thierry.boulinier@cefe.cnrs.fr

Partenaires principaux :
James D. NICHOLS, USGS, Patuxent Wildlife Research Center, USA ;
Shelley E. ARNOTT, Queen's University CANADA ;
Paul DOHERTY, Colorado State University

Mots clés :
Dynamique des communautés, fragmentation du paysage, taux d'extinction local, probabilité de détection, autocorrélation spatiale.

Abstract

The research programme focussed on the effect of landscape structure at different spatial scales on the dynamics of communities. Using approaches accounting for a heterogeneity in species detectability and for spatial covariance in the data, we found that not only local species richness can be affected by landscape structure, but also the local temporal dynamics of communities. Higher rates of local extinctions and turnover were recorded on smaller patches (study of bird communities in a large suburban area around Paris; e.g., Husté & Boulinier, *Ecological Applications*, in press) and on more fragmented forested landscapes (study based on data from the North American Breeding Bird Survey; Figure 1). The analyses underline the importance of dispersal at various scales for the dynamics of biodiversity at local scales and stress the importance of well design survey to monitor potential future changes. The methodological approaches used (e.g., Jenouvrier & Boulinier, *Oïkos* 2006) provide a framework of relevance for basic ecology, but also of practical relevance for applied ecology.

Principaux résultats

La prédiction des effets des changements globaux sur la biodiversité à des échelles spatiales larges (paysage, région, continent) nécessite une compréhension des processus mis en jeu et la capacité de mesurer les paramètres de la dynamique de la biodiversité à ces échelles (Yoccoz *et al*. 2001). De nombreux programmes de suivi de la biodiversité existent, mais leur utilisation pour appréhender l'effet des changements globaux pose des problèmes car :

– la probabilité de détection des espèces va pouvoir varier dans le temps et l'espace, et
– les processus mis en jeu sont susceptibles d'impliquer des événements d'extinctions locales suivis de recolonisation à partir de populations plus ou moins éloignées dans l'espace. En utilisant des jeux de données adéquats et des approches statistiques permettant de spécifiquement prendre en compte ces problèmes, il est néanmoins possible d'accéder au test de prédictions nécessaires à une compréhension des effets des changements globaux.

Les résultats principaux obtenus à ce jour concernent la dynamique des communautés d'oiseaux en fonction de la structure du paysage et de la taille des zones restant favorables, la détérioration des habitats étant

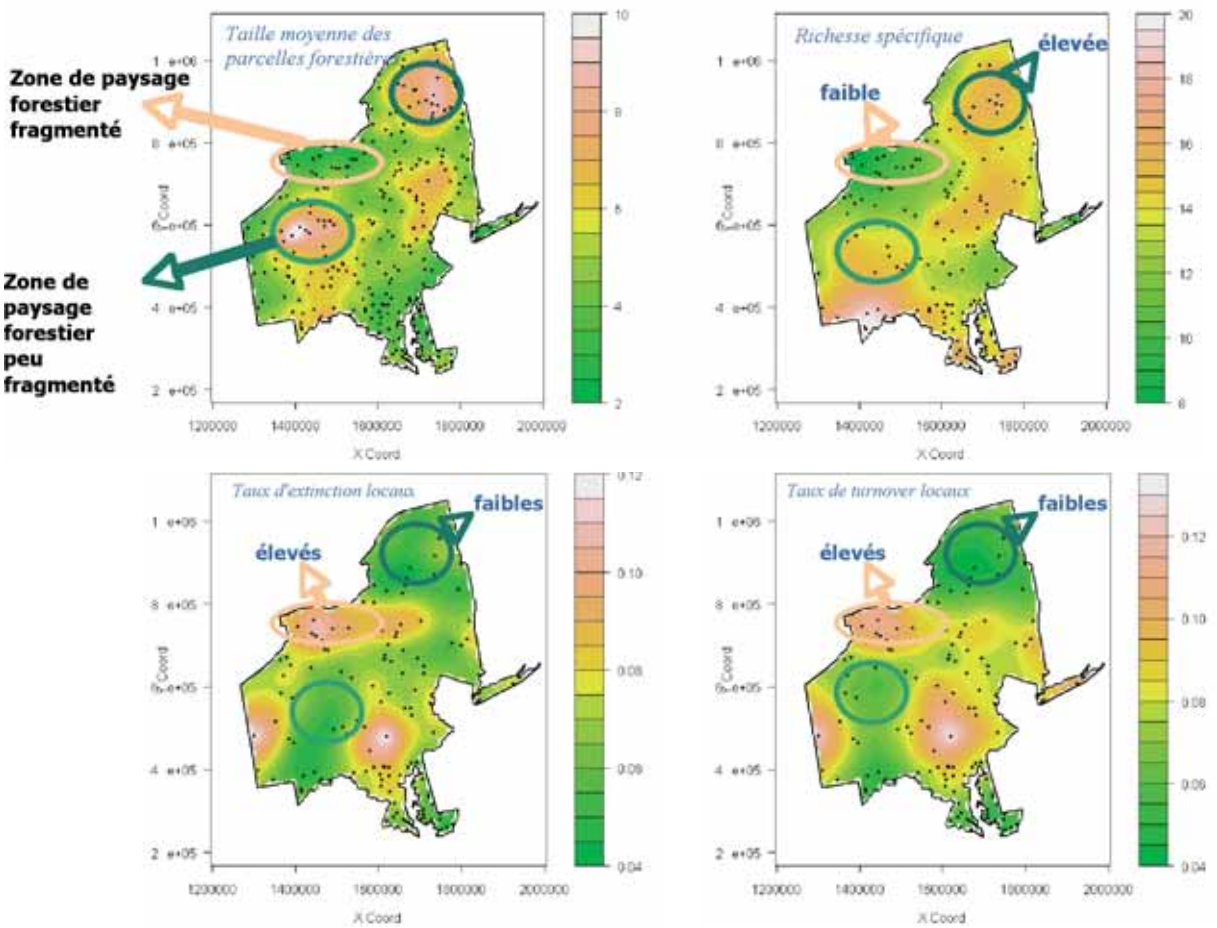


Figure 1. Carte de krigeage de la taille moyenne des parcelles forestières et de la richesse spécifique, les taux d'extinction et de turnover locaux de peuplements d'espèce d'oiseaux forestiers sensibles à la taille des parcelles dans le nord-est des Etats-Unis. L'analyse des données avec un modèle mixte prenant en compte la covariance spatiale des données confirme un effet de la structure du paysage sur la dynamique des communautés à une échelle régionale (Boulinier et al. 1998, 2001) et permet de préciser l'échelle spatiale des processus d'extinction- colonisation. Données du North American Breeding Bird Survey, Etats du Nord-Est des Etats-Unis ; chaque point représente une route de suivi (Master 2 de Chloé Archinard ; manuscrit en préparation).

généralement associée à une fragmentation des milieux. Dans le cadre de ce projet, nous avons pu tester des prédictions associées à des hypothèses sur le rôle des extinctions locales et des effets régionaux sur la dynamique de la biodiversité dans des paysages plus ou moins altérés par les activités humaines. En particulier, outre des effets sur la richesse spécifique des communautés locales, la structure du paysage est-elle associée à des dynamiques locales d'extinctions-colonization fortes ? Ceci a été réalisé en utilisant des données couplées paysage-diversité et un système écologique principal constitué par des peuplements d'oiseaux terrestres suivis à des échelles locale et régionale.

Nous avons en particulier montré que la dynamique locale des communautés d'oiseaux dans les espaces verts autour d'une ville comme Paris est fortement dépendante de la taille des espaces verts, mais aussi du statut migrateur ou non des oiseaux considérés: les oiseaux migrateurs montrent des taux d'extinction et turnover locaux beaucoup plus grands que les espèces résidentes (Thèse d'Aurélie HUSTE, soutenue en Mai 2005; Husté *et al*., sous presse a & b). La zone d'étude utilisée, le Département de la Seine Saint Denis, est fortement urbanisée et les résultats soulignent l'importance de la dispersion des individus entre zones d'habitat favorable pour un maintient local de la biodiversité (Husté *et al*. b, sous presse), ce qui est important à considérer pour les gestionnaires de ces espaces.

Par ailleurs, une exploration de la structure spatiale des variables décrivant le paysage et la dynamique des communautés d'oiseaux forestiers nord-américain à une échelle régionale (plusieurs Etats de la côte est des Etats-Unis) a montré, comme attendu, une forte autocorrélation du niveau de fragmentation du paysage, de la richesse spécifique des communautés d'oiseaux forestiers, mais aussi des taux d'extinction et turnover locaux (Figure 1). La prise en compte de cette structuration spatiale dans des modèles de régression a permis de confirmer le fait que la fragmentation des forêts est non seulement associée à des richesses locales réduites, mais aussi à des communautés localement moins stables, avec de forts taux d'extinction et turnover pour le groupe d'espèces a priori sensible à la taille des parcelles (Figure 1; Stage de Master 2 de l'Université d'Orsay-UPMC-INA PG-ENS de Chloé ARCHINARD, soutenu en Juillet 2005; manuscrit en préparation). Ceci nous permet donc de confirmer des résultats importants obtenus antérieurement (Boulinier *et al*. 1998b, 2001), tout en soulignant l'importance de la prise en compte de la dimension spatiale des processus (Selmi & Boulinier 2001).

Sur le plan théorique, nous avons contribué à proposer un modèle nul simple pour étudier la stabilité des communautés dans un contexte d'extinctions locales et de recolonisations à partir d'un pool d'espèces régionales (Nichols *et al*. 2006). L'étude de cas présenté dans l'article concerne une communauté de rongeurs nord-américains, mais les implications concernent d'une façon plus générale le test d'hypothèses sur le rôle d'extinctions–colonisations dans la dynamique des communautés locales. Il reste à développer un modèle incorporant la dimension spatiale des processus.

Outre le test d'hypothèses importantes en écologie des communautés (Selmi & Boulinier 2004, Nichols *et al*. 2006), nécessaire pour une meilleure compréhension des facteurs affectant la dynamique de la biodiversité, les travaux permettent d'apporter des éléments susceptibles d'intéresser les gestionnaires car les résultats sur certains systèmes particuliers (milieu urbain notamment) permettent de déterminer à quelles échelles, de la parcelle d'habitat favorable au réseau de parcelles noyées dans un habitat impropre, des aménagements possibles pourraient permettre une gestion de la biodiversité locale et régionale.

Sur le plan méthodologique, nous avons étudier la performance d'estimateurs de la dynamique des communautés prenant en compte la probabilité de détection des espèces, mais étant susceptibles d'être biaisés en fonction de covariations potentielles entre la probabilité de détection des espèces si elle sont présente localement et leur probabilité d'extinction locale. L'étude a montré que les estimateurs sont très robustes et nombre d'occasions d'échantillonnage de chaque communauté est un facteur primordial à considérer lors de la mise en place de plan d'échantillonnage (Jenouvrier & Boulinier 2006).

Outre ces travaux spécifiques, il est à noter que les activités que nous avons menées dans le cadre de ce projet ont aussi contribué à la valorisation et au développement d'autres programmes de suivis de la biodiversité en France (organisation d'une journée atelier sur les méthodes d'estimation de la dynamique de la diversité). C'est notamment le cas du programme de Suivi Temporel des Oiseaux Commun (STOC), réactivé ces dernières années par le Centre d'Etude sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), qui incorpore par exemple un design qui permet d'estimer les paramètres de la variabilité spatiale et temporelle de la diversité selon les méthodes dont nous avons suggéré l'utilisation (Boulinier *et al*. 1998a ; Nichols *et al*. 1998).

En parallèle des résultats obtenu par l'analyse de données, un volet du travail a consisté à débuter le développement d'un modèle théorique afin :

– d'affiner le test des prédictions faites sur les relations entre les paramètres de la structure du paysage et de la dynamique des communautés, et
– de comparer les projections associées à différents scénarios d'altération des conditions environnementales.

Conclusions et perspectives

Des résultats concrets ont été obtenus sur les facteurs affectant la dynamique locale de la biodiversité dans des paysages fragmentés: pour certains groupes d'espèces a priori sensibles, nous avons mis en évidence des taux d'extinction et de turnover locaux fonction de la taille des parcelles d'habitat favorable :

– dans un milieu urbain fortement artificialisé et
– dans des paysages forestiers fragmentés à une échelle régionale.

Les résultats souligne l'importance de la dispersion des individus entre parcelles à ces échelles pour permettre un maintien de la biodiversité locale. Les perspectives ouvertes concernent notamment nos capacités à prévoir l'effet de différents scénario d'altération des paysages sur la dynamique de la biodiversité à des échelles plus ou moins globales.

Principales références bibliographiques

Boulinier, T., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E. & Pollock, K.H. 1998a. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79: 1018-1028.

Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C. & Pollock, K.H. 1998b. Higher temporal variability of forest bird communities in fragmented landscapes. P*roceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 7497-7501.

Boulinier, T., Nichols, J.D., Hines, J.E., Sauer, J.R., Flather, C.H. & Pollock, K.H. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* 1159-1169.

Husté, A., Selmi, S. & Boulinier, T. Bird communities in urban patches near a large European city: determinants of local richness in a highly fragmented landscape. *Ecoscience, sous presse a.*

Husté, A. & Boulinier, T. Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecological Applications, sous presse b.*

Jenouvrier, S. & Boulinier, T. 2006. Estimation of local extinction rates when species detectability covaries with extinction probability: is it a problem ? *Oïkos* 113: 132-138.

Nichols, J.D., Boulinier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H. & Sauer, J.R. 1998b. Estimating rates of species extinction, colonization and turnover in animal communities. *Ecological Applications* 8: 1213-1225.

Nichols, J.D., Hines, J.H., Sauer, J.R., Boulinier, T. & Cam, E. Intra-guild compensation regulates species richness in desert rodents: comment. *Ecology, sous presse*.

Selmi, S. & Boulinier, T. 2001. Ecological biogeography of Southern Ocean islands: the importance of considering spatial issues. *American Naturalist* 158: 426-437.

Selmi, S. & Boulinier, T. 2004. Distribution-abundance relationship for passerines breeding in Tunisian oases: Test of the sampling hypothesis. *Oecologia* 139: 440-445.

Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. & Boulinier, T. 2001. Monitoring biodiversity in space and time: concepts, methods and designs. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 446-453.

Comprendre et prévoir l'impact des changements climatiques sur la répartition de la flore française

Coordination :
Isabelle CHUINE,
CEFE-CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5,
Tél : 04 67 61 22 51 - Fax : 04 67 41 21 38
isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr

Participants au projet :
Laurette SONIE, Xavier MORIN - Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CNRS
Rachid CHEDDADI, Dominique JOLLY, Jeanne-Marine Dubois-LAURENT
- Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2
Louis FRANÇOIS, Maxime GHISLAIN
- Laboratoire de Physique Atmosphérique et Planétaire, Université de Liège
Avner BAR-HEN, Institut National d'Agronomie Paris Grignon
Emmanuel CLOPPET, MeteoFrance

Mots clés :
Changement climatique, aire de répartition d'espèces, phénologie,

Abstract

In this project we have studied the evolution of the distribution of major tree taxa over Europe from the last glacial maximum (-18 000 BP) to present using fossil palynological records. We showed that while the distributions of two species (*Betula pendula* and *Salix caprea*) have regressed during the Holocene, the distributions of the other species have expand, but largely for *Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Quercus robur et Q. petraea, Tilia vulgaris*; and to a lesser extend for *Larix decidua, Abies alba* and *Pinus sylvestris*. We also showed that the vegetation model CARAIB was able to simulate the past and present distribution of bioclimatic affinity groups (BAGs), and also some particular species. The validation of CARAIB was obtained using the updated fossil palynological database and modern pollen spectra gathered in this project. The validation of the model CARAIB with past and present pollen assembles allowed us to perform simulations of future distributions of BAGs using ARPEGE climate projections for scenario A2. Simulated future distributions were consistent with the simulations obtained with niche-based models for European tree species, showing a shift of the BAGs distribution northward with Mediterranean BAGs present in Northern France and Central Europe by 2100. Finally we showed, using a phenological database we created for this project that a relationship might exist between the amplitude of species distribution change during the Holocene and the amplitude of species phenology change during the last decades. This result has to be confirmed with supplementary phenological data that will be gathered by the GDR SIP-GECC and also by modelling using the process-based model PHENOFIT.

Principaux résultats

1- Evolution de la diversité de la végétation lors du dernier cycle glaciaire

Les cartes d'évolution des contenus polliniques de 17000 BP (Before Present, soit en années avant 1950) à l'actuel ont été réalisées pour chacun des 13 BAGs (*bioclimatic affinity group*) arborés (Laurent *et al.*, 2004). Treize espèces ont été sélectionnées parmi celles communes à la base de données palynologiques et la base de données phénologiques constituée dans ce projet : *Abies alba, Betula pendula, Carpinus betulus, Corylus avellana, Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Larix decidua, Picea abies, Pinus sylvestris, Quercus robur, Quercus petraea, Salix caprea, Tilia vulgaris.*

Tous les taxons que nous avons étudiés sont sensibles aux changements climatiques. Cependant, ils ne réagissent pas tous aux mêmes types de variations. Certains profitent des périodes de réchauffement pour se propager (*Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Quercus robur et Q. petraea, Tilia vulgaris*). Si ces derniers se diffusent rapidement, la propagation de *Larix decidua* et d'*Abies alba* est beaucoup plus lente et plus restreinte aux reliefs. *Pinus sylvestris*, ayant un fort caractère héliophile, profite également du réchauffement tant que la concurrence avec les autres arbres n'est pas trop forte. Enfin, *Betula pendula* et *Salix caprea* ont tendance à régresser lors des réchauffements climatiques.

2- Evolution de la phénologie des espèces au cours des dernières décennies

Nous avons constitué une base de données phénologiques (dates de feuillaison, floraison, fructification, sénescence) de la végétation française en numérisant et compilant des observations réalisées par Météo France de 1880 à 1970 (et 2002 pour un site), par des jardins botaniques sur la période 1880-1947, et par le réseau RENECOFOR sur la période 1997-2003. L'analyse de ces données a révélé que toutes les espèces étudiées avaient avancé leur date de feuillaison ou de floraison au cours des dernières décennies à l'exception du pin sylvestre et du sapin. Le niveau de réponse des autres espèces varie toutefois de façon importante entre elles. Il apparaît d'après ces premiers résultats qui devront être confirmés par une analyse de données phénologiques supplémentaires, que les taxons dont la répartition géographique a peu évolué au cours de l'Holocène sont également ceux dont la phénologie a peu changé ces dernières décennies (*Pinus sylvestris* et *Abies alba)*, et que ceux dont la répartition a le plus évolué sont également ceux dont la phénologie a le plus évolué au cours des dernières décennies (*Salix* sp., *Tilia* sp., *Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Quercus robur, Betula pendula*) à l'exception de *Fraxinus excelsior*. Cependant ces changements de phénologie peuvent engendrer aussi bien des régressions que des expansions d'aire de répartition.

3- Modélisation des aires de répartitions des espèces dans l'actuel, le passé et le futur

Après avoir apporté une série de modifications au modèle de végétation CARAIB, nous avons mesuré la capacité du modèle à simuler les distributions européennes actuelles des BAGs (Laurent *et al.*, accepté dans

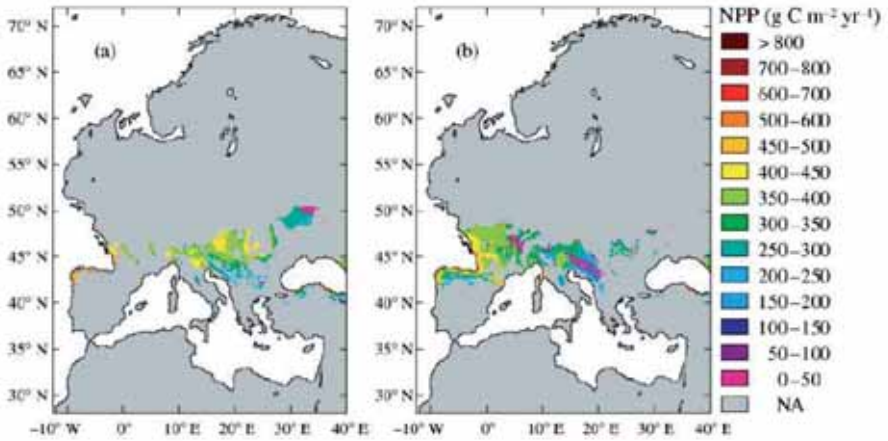


Fig. 1. Répartition potentielle de Pinus sylvestris au dernier maximum glaciaire selon le modèle CARAIB et deux modèles climatiques (a) ECHAM et (b) LMDz. D'après Cheddadi et al. 2006.

Global and Planetary Change). Les résultats ont mis en évidence certaines différences entre simulations et observations. En particuliers, les aires de répartition de *Abies* et *Larix* sont actuellement réduites par rapport aux aires potentielles simulées par le modèle, ce qui suggère que des contraintes autres que climatiques, telles que l'action de l'homme, agissent sur la répartition géographique de ces espèces. Les simulations des aires de répartition de *Salix, Quercus, Tilia, Betula* et *Fraxinus* sont en revanche sous-estimées le long de la côte Atlantique.

Le modèle a été également utilisé pour étudier plus spécifiquement l'histoire de *Pinus sylvestris* en Europe au cours de l'Holocène (Cheddadi *et al.* 2006). CARAIB a simulé l'aire de répartition de cette espèce au dernier maximum glaciaire (DMG) (-18000 BP) selon deux modèles climatiques, ECHAM et LMDz. Les simulations montrent que l'espèce était répartie sur plusieurs zones refuges disjointes entre 40° et 50° Nord (Fig. 1). L'ensemble des macro-restes fossiles et pollen fossiles de *Pinus sylvestris* se trouvent bien dans ces zones, ce qui valide et complète nos connaissances sur la répartition de cette espèce au cours du DMG. Ces résultats associés à des données moléculaires ont permis de reconstituer l'histoire et les routes de migration du pin sylvestre au cours de l'Holocène.

Nous avons également réalisé une simulation de l'état de la végétation en Europe à la fin du 21e siècle en utilisant les sorties du modèle ARPEGE pour le scénario A2. Les résultats sont illustrés au niveau des biomes (Fig. 2), mais sont disponibles pour tous les types de plantes (BAGs) définis dans le modèle. Le résultat majeur de ces simulations est qu'en 2100 on observe l'existence de biomes de type méditerranéens au nord de la France et en Europe centrale.

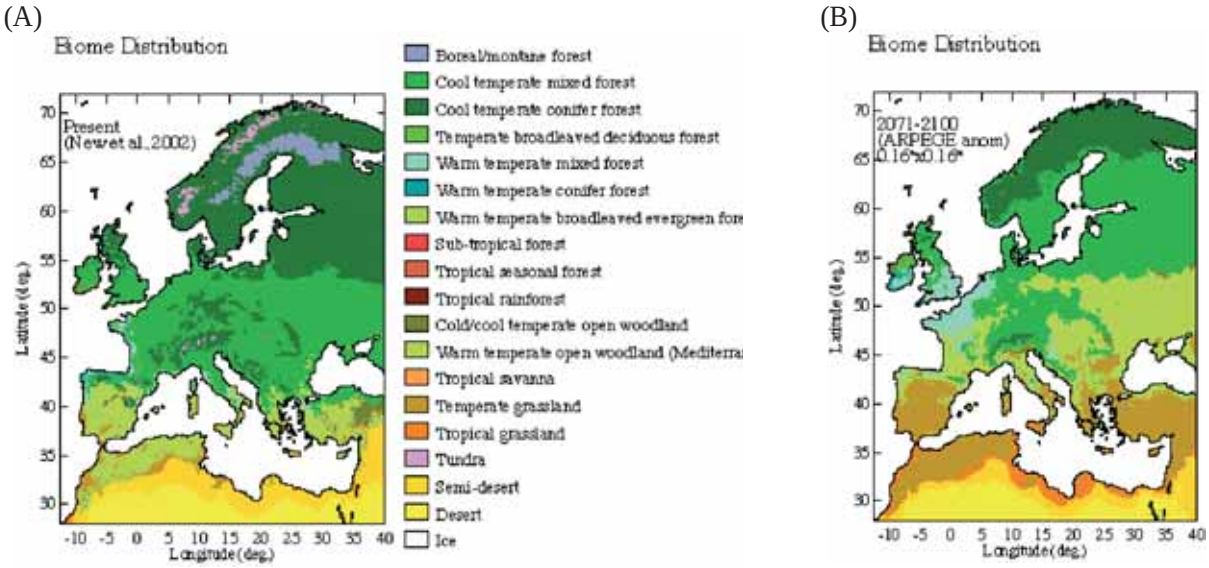


Fig. 2. Distribution des biomes en Europe pour des conditions climatiques moyennes et un niveau de CO_2 atmosphérique correspondant (A) aux années 1961-1990, (B) aux années 2071-2100.

Acquis en termes de transfert

Il est difficile de caractériser la sensibilité des taxons au changement climatique. Les vitesses de migration lors du passage maximum glaciaire à l'optimum climatique ne peuvent être considérées comme seuls critères de sensibilité au changement climatique. Un élément qui semblerait important à prendre en compte serait la stabilité climatique. De part l'évolution de leurs densités de population depuis le maximum glaciaire, 2 BAGs devraient montrer un déclin sensible et rapide en France d'ici 2100 : le BAG 6 (*Pinus sylvestris*) et le BAG 8 (*Betula alba, Salix caprea*). En revanche, d'autres taxons tels *Fagus sylvatica, Carpinus betulus* qui ne montrent pas de baisse de densité après l'optimum climatique pourraient être moins affectés par le réchauffement.

Les projections réalisées dans ce projet sont cohérentes avec celles des modèles de niches réalisés pour l'Europe, à savoir une forte remontée des écosystèmes en latitude avec progression importante en France de la forêt méditerranéenne jusqu'à la Loire et quasi disparition de la forêt tempérée décidue mixte.

Enfin, les observations phénologiques que nous avons compilées et numérisées dans ce projet pour la France montrent des tendances comparables avec celles observées dans les autres pays européens et une très grosses majorité des espèces montrent un avancement des stades printaniers (feuillaison et floraison) qui peut aller jusqu'à une dizaine de jours par décennie chez certaines espèces depuis 1980. D'après nos résultats il apparaît que les espèces qui ont montré les plus forts changements de répartition lors de l'Holocène sont également celles qui montrent les plus forts changements de phénologie au cours des dernières décennies. Cependant, déterminer dans quel sens les changements de répartition se feront avec le réchauffement (progression ou régression) nécessite de passer par une phase de modélisation avec le modèle PHENOFIT, ce que nous n'avons pas pu réaliser dans ce projet pour les espèces Européennes.

Conclusion et perspectives

Nos résultats montrent que les espèces qui ont pâti du réchauffement pendant l'Holocène en Europe ont été *Betula pendula* et *Salix caprea* dont les répartitions ont régressé et que les espèces qui ont profité de ce réchauffement ont été *Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Quercus robur* et *Q. petraea, Tilia vulgaris,* dont les répartitions se sont agrandies de façon importante alors que celles de *Larix decidua, Abies alba* et *Pinus sylvestris,* se sont agrandies de façon plus limité. Nous avons montré que le modèle CARAIB était capable de simuler la répartition géographique actuelle et passée des groupes d'affinités bioclimatiques, voire d'espèces particulières. Les projections des répartitions futures des BAGs avec CARAIB sont en accord avec les projections réalisées par les modèles de niche montrant un déplacement vers le nord des espèces. Il n'a pas été possible dans ce projet de comparer le modèle PHENOFIT au modèle CARAIB mais cette comparaison sera réalisée dans les prochains mois sur l'Amérique du Nord. Il est prévu également d'interfacer les deux modèles de manière à obtenir une version hybride des deux modèles qui décrivent des processus différents. Nos résultats semblent indiquer qu'il existerait une relation entre l'ampleur des changements de phénologie et celle des changements de répartition géographique chez une espèce. C'est un résultat que nous allons vérifier grâce aux nouvelles observations phénologiques qui seront réalisées par le GDR SIP-GECC et en utilisant le modèle PHENOFIT.

Publications

Laurent, J.-M., François, L., Bar-Hen, A., Bel, L. & Cheddadi, R. European Bioclimatic Affinity Groups: data-model comparisons. *Global and Planetary Change*. Accepté.

Morin, X., et I. Chuine. 2006. Niche breadth, competitive strength and range size of tree species: a trade-off based framework to understand species distribution. Ecology Letters, 9: 185-195.

Chuine, I. 2006. Forest trees phenology and climate change. in Response of temperate and mediterranean forests to climate change: effects on carbon cycling, productivity and vulnerability. (eds) A. Granier, E. Dufrêne, G. Pignard, D. Loustau, and J.-L. Dupouey. INRA Editions.

Cheddadi, R., Vendramin, G., Litt, T., François, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, JM., Beaulieu, JL. de, Sadori, L., Jost, A. et Lunt,D. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris. Global Ecology & Biology*, 15 : 271-282.

Morin, X., et I. Chuine. 2005. Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment. *Global Change Biology*, 11(9): 1493-1503.

Laurent, J.-M., Bar-Hen, A., François, L., Ghislain, M. et Cheddadi, R. 2004. Refining vegetation simulation models: from plant functional types to bioclimatic affinity groups of plants. *Journal of Vegetation Science*, 15: 739-746.

Cheddadi, R., Vendramin, G., Litt, T. et de Beaulieu, J.-L. 2004. Impact des environnements de la dernière période glaciaire sur la diversité génétique actuelle de *Pinus sylvestris* : approche multidisciplinaire. Actes 2e journées de l'IFB: 15-18.

Chuine I., P. Yiou, N. Viovy, B. Seguin, V. Daux, et E. Le Roy Ladurie. 2004. Grape ripening as an indicator of past climate. Nature 432:289-290.

Evolutions croisées de l'occupation du sol et de la biodiversité : le cas des communautés d'oiseaux à large échelle spatiale

Coordination :
Denis COUVET et Frédéric JIGUET
Muséum National d'Histoire Naturelle CRBPO, case postale 51, 55 rue Buffon, 75005 Paris.
Tél : 01 40 79 30 70 - Fax : 01 40 79 38 35
couvet@mnhn.fr

Participants au projet :
Vincent DEVICTOR, UMR 5173 « Conservation des espèces, restauration et suivi des populations », Département « Ecologie et Gestion de la Biodiversité », Muséum National d'Histoire Naturelle
Alexandre ARMITAGE-LEE,
Laboratoire d'Analyse des Risques et de Gestion de l'Espace ENITAB

Mots clef :
Changements globaux, dégradation d'habitat, écologie des communautés, géostatistiques, Suivi Temporel des Oiseaux Communs

Abstract

Among current global changes, habitat degradation is the principal cause of biodiversity loss. The aim of this project was to study which and how species were actually influenced by large scale habitat perturbation. To do so, we took advantage of a very large scale land-cover and an independent bird survey dataset. Habitat disturbance affecting landscapes between 1992 and 2002 was provided by TERUTI, a landscape statistical survey, specifically developed for the estimation of variation in land-use throughout space and time, covering the whole territory with a systematic grid made of 15500 2x2 Km squares. Biodiversity indices were provided by the French Breeding Bird Survey (program STOC) which is a standardized monitoring scheme in which volunteer skilled ornithologists identify breeding birds by song or visual contacts each spring.

We first showed that landscape perturbation had a strong impact on bird community richness and composition. We further focused on landscape artificialization, which is a major perturbation occurring in France. We showed that landscape artificialization was a good predictor of the present-day community homogeneity. In this respect, the importance of identifying present-day patterns of biotic homogenisation for establishing proactive conservation goals is emphasized by our findings. All together, this study underline that more holistic conservation planning should be more effective in human-degraded landscapes than a species-by-species approach.

Principaux résultats

Avancée méthodologiques

La mise au point des indicateurs de dynamique d'occupation des sols à partir des données TERUTI a été réalisée par l'ENITA de Bordeaux. Après concertation, l'élaboration d'indicateurs adaptés aux problématiques posées par le projet ont été recalculés, en particulier un indicateur d'intensification de l'agriculture. Les indicateurs TERUTI utilisés ont principalement concernés la dynamique des paysages à la suite d'une artificialisation, d'un recul forestier ou de la progression des terres labourées. Un indicateur de perturbation, tout habitat confondu a également été élaboré. Les données de biodiversité ont été résumées à l'échelle des communautés d'oiseaux en intégrant plusieurs espèces (indice de richesse spécifique, diversité, et un indice de spécialisation reflétant l'aspect fonctionnel des communautés). Il est donc désormais possible d'extraire des données TERUTI brutes les données nécessaires aux analyses de biodiversité. Seuls les principaux résultats des analyses sont présentés.

Le croisement des données de Suivi Temporel des Oiseaux communs (STOC) avec les données TERUTI a tout d'abord nécessité la mise au point d'outils d'interpolation spatiale. La méthode de géostatistique utilisée (krigeage) a permis d'obtenir en tout point du territoire français une valeur des indicateurs TERUTI non biaisée et une erreur d'estimations associée permettant de contrôler la qualité de ces estimateurs (Fig. 1). Ces méthodes mises au point peuvent être réutilisées pour d'autres analyses à larges échelles spatiales.

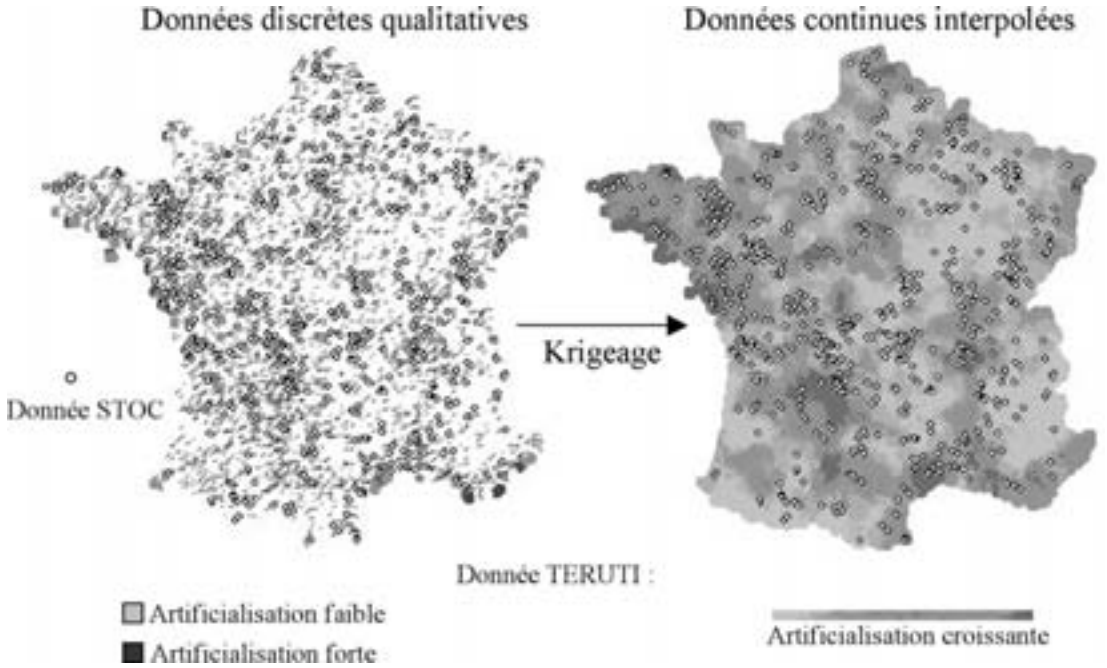


Fig. 1. Méthode d'interpolation spatiale utilisée pour obtenir les indicateurs dynamique d'occupation des sols (TERUTI) sur les sites de suivi de biodiversité (STOC). Les données discrètes et qualitatives sont interpolées par krigeage sur l'ensemble du territoire. La valeur obtenue en tout point est continue et non biaisée.

Avancées scientifiques

Ce projet, en bénéficiant du pouvoir statistique et de la qualité des deux bases de données indépendantes a permis de tester des hypothèses scientifiques tout à fait nouvelles sur la dynamique des communautés d'oiseaux associée à la dynamique du paysage :

– Le premier volet abordé a consisté à utiliser les données TERUTI pour tester la sensibilité des indicateurs de biodiversité à des perturbations temporelles du paysage. Cette recherche a permis de proposer un cadre méthodologique de test des indicateurs largement utilisés mais dont la puissance et la robustesse n'avaient

jamais été évaluées à de telles échelles spatiales. A la suite de ces travaux, nous avons mis en évidence qu'un indicateur nouveau, basé sur la spécialisation des espèces (indicateur baptisé CSI) était plus puissant statistiquement et plus robuste que les indicateurs traditionnels utilisés tels que la richesse spécifique ou l'abondance totale d'oiseaux (Fig. 2). Ces résultats en cours de publication (Devictor *et al.* Soumis), s'inscrivent parfaitement dans la demande actuelle de recherche d'indicateurs de biodiversité pertinents susceptibles de répondre aux activités anthropiques responsables de la perte de biodiversité (Balmford *et al.* 2005).

– Le deuxième volet scientifique a consisté à regarder plus précisément l'impact sur les communautés d'oiseaux d'une altération majeure des paysages mesurés grâce aux données TERUTI : l'artificialisation. L'effet de cette perturbation a été testé sur la liste des oiseaux retenus par l'union européenne en tant qu'indicateur de biodiversité (Gregory *et al.* 2005). Cette analyse a permis de montrer que l'artificialisation était une perturbation majeure du paysage. Elle participe à l'homogénéisation biotique des communautés en favorisant les espèces généralistes au détriment des espèces spécialistes (Devictor *et al.* Soumis) Ce processus, beaucoup discuté d'un point de vue théorique n'avait jamais été généralisé avec des données empiriques sur de telles échelles spatiales.
– La troisième investigation scientifique en cours, est la recherche de l'importance relative des perturbations spatiales de type fragmentation *spatiale* des habitats (mesurées par la base CORINE landcover) et *temporelle* mesurée par la base TERUTI sur 100 espèces d'oiseaux communs. Nos premiers résultats montrent l'importance de considérer ces deux perturbations conjointement pour mieux prédire l'impact des changements globaux sur la perte de biodiversité.

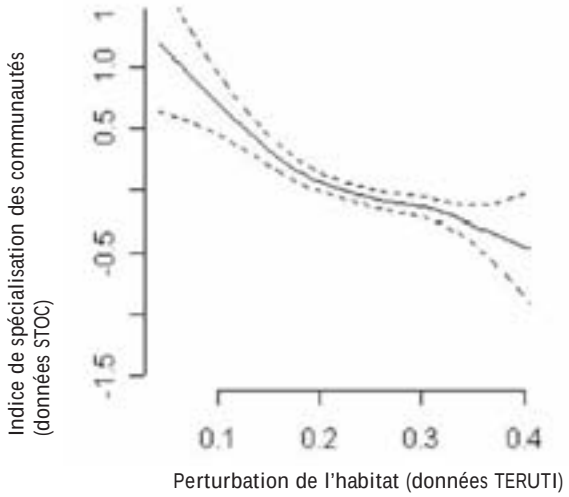


Fig. 2. Relation entre l'Indicateur de Spécialisation des Communautés obtenu grâce aux données STOC et la perturbation temporelle des paysages obtenue grâce aux données TERUTI. La perturbation est ici calculée comme toute altération d'habitat provoquée par l'urbanisation, la déprise agricole ou le mitage forestier. La relation indique une réponse forte des communautés à cette perturbation.

Implications directes en termes de gestion

Le croisement de ces bases de données permet de valider l'importance et la puissance statistiques de ce type d'analyse macro-écologique. Outre l'intérêt scientifique d'analyser les processus écologiques à de telles échelles spatiales, ce projet permet de fournir aux décideurs et aux gestionnaires des outils et des résultats globaux et robustes. En ce sens, l'indicateur CSI que les données TERUTI ont permis de valider, sera probablement adopté et remplacera certains indicateurs existant moins performants dans de nombreuses situations.

Ces analyses ont d'autre part permis de montrer l'importance des perturbations récentes du paysage pour expliquer la situation actuelle des populations d'oiseaux. Ainsi, les habitats ne doivent pas être considérés comme fixe mais leur dynamique temporelle doit également être considérée dans les plans de gestion.

Enfin, comprendre et prédire l'impact de l'urbanisation et plus largement de l'artificialisation des milieux est devenu un enjeu majeur pour l'aménagement du territoire. Nos analyses confirment que cette perturbation influence profondément la composition et le devenir des communautés d'oiseaux. La réponse de ces derniers en tant qu'indicateurs permettent de supposer que l'impact touche l'ensemble des compartiments de la biodiversité.

Conclusions et perspectives

La principale difficulté rencontrée a été d'une part de géoréférencer les données TERUTI afin de les exploiter par des logiciels appropriés (SIG) et d'autre part de mettre au point la méthode d'interpolation spatiale la plus fiable possible. Une fois ces difficultés techniques surmontées, le projet a montré la pertinence et la puissance statistique de ce type d'analyse. La confrontation de données indépendantes de suivi de populations et de suivis d'utilisation des sols à larges échelles spatiales est une approche novatrice et prometteuse. Les outils et les concepts utilisés au cours de ce projet sont d'ores et déjà réinvestis dans d'autres projets de recherches au sein de l'équipe.

Principales références bibliographiques

Vincent Devictor, Romain Julliard, Joanne Clavel, Frédéric Jiguet, Alexandre Lee, Marie-Françoise Slak & Denis Couvet. *Soumis*. Community Specialization Index as a Biodiversity Barometer

Vincent Devictor, Romain Julliard, Denis Couvet, Alexandre Lee, & Frédéric Jiguet. *Soumis*. Homogenization effect of habitat degradation on bird communities: a dynamic process

Gregory, R. D., A. van Strien, P. Vorisek, A. W. G. Meyling, D. G. Noble, R. P. B. Foppen, and D. W. Gibbons. 2005. Developing indicators for European birds. Philosophical transactions of the Royal Society B 360:269-288.

Balmford, A., P. Crane, A. Dobson, R. E. Green, and G. M. Mace. 2005. The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. Philosophical transactions of the Royal Society B 360:221-228.

Impacts du changement climatique sur la biodiversité et le cycle du carbone en prairie (IMAGINE)

Coordination :
Jean-François SOUSSANA,
Equipe Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial, Unité d'Agronomie. INRA,
Site de Crouel, 234, Av. du Brézet, F-63100 Clermont-Ferrand,
Tél : 04 73 62 44 23 - Fax : 04 73 62 44 57
soussana@clermont.inra.fr

Participants au projet :
Catherine PICON-COCHARD, Robert FALCIMAGNE,
INRA, Equipe Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial
Jacques ROY, Robert LENSI, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CNRS,
Juliette BLOOR, Laure BARTHES et Paul LEADLEY,
Ecologie Systématique et Evolution Université de Paris XI, Orsay
Xavier LE ROUX Ecologie Microbienne (UMR 5557 CNRS/Univ Lyon/USC INRA)
Nicolas VIOVY Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement
(LSCE, UMR CEA/CNRS)

Mots-clés :
Changement climatique, diversité végétale, diversité microbienne, cycles C-N, CO2

Abstract

The Imagine project uses a combination of experimental and modelling techniques to investigate the impacts of climate change on plant communities comprising herbaceous and woody species. We describe our novel experimental approach and present results from two studies carried out in contrasting climates: a montane site in the Massif Central and a Mediterranean site at Montpellier. We show that aboveground biomass, community leaf traits and grass species phenology in a montane grassland community respond to elevated temperature (+3.5°C), summer drought and elevated atmospheric CO_2 treatments. We demonstrate that elevated atmospheric CO_2 can mitigate the negative effects of summer drought on aboveground biomass, and may facilitate woody seedling establishment. After one year of study, changes in species composition are limited but there is a trend towards an increased abundance of dicot species under elevated CO_2. Work on an artificial plant community at Montpellier shows a negative effect of drought on net photosynthesis, transpiration rates and total respiration measured at the community level. We also find a significant increase in leaf decomposition rates in response to elevated temperature. In contrast, net primary productivity, microbial activity and soil respiration rates show no significant effects of climate treatments.

Introduction

Notre projet a pour objectif d'étudier in situ les impacts des principales composantes du changement climatique sur des communautés végétales dominées par des espèces herbacées. Dans ce but, deux approches sont couplées : une approche expérimentale menée sur deux sites contrastés (Montpellier, climat méditerranéen et Theix, moyenne montagne continentale) et une approche de modélisation reposant sur le forçage par des scénarios climatiques d'un modèle dynamique de végétation.

Matériel et Méthodes

Expérience changement climatique de Clermont-Ferrand

Un dispositif expérimental additif permettant de comparer les impacts des composantes (température, pluviométrie, CO_2) du changement climatique prévu en France (scénario A2, horizon 2050) a été mis en place.

Sites : Theix, dispositif ORE Prairie, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité, 45°43' N, 3°01' E, 850 m altitude, sol brun limono sableux développé sur granite, pH 6.2, climat semi-continental d'abri). Clermont-Ferrand, terrain d'expérience de l'INRA, 350 m altitude, distant de 20 km du site de Theix.

Végétation. L'écosystème étudié correspond à une prairie permanente gérée expérimentalement depuis 15 ans par un pâturage ovin léger sans fertilisation minérale ou organique. La sous-exploitation de la prairie entraîne un début de succession secondaire (colonisation par des ligneux pionniers). La richesse spécifique initiale est faible (15 espèces végétales).

Dispositif expérimental. Le dispositif expérimental comprend quatre traitements « climatiques » additifs avec cinq répétitions par traitement.

Témoin, monolithes (0.5*0.5*0.4 m^3) dans les conditions climatiques du site de montagne de Theix.

T ; L'augmentation de température (+3.5°C) est obtenue en transportant des monolithes en plaine (Clermont-Ferrand, gradient altitudinal de 500 m),

P ; La réduction de la pluviométrie estivale (-20 %) est obtenue grâce au climat plus sec en été du site de plaine. Dans les autres traitements, une irrigation complémentaire permet de maintenir un apport d'eau égal aux précipitations du site de montagne.

C ; L'enrichissement en CO_2 (+200 ppm) est obtenu par fumigation à l'air libre (Mini-FACE, Miglietta *et al.*, 2001) de CO_2 dans des anneaux de 1 m 50 de diamètre.

Les quatre traitements climatiques sont construits en ajoutant les facteurs : Témoin, T, TP, TPC. La colonisation par des ligneux de la prairie extensive a été étudiée en implantant, ou non, de jeunes plants de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*, provenance Forez). Chaque répétition est subdivisée (split-plot) en quatre monolithes (M) : herbe seule (1 M), arbre seul (1 M), arbre herbe (2 M).

Afin de garantir l'absence d'effets significatifs au t_0 de l'expérience, les monolithes d'un même type de végétation ont été randomisés entre traitements. L'expérience a débuté en Mai 2005 en appliquant les traitements température et fumigation de CO_2. Les monolithes ont été fauchés chaque année à 6 cm en début et fin de saison de végétation.

Chaque site est équipé d'une station météo automatisée. La température (5-10 cm) et la teneur en eau (0-20 cm) du sol de surface sont mesurées en continu. La structure des communautés végétales herbacées est étudiée par la méthode des points quadrats et par tri des espèces récoltées. Les traits fonctionnels des populations végétales dominantes ont été déterminés à l'automne 2005 et au printemps 2006. Le stade phénologique des graminées a été observé deux fois par semaine en 2005 et 2006. Dans chaque monolithe, un tube mini-rhizotron a été installé afin d'étudier la dynamique des racines. La survie des plantules de pin, leur croissance en hauteur et le rayonnement (PAR) transmis au sommet des plantules ont été enregistrés chaque semaine à l'aide d'un ceptomètre.

Expérience changement climatique de Montpellier

Site : Terrain d'expérience du CEFE, Montpellier (43.6 °N, 3.9°E), 50 m d'altitude, climat méditerranéen subhumide avec hiver frais. Le sol est une rendzine brune argilo-limoneuse de pH 8 avec une profondeur d'environ 50 cm.

Végétation : La communauté végétale étudiée comprend 11 espèces. C'est une communauté synthétique dont les espèces ont été choisies de façon à pouvoir comparer la réponse de types d'espèces contrastés: ligneux (3 espèces) - herbacées (8 espèces), herbacées annuelles (4) et pérennes (4) co-génériques, herbacées en C3 (4) et en C4 (4), herbacées monocotylédones (4) et dicotylédones (4). Chacune des espèces est représentée par trois populations échantillonnées respectivement au Nord, Centre et Sud de l'aire de répartition de l'espèce afin d'analyser la variabilité génétique présente au sein de son aire de répartition. Les espèces herbacées pérennes ont été semées en avril 2002. Les glands des chênes ont germés en mars 2003. Les espèces herbacées annuelles sont semées en avril de chaque année. La densité de plantules est de 200 individus/m^2. Chaque placette est un carré de 1,25 m de côté avec un carré central de 75 cm constituant la zone de mesure. Ce carré central renferme 113 individus (dont 9 plantules de chênes).

Protocole expérimental : Il s'agit d'un dispositif avec 6 traitements et 5 répétitions (blocs). Les traitements consistent en: Témoin (température ambiante T, précipitations ambiantes P), T+2°C, T+4°C, P-30%, T+2-30 %, T+4-30 %.

L'augmentation de température est obtenue par rayonnement infrarouge à l'aide de 2 radiateurs linéaires par placette (80 cm, 800 W chacun, munis de réflecteurs) (Harte *et al.*, 1995, Nijs *et al.*, 1996). Ces radiateurs sont placés à 90 cm du sol, à l'aplomb de deux côtés opposés du carré de 1,25 m de côté. La température de la végétation est mesurée de temps à autre avec un capteur infrarouge (Raytech, Allemagne) placé au centre de la parcelle à 80 cm au dessus de la hauteur moyenne de la canopée. Ce capteur mesure la température de ce qui se trouve dans son champ de vision (cercle de 40 cm de diamètre), principalement la canopée.

La réduction de 30 % des précipitations est effectuée par le déploiement (automatique en cas de pluie) d'un rideau de gouttières espacées de telle façon que la surface d'interception représente 30 % de la surface totale (Yahdjian et Sala, 2002). Un réseau de gouttières au sol évacue l'eau interceptée. Deux jeux de sondes pour la mesure de l'humidité du sol à 15 et 30 cm de profondeur sont installés en permanence sur chaque placette (mesure TDR).

Principaux résultats

Expérience changement climatique de Clermont-Ferrand

La concentration en CO_2 mesurée au centre des anneaux correspond à la concentration cible (594 ppm en moyenne) soit près de 200 ppm de CO_2 en plus par rapport à la concentration ambiante moyenne de 408 ppm dans les deux sites. Les écarts entre anneaux sont faibles. En 2005, la pluviométrie cumulée depuis le début de l'expérience (mai à décembre) a atteint 376 mm seulement (soit un déficit de 36 % par rapport à la plu-

Traitement	Productivité aérienne nette (g/m^2)	Masse de matière sénescente (g/m^2)	Abondance relative dicots. (%)	Nombre d'espèces végétales	Indice de Shannon - Weaver
Témoin	93.0 ± 4.99a	5.4 ± 0.70	0.96 ± 0.47	6.7 ± 0.41	1.09 ± 0.04
+3.5 °C	203.5 ± 14.1b	9.2 ± 0.99	1.77 ± 0.88	6.9 ± 0.29	1.07 ± 0.12
+3.5°C, -H20	151.3 ± 10.7c	7.2 ± 1.0	3.24 ± 1.27	7.5 ± 0.31	1.09 ± 0.09
+3.5°C, -H20, +CO_2	175.2 ± 18.2d	6.4 ± 1.3	5.65 ± 4.86	7.5 ± 0.50	1.07 ± 0.08

Tableau 1. Productivité aérienne nette, masse de matière sénescente, abondance relative des dicotylédones et diversité spécifique en Avril 2006 dans les monolithes soumis, ou non, aux facteurs du changement climatique. Des lettres différentes dans une même colonne indiquent une différence significative à P<0.05.

viométrie moyenne), ce qui a accentué la sécheresse estivale dans l'ensemble des traitements. La teneur en eau du sol, a varié de 12 à 20 % dans les monolithes avec 'arbre seul' et de 0,5 à 17 % dans les monolithes avec herbe.

En avril 2006, un an après le début de l'expérience, la production aérienne nette de la strate herbacée a été doublée par le réchauffement de 3,5° C. De plus, la sécheresse estivale a réduit la production de 25 %. Enfin, en accord avec des résultats antérieurs (Campbell *et al.*, 2000, Soussana et Luescher, 2006), l'enrichissement en CO_2 a augmenté la production de 15 % (Tableau 1). L'effet positif du réchauffement au printemps ne doit pas être extrapolé à l'échelle de l'année, puisque cet effet s'inverse généralement en été (Casella *et al.*, 1996). La richesse spécifique et l'indice de diversité spécifique de Shannon-Weaver n'ont pas indiqué de modification significative de la diversité végétale, même si l'abondance relative des dicotylédones a doublé dans le traitement enrichi en CO_2, en accord avec des observations antérieures (Teyssonneyre *et al.*, 2002).

Au printemps 2005, l'épiaison des graminées a été avancée de trois à cinq jours sous l'effet du réchauffement de +3.5°C (Figure 1). Les autres facteurs (CO_2, réduction de la pluviométrie estivale) n'ont pas eu d'effet significatif sur la phénologie.

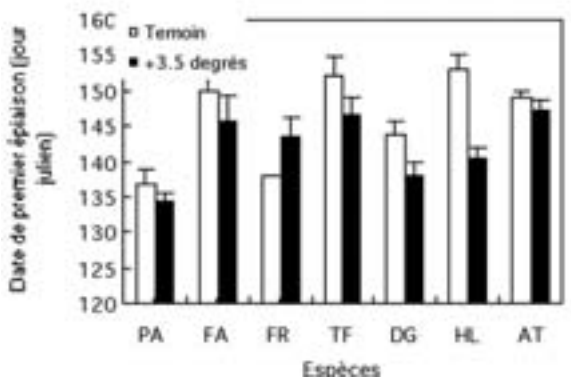


Figure 1. Date d'épiaison de sept graminées dans les traitements témoin et +3.5°C. Les résultats sont la moyenne et l'erreur standard de 5 répétitions. PA, Poa angustifolia; FA, Festuca arundinacea; FR, Festuca rubra; TF, Trisetum flavescens; DG, Dactylis glomerata; HL, Holcus lanatus, AT, Agrostis tenuis.

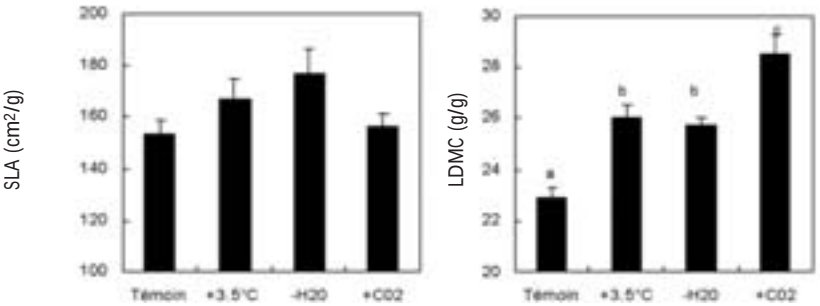


Figure 2. Surface foliaire spécifique (SLA) et LDMC calculés à l'échelle de la communauté pour des monolithes herbacés soumis aux changements climatiques pendant un an. Les résultats sont la moyenne et l'erreur standard de 5 répétitions.

Les mesures de traits foliaires réalisées en avril 2006 ont été agrégées à l'échelle de la communauté végétale afin de calculer des traits moyens (ou marqueurs fonctionnels, Garnier *et al.*, 2004). Aucune différence significative de SLA n'a été observée entre traitements climatiques (Figure 2). Par contre, la LDMC (teneur en matière sèche à saturation en eau des limbes) montre une augmentation significative sous l'effet du réchauffement de +3.5°C et du CO_2 élevé. L'augmentation du LDMC est généralement associée à une réduction de la vitesse relative de croissance (Garnier *et al.*, 2004) et à une conservation accrue des nutriments à l'échelle de la communauté. Ce changement serait donc cohérent avec l'hypothèse d'une dominance accrue sous l'effet du CO_2 de graminées à forte efficience d'utilisation de l'azote (Soussana *et al.*, 2005). Toutefois, l'effet des traitements sur la structure de la communauté n'était pas significatif au bout d'un an et l'augmentation du LDMC était surtout associée à une réponse plastique au sein de la population dominante (*Elytrigia repens*).

Le rayonnement photosynthétiquement actif transmis au niveau des pins atteignait en moyenne 20-25 % du rayonnement incident pendant la période de croissance des graminées. L'effectif de la population de pins (50 plants par traitement au début de l'expérience) a décru au cours de l'été 2005 du fait d'un fort déficit de pluviométrie dans le site de base. La mortalité a été complète fin juillet dans tous les traitements. Toutefois, le taux de mortalité des pins a été réduit par l'enrichissement en CO_2, tandis que la sécheresse estivale l'augmentait (Figure 3 A). Une nouvelle cohorte de plantules de pins a été plantée fin octobre 2005 dans les mêmes conditions. Cette fois, la mortalité a été presque complète au bout de cinq mois dans le site témoin de Theix, qui a subi une forte couverture neigeuse hivernale (Figure 3 B). En revanche, les plantules de pin ont survécu dans les traitements réchauffés. Une troisième cohorte de jeunes plants de pins a été plantée en avril 2006.

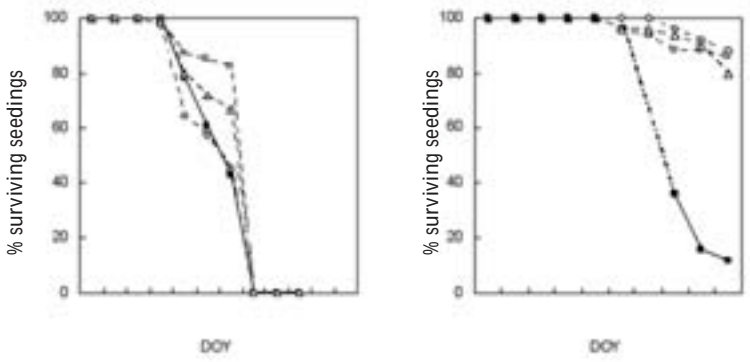


Figure 3. Mortalité de jeunes plants de Pinus sylvestris dans des monolithes herbacés soumis aux changements climatiques. Les résultats sont pour des plantations faites au printemps (A) et en automne (B) 2005 : témoin, cercles noirs ; +3.5°C, triangles ; sécheresse estivale avec réchauffement, diamants ; CO_2 élevé avec sécheresse et réchauffement, carrés.

Expérience changement climatique de Montpellier

Le réchauffement réalisé au niveau de la canopée est de + 1,5 et + 3 °C pour les traitements +2 et +4 °C respectivement. Ce réchauffement est assez constant au cours de la journée et entre saisons. Le réchauffement au niveau du sol est de 1 et 2 °C pour les mêmes traitements. La réduction de -30% des précipitations pendant le printemps et l'été a peu d'effet sur la teneur en eau du sol. Cela est dû :

– au fait que pendant l'été, la réduction en valeur absolue des précipitations est faible vu la faible pluviosité, et
– à l'interaction avec la végétation qui, par une transpiration plus importante dans le traitement 'humide', peut abaisser l'humidité de ce traitement à des valeurs proche de celles du traitement « sec ». Les traitements températures (+ 2 et + 4 °C) réduisent l'humidité du sol de 2 à 3 %, occasionnellement plus (5 à 6 %) suivant la pluviosité et l'état de la végétation.

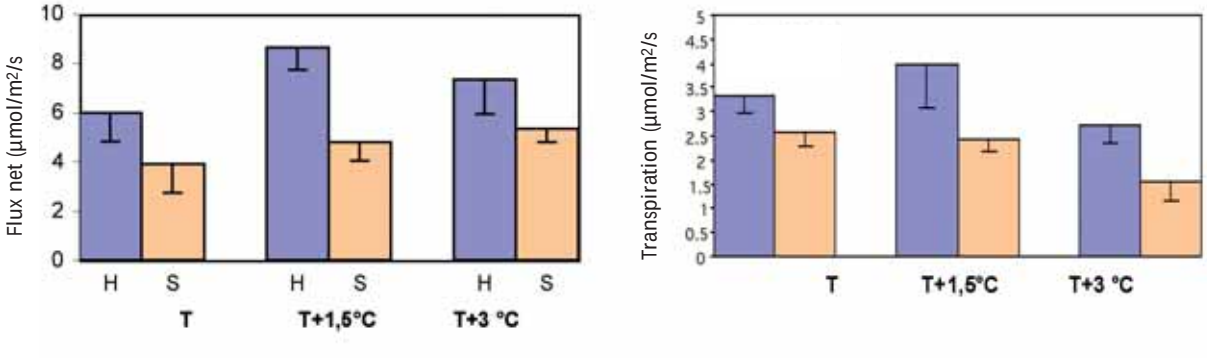


Figure 4. Effet des traitements réchauffement (+1,5 et +3°C) et sécheresse (S) sur la photosynthèse nette de communautés formées par plusieurs types fonctionnels. Exemple d'une mesure en fin de printemps.

Les échanges gazeux ont été mesurés pendant le printemps et l'été 2004 à l'aide d'une enceinte insérée sur les placettes expérimentales. Les traitements +1,5 et +3°C étant inopérants lorsque cette enceinte est en place, les mesures concernent l'arrière effet du réchauffement et non son effet global (arrière effet plus effet instantané). L'effet instantané a été mesuré ponctuellement pour tenter par modélisation de déterminer l'effet global. La réduction des précipitations a réduit la photosynthèse nette et la transpiration des peuplements en fin de printemps (Figure 4). En revanche, l'efficience d'utilisation de l'eau n'était généralement pas affectée de manière significative.

La respiration de l'écosystème a été réduite par le traitement sécheresse. De plus, contrairement aux prédictions de nombreux modèles, elle n'a pas augmenté en réponse au réchauffement (Figure 5). Les effets sur la productivité primaire nette annuelle des traitements climatiques n'ont pas été significatifs.

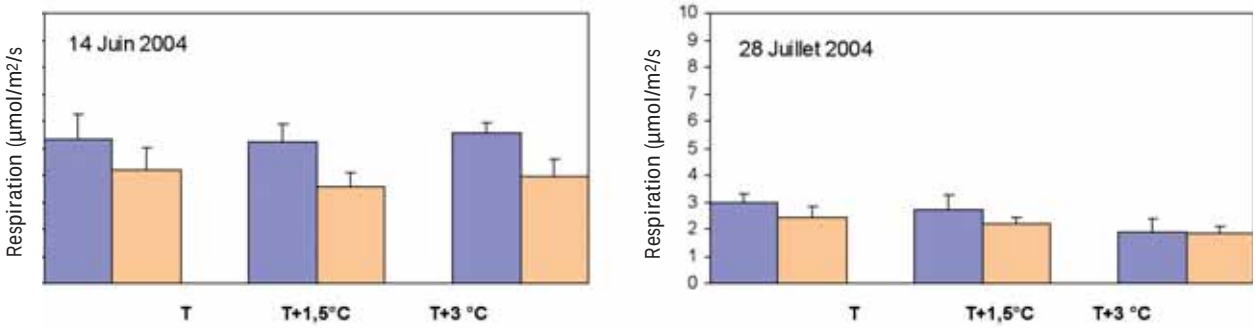


Figure 5. Effet des traitements réchauffement (+1,5 et +3°C) et sécheresse (S) sur la respiration totale de communautés formées par plusieurs types fonctionnels.

Décomposition de la matière organique

L'impact des traitements sur la décomposition de la matière organique a été analysé par la technique des sacs à litière en utilisant les feuilles sénescentes d'Artemisia vulgaris, une des espèces étudiées dans le dispositif expérimental. Les sachets étaient insérés sous 3 cm de sol. L'expérimentation commencée en Octobre 2003 indique une très nette accélération de la décomposition sous l'effet de la température dans les parcelles sans réduction de précipitation (Figure 6).

Les activités potentielles des communautés microbiennes liées au cycle de l'azote (nitrifiants et dénitrifiants) et la respiration potentielle du sol n'ont pas été affectées significativement par les traitements climatiques.

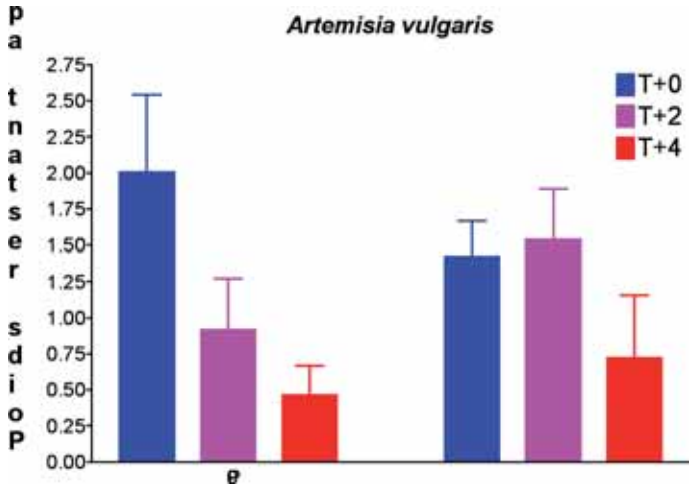


Figure 6. Effet des traitements réchauffement (+1,5 et +3°C) et sécheresse (-30) sur la masse résiduelle de litière d'Artemisia vulgaris après 28 jours de décomposition.

Conclusions et perspectives

En 18 mois, le projet IMAGINE a apporté une contribution que l'on peut situer à trois niveaux complémentaires :

Méthodologie. Les expériences présentées ici sont uniques en France et se comptent sur les doigts d'une main au plan international. Pourtant, seules des études expérimentales permettront d'évaluer les prédictions actuelles des modèles qui indiquent que le changement climatique aura un impact majeur sur la biodiversité. Le projet a permis d'affiner les méthodologies de manipulation à l'air libre des facteurs climatiques et atmosphériques. Il ne correspond cependant qu'à un stade pilote, par rapport à l'effort expérimental qui sera nécessaire si l'on veut réduire les incertitudes des modèles.

Impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les résultats des deux expériences convergent en montrant des impacts importants sur les principaux processus écosystémiques (productivité primaire, décomposition, évapotranspiration…) et ce au bout de quelques années seulement. Les réponses de la diversité végétale herbacée sont un peu plus lentes et ne seront connues qu'à la fin des expériences en cours. Nous mettons aussi en évidence l'importance du changement climatique pour la survie de cohortes d'arbres pionniers au stade juvénile. Il est encore trop tôt pour conclure, mais ces résultats sont précieux pour pouvoir évaluer les prédictions des modèles de populations ou de dynamique de végétation.

Evaluation d'un modèle dynamique de végétation et changement d'échelle. Ce dernier volet du projet sera abordé dans les prochains mois, une fois l'ensemble des données expérimentales acquises. Le modèle ORCHIDEE (Krinner *et al.*, 2005) permet de simuler la dynamique de groupes fonctionnels végétaux (herbacées et ligneux notamment) en réponse au changement climatique. Il sera évalué avec les données des expériences et l'impact du changement climatique (scénario A2, 2050) pour la colonisation par des ligneux de prairies abandonnées sera simulé à l'échelle de la France.

Références bibliographiques

Casella, E., J. F. Soussana, *et al.* (1996). Long-term effect of CO_2 enrichment and temperature increase on a temperate grasssward. I. Productivity and water use. *Plant and Soil* 182: 83-99.

Garnier, E., J. Cortez, *et al.* (2004). Functional Markers of plant diversity capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.

Harte J., Torn M.S., Chang F.R., Feifarek B., Kinzig A.P., Shaw R., Shen K. (1995). Global warming and soil microclimate : Results from a meadow-warming experiment. Ecological Applications, 5 : 132-150;

Krinner G., N. Viovy ,N. de Noblet, J. Ogée, P. Friedlingstein P. Ciais, S. Sitch ,J. Polcher , I. C. Prentice (2005), A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system Global Biogeo. Cycles, 19, doi:1029/2003GB002199,pp1-33

Miglietta, F., M. R. Hoosbeek, *et al.* (2001). Spatial and temporal performance of the MiniFACE (Free Air CO2 Enrichment) system on bog ecosystems in northern and central Europe. *Environmental Monitoring and Assessment* 66: 107-127.

Nijs I, Kockelbergh F, Teughels H, Blum H, Hendrey G, Impens I (1996). Free air temperature increase (FATI): A new tool to study global warming effects on plants in the field. Plant Cell and Environment, 19: 495-502)

Soussana J.F., Teyssonneyre F., Picon-Cochard C., Dawson L. (2005). A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO2 in infrequently cut mixed C3 grasses. *New Phytologist* 166, 217-230.

Soussana J-F and Luescher A (2006). Temperate grasslands and global atmospheric change. In 'Grassland Science in Europe' (Lloveras ed.), ISBN 8468967114, pp 739-748.

Teyssonneyre F, Picon-Cochard C, Falcimagne R and Soussana JF (2002) Effects of elevated CO2 and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 8, 1034-1046.

Yahdjian L, Sala OE (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. Oecologia, 133(2): 95-10.

Réponses démographiques des vertébrés aux changements climatiques – pertinence d'indicateurs environnementaux et influence des stratégies démographiques et conséquences pour la dynamique de la biodiversité

Coordination :
Henri WEIMERSKIRCH
79360 Villiers en Bois, Tel : 05 49 09 78 15 - fax : 05 49 09 65 26
henriw@cebc.cnrs.fr
et
Vladimir GROSBOIS

Participants au projet :
Membres du groupe CLIM POP
Christophe BARBRAUD, Stéphanie JENOUVRIER, CEB Chizé, CNRS UPR 1934
Jean Michel GAILLARD, Anne LOISON - Biométrie et Biologie Evolutive, UMR 5558, Université Claude Bernard Lyon 1
Jean CLOBERT, Manuel MASSOT - Laboratoire d'Ecologie, CNRS-UMR 7625, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique,
Marcel LAMBRECHTS, Jacques BLONDEL - CEFE/CNRS
Anders Pape MØLLER - Laboratoire de Parasitologie Evolutive, CNRS UMR 7103, Université Pierre et Marie Curie
Jean Dominique LEBRETON, Roger PRADEL, Anne-Marie REBOULET, Remi CHOQUET, Olivier GIMENEZ - Biométrie et Biologie des populations, CEFE/CNRS.

Partenaires :
Nils C. STENSETH - University of Oslo, NO-0316 Oslo, Norvège
Bernt-Erik SAETHER - University of Trondheim, Norvège
Tim COULSON - University of Cambridge, Cambridge, Grande Bretagne
Marcel E. VISSER - Institute of Ecology, Heteren, Pays-Bas

Mots clés :
Bases de données à long terme, indicateurs, variabilité environnementale, NAO, ENSO, variables locales.

Abstract

There is a growing interest and major challenge to understand the way environmental variability and climatic change have affected and will affect ecosystems and populations. Long-term records of population parameters of vertebrates are rare, but invaluable to address this challenge. The network CLIMPOP brings together French researchers working with long term data collected on individually marked animals to study the effects of climate change on a range of vertebrate populations (reptiles, birds and mammals) and standardise methods to link climatic factors and demographic parameters. The funding from GICC-IFB has allowed the CLIMPOP group to hire a post doc bridging methodologists and ecologists, organise a workshop and support field studies. Several analyses on a series of vertebrates have been carried out on the link between large-

scale and small-scale climatic factors and population dynamics. In addition the CLIMPOP group has carried out a major methodological paper reviewing statistical models and procedures to study the influence of climate on vital rates based on the analysis of individual monitoring data, to identify potential pitfalls in the utilization of these models and procedures, to review published papers in which the influence of climatic variation on survival probability in vertebrate populations has been addressed, to evaluate whether the results from these studies are relevant and to draw practical recommendations to efficiently address effects of climate effects on vital rates in natural vertebrate populations. This evaluation raised six potential methodological issues and indicates that so far most of the studies found in the ecological literature can be considered as being useful for the purpose of generating hypothesis rather than for that of obtaining solid evidence for the impact of climatic factors on vital rates.

Le groupe de travail CLIM POP regroupe plusieurs équipes françaises disposant de séries à long terme et des compétences en biométrie. L'objectif du programme était de réunir ces équipes sur une thématique commune, d'harmoniser et de standardiser les méthodes d'analyses afin de comparer les effets potentiels des changements climatiques sur des vertébrés présentant des traits d'histoire de vie contrastés et vivant dans des milieux différents.

Opération	**Responsable**	**Milieu**	**Sites**	**Espèces**
1 – Reptiles	J. Clobert	Landes, prairies	Cévennes	Lézard vivipare
2 – Mésanges	M. Lambrects - J. Blondel	Forestier	Corse, Provence	Mésanges charbonnière et bleue
3- Hirondelles	A. Moller	Agricole et urbain	Danemark, Europe	Hirondelles
4 – Oiseaux marins	H. Weimerskirch	Marin	Antarctique	Albatros, pétrels, manchots
5 – Ongulés	J.M. Gaillard	Forestier et montagnard	Alpes, Pyrénées, Lorraine, Poitou	Chevreuils, cerfs, bouquetins, chamois/isards
6 – Méthodologie	J.D. Lebreton		Transversal	

Positionnement du projet

Les effets des changements climatiques sur les écosystèmes sont restés pour l'instant difficilement prévisibles du fait d'incertitudes majeures concernant la nature des liens et des mécanismes entre les processus physiques et biologiques (Harrington *et al.* 1999, Walther *et al.* 2002, Stenseth *et al.* 2002). Le réchauffement climatique pose un défi majeur à la recherche du fait de la multiplicité de ses conséquences à tous les niveaux du fonctionnement de la biosphère. Pour être en mesure de prédire les conséquences de ce changement écologique majeur, il est important de ne pas négliger un seul de ces niveaux. Dans ce projet, nous nous intéressons aux conséquences populationnelles du réchauffement (un des niveaux les moins étudiés) dont la connaissance est indispensable pour appréhender le devenir des populations, des espèces, des communautés et des écosystèmes. En effet, des conséquences à l'échelle des individus (effets physiologiques, comportementaux), à moins d'être fortement délétères, ne suffisent pas pour prédire le devenir des populations même si elles permettent de comprendre les mécanismes de maladaptation face aux changements climatiques. Dans le cadre de l'appel d'offre IFB-GICC , le groupe CLIMPOP a abordé spécifiquement deux questions :

– Quelles sont les méthodes d'analyse des données de suivi individuel les plus pertinentes pour l'analyse de l'influence des fluctuations climatiques sur la démographie des vertébrés ?
– Quels sont les indicateurs climatiques les plus pertinents, vaut-il mieux utiliser des descripteurs globaux (comme NAO ou ENSO) ou des descripteurs locaux pour expliquer l'influence de la variabilité environnementale sur la démographie des espèces ?

Principaux résultats sur les thèmes transversaux

Quelles sont les méthodes d'analyse des données de suivi individuel les plus pertinentes pour l'analyse de l'influence des fluctuations climatiques sur la démographie des vertébrés ?

En nous appuyant sur une revue de la littérature, un article de synthèse réunissant les membres du réseau s'est focalisé sur les méthodes d'analyse des données de suivi individuel utilisées pour mettre en évidence des relations entre paramètres démographiques et facteurs climatiques. L'article est en cours d'évaluation à la revue Ecological Monographs. Cette synthèse présente les méthodes statistiques généralement utilisées dans cette problématique et les compare à l'éventail des méthodes disponibles. Cette comparaison révèle l'existence d'un fossé important entre les potentialités offertes par les méthodes d'analyse des données de suivi individuel récemment développées et celles qui ont été jusqu'à présent utilisées pour l'étude de l'impact des fluctuations climatiques sur les traits démographiques. De plus, nous avons identifié 6 problèmes méthodologiques importants qui n'ont été pris en compte que dans une minorité des études examinées dans la revue. Ces faiblesses méthodologiques augmentent significativement le degré d'incertitude associé aux résultats obtenus dans beaucoup des études examinées. Nous en concluons que beaucoup de ces études sont utiles pour générer des hypothèses quant aux facteurs climatiques qui influencent la démographie des vertébrés mais que beaucoup d'entre elles n'apportent pas de preuves très convaincantes de ces effets. Enfin nous apportons des recommandations qui permettront à l'avenir d'obtenir des résultats plus robustes grâce à l'application de méthodes d'analyse de données plus rigoureuses. L'utilité du programme CLIM-POP en tant qu'outil de veille et d'harmonisation des méthodes d'analyse apparaît clairement à travers la réalisation de cette synthèse.

Quels sont les indicateurs climatiques les plus pertinents, vaut-il mieux utiliser des descripteurs globaux (comme NAO ou ENSO) ou des descripteurs locaux pour expliquer l'influence de la variabilité environnementale sur la démographie des espèces ?

Une revue de la littérature a permis de recenser une vingtaine d'études publiées dans lesquelles la pertinence des facteurs climatiques à large échelle pour l'étude de l'influence des variations climatiques sur les traits démographique ou la dynamique des populations a été explicitement comparée à celle des facteurs climatiques locaux. Contrairement à ce qui est souvent avancé dans la littérature, les facteurs climatiques locaux expliquent généralement mieux que les facteurs à large échelle les variations temporelles des traits démographiques et les fluctuations d'effectifs des populations. Pour comprendre les mécanismes par lesquels les modifications physicochimiques des océans et de l'atmosphère se traduisent par des variations des traits démographiques et de la dynamique des populations, nous devrions adopter le schéma conceptuel selon lequel les facteurs climatiques à large échelle influencent les climats locaux qui à leur tour ont un impact sur la démographie et la dynamique des populations. Selon ce schéma, les deux types de facteurs climatiques ainsi que leurs liens, doivent donc être pris en compte. Nous nous sommes conformés à ce schéma conceptuel pour deux études de cas pour lesquelles des analyses ont été entreprises. Pour les études des populations situées sur ou à proximité du bassin méditerranéen de la mésange bleue et du lézard vivipare, nous avons examiné l'influence, sur les paramètres démographiques, des facteurs climatiques estivaux locaux et à large échelle. Nous avons détecté dans ces populations, situées aux limites Sud des aires de répartitions des espèces, des relations entre les paramètres démographiques et les deux types de facteurs climatiques estivaux. Le même facteur climatique estival à large échelle : un indice des précipitations dans la zone sub-saharienne du Sahel, s'est avéré présenter des relations relativement étroites avec les paramètres démographiques de ces deux espèces dont les caractéristiques biologiques et écologiques sont pourtant très éloignées. Nous avons par ailleurs détecté des relations entre ce facteur climatique à large échelle et des variables climatiques locales telles que le régime des vents en Corse ou les températures estivales sur le mont Lozère. Ces liens avec les climats locaux des régions proches du bassin méditerranéen ne sont pas étonnants. En effet des travaux de climatologie (Hurrel *et al.*, 2001; Raicich *et al.*, 2003) ont déjà souligné que les précipitations au Sahel reflétaient, durant l'été de l'hémisphère Nord, la position de la zone inter tropicale de convergence (ITCZ). La position de l'ITCZ gouverne pour une large part la circulation atmosphérique dans l'hémisphère Nord en été. En revanche, l'existence de relations entre des paramètres démographiques dans des populations de vertébrés et des indices climatiques à large échelle reflétant la position de l'ITCZ étaient jusqu'à présent insoupçonnée. Les résultats de l'une des études dans laquelle nous avons mis ce lien en évidence (celle portant sur les mésanges bleues) sont synthétisés dans un manuscrit soumis à la revue Journal of Animal Ecology.

Etudes de cas

Pour chaque équipe et jeu de données démographiques, les analyses statistiques à entreprendre ainsi que les apports aux problématiques transversales espérés ont été précisément définis lors du workshop. Vladimir Grosbois a servi de lien entre les équipes et de support méthodologique. Quelques résultats :

Lézard vivipare du Mont Lozère : une importante partie de l'analyse des données a été effectuée. Nous avons exploré les relations entre les facteurs climatiques estivaux locaux et à large échelle et plusieurs paramètres démographiques (survie juvénile, survie adulte, dispersion des juvéniles). Un des résultats les plus intéressants que nous avons obtenu est la détection d'une relation entre la survie des adultes (et peut être aussi celle des jeunes au cours de leur tout premiers mois d'existence) et les précipitations dans la région du Sahel (voir le chapitre sur les acquis pour les thèmes transversaux).

Mésanges en milieu méditerranéen : voir plus haut

Ongulés : l'analyse traditionnelle des données de capture recapture a été initiée pour le chevreuil. Un modèle statistique permettant de tester les effets du climat en utilisant simultanément les données de suivi à l'échelle individuelle et les données de suivi de taille de population est en développement. Ce type de modélisation statistique (modélisation intégrée) constitue une avancée importante par rapport aux approches traditionnelles qui consistent à analyser séparément ces deux types de données.

Oiseaux marins : plusieurs études montrant les liens entre la démographie d'oiseaux antarctiques et des indices climatiques globaux ont été réalisées lors des deux années de fonctionnement du réseau.

Méthodologie : des outils ont été développés par l'équipe de biométrie de Montpellier et un manuscrit de synthèse permettant de définir des méthodes d'analyses des données robustes et communes a été rédigé et sera soumis avant la fin du mois de juin.

Publications issues de l'appel d'offre

Grosbois V., Gimenez O., Clobert J., Gaillard J.M., Moller A., Lambrechts M. Weimerskirch H., Lebreton J. -D. soumis. Assessing the impact of climate change on animal vital rates using individual scale monitoring data. Ecological Modelling.

Grosbois V., Henry P.-Y., Blondel J., Perret P., Lebreton J. –D. and Lambrechts M. M. soumis. Mediterranean blue tit survival varies in relation to climate in winter and early summer. Journal of Animal Ecology.

Chamaillé-Jammes S., Massot M., Aragon P. , Clobert J. 2006 Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards Lacerta vivipara Global Change Biology 12: 392-400.

Jenouvrier S., Barbraud C. & Weimerskirch H. 2006. Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. Ecology 86: 2889-2903.

Jenouvrier S., Weimerskirch H., Barbraud C., Park Y.H. & Cazelles B. 2005. A recent shift in cyclicity of climatic and demographic parameters of Antarctic seabirds. Proceedings of the Royal Society London 272: 887-895.

Gimenez O., Crainiceanu C., Barbraud C., Jenouvrier S., Morgan. B.T. 2006. Semiparametric regression in capture recapture modelling. Biometrics

Gimenez, O., Véran, S., Barbraud, C., Lebreton, J.-D. & Grosbois, V. soumis Principal component capture-recapture models for estimating survival with multiple covariates.

Workshop : Un workshop de lancement du projet a été organisé par J.D. Lebreton et son équipe au CEFE à Montpellier du 13 au 16 avril 2004. L'objectif du workshop était de :

– Réaliser des analyses de données démographiques visant à mettre en évidence des relations changements globaux – démographie ;
– Poursuivre le transfert de méthodes vers les équipes pour leur permettre des analyses « up-to-date » avec des objectifs plus larges en conformité avec leurs priorités propres.
– Dégager autant que possible, éventuellement par des méta-analyses, des résultats communs
– Mettre en place une méthode de travail pour Vladimir Grosbois pour assurer un appui aux équipes et à l'ensemble du programme pendant son post-doc.

Le workshop a réuni 15 participants, tous les groupes étaient représentés.

Conséquences de l'intensification agricole sur la biodiversité en système agricole : utilisation d'approches descriptive, semi-expérimentale et modélisatrice, et analyse des dynamiques spatiale et temporelle

Coordinateur :
Vincent BRETAGNOLLE
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934 B.P. 14, 79360 Villiers-en-Bois
Tel : 05 49 09 78 17 - Fax : 05 49 09 65 26 ;
breta@cebc.cnrs.fr

Participants au projet :
Sylvie HOUTE - bases de données, SIG, coordination administrative
Alexandre MILLON - analyses modèle prédateur
Thomas DECORNULIER - analyses de données spatiales
Alban THOMAS - SIG

Partenaires impliqués :
Gilles YOCCOZ - Institut norvégien de recherche sur l'environnement, Département d'Ecologie Arctique
Xavier LAMBIN - Dept of Zoology, University of Aberdeen
Christophe LOIR-MONGAZON - Institut atlantique de l'aménagement des territoires
Catherine CHARLES - Fédération régionale de défense contre les organismes nuisibles

Mots-clés :
Agroécosystèmes, biodiversité, dynamique des paysages, spatial

Résumé

La plaine céréalière intensive est un milieu fortement anthropisé, où la biodiversité est en régression. De nombreuses espèces patrimoniales (outarde canepetière, perdrix grise…) ont enregistré les déclins les plus spectaculaires documentés à ce jour en Europe comme en France. Les causes de déclin sont connues et reposent sur la disparition progressive ou totale des milieux prairiaux, en particulier à rotation pluriannuelle.

Dans le cadre de cet appel d'offre, notre programme de recherche a consisté d'une part à décrire à l'aide de campagnes de photographies aériennes réalisées par l'IGN, l'évolution du paysage agricole au cours des 50 dernières années sur un vaste site d'étude (500 km^2) constitué par un agro-écosystème céréalier, et d'autre part à étudier les relations écologiques entre habitat prairial (à différentes échelles spatiales) et une ressource clé dans ce type de réseau trophique, le campagnol des champs. A termes, ces résultats combinés nous permettront de définir par simulation et modélisation les modalités de distribution dans l'espace et dans le temps des couverts de type prairial répondant aux objectifs de conservation du patrimoine biologique des zones agricoles intensives. Notre but est d'identifier la dynamique spatio-temporelle des milieux prairiaux, notamment le taux de superficie nécessaire, la durée de rotation compatible, et la répartition spatiale (linéaire versus parcellaire, agrégée ou non, etc.) pour optimiser l'abondance des ressources alimentaires, et donc des espèces patrimoniales.

Cadre général : intensification agricole et érosion de la biodiversité

A l'échelle de la planète, nous avons transformé 40-50% de la surface libre de glace en nous appropriant plus de 60% de la productivité primaire (Lubchenco et al 1998 ; Vitousek et al 1999). La destruction des habitats naturels, l'exploitation excessive des espèces et l'introduction des espèces exotiques due à la mobilité croissante des populations humaines ont engendré des taux d'extinction comparables à ceux des cinq grands événements d'extinction du passé géologique (Ehrlich 1986, Pimm et al 1995). L'impact des activités humaines sur la biodiversité s'exprime à travers les modifications d'habitats (Ehrlich 1988), engendrées par les changements climatiques (Meekes 1991, Baker *et al.* 1995, Hodkinson *et al.* 1998), mais aussi et peut être principalement par les modifications d'usage des terres (Ehlrich 1988; Broombridge 1992 ; Chapin et al 2000 ; Sala et al 2000), qui affectent tout particulièrement la biodiversité au niveau des paysages (Solbrig 1991). Bien qu'extrêmement variable selon les écosystèmes, cet impact s'est avéré particulièrement fort dans les espaces agricoles (Williams 1990, Pain & Pienkowski 1997).

Les paysages en Europe ont été profondément modifiés au cours de la période post-glacière, principalement du fait des activités humaines (déforestation notamment). S'il est possible que ces modifications d'habitats se soient traduites initialement par une augmentation globale de la biodiversité (Hampicke 1978), certaines espèces ayant pu profiter de la déforestation et s'adapter aux milieux ouverts entretenus par l'homme (e.g., Grande Outarde Otistarda : Tucker 1997, Pie-grièches Laniussp.: Lefranc 1997), ce scénario s'est brutalement interrompu dans la deuxième moitié du vingtième siècle, engendrant la perte de biodiversité probablement la plus importante qu'aucun écosystème n'ait jamais connu en Europe (Turner & Meyer 1994, Tucker 1997, Donald *et al.* 2001). Des changements profonds de pratiques agricoles ont en effet entraîné des extinctions locales, régionales et nationales de nombreuses espèces de la faune et la flore Européennes (O'Connor & Shrubb 1986; Pain et Pienkowksi 1997; Sutherlet et al 1998). La Politique Agricole Commune (PAC), au sortir de la deuxième guerre mondiale, a engendré des bouleversements du paysage agricole, non seulement en termes de rentabilité économique (objectif d'autosuffisance alimentaire), mais dans un sens beaucoup plus large incluant le tissu social agricole, de même que le paysage au sens écologique. La PAC a ainsi largement encouragé, et contribué à l'évolution des pratiques agricoles, par l'emploi de nouvelles techniques, l'agrandissement des exploitations, la spécialisation, et certains types d'activités comme la céréaliculture ou la production laitière.

Objectifs du projet de recherche

Pour ce qui est des oiseaux prédateurs qui habitent les espaces agricoles, les conséquences de l'évolution des pratiques agricoles pourraient ainsi se résumer en la diminution des disponibilités en proies, engendrées par les modifications de structure du paysage notamment. Notre hypothèse de travail est que la diminution en surface des milieux prairiaux, a engendré une diminution de l'abondance des ressources alimentaires, clé de voûte de la chaîne trophique dont les rapaces, prédateurs emblématiques à forte valeur patrimoniale, ont récemment souffert. Portant sur un site d'étude très vaste (près de 500 km^2), et depuis la mise en place de la PAC (soit sur une période de plus de 50 ans), notre projet de recherche vise à :

– Décrire comment l'intensification agricole a engendré des modifications paysagères (parcellaire agricole, abondance et distribution des prairies) à ces échelles de temps et d'espace;
– Quantifier les conséquences de ces changements sur le Campagnol des champs, en identifiant les processus écologiques aux différentes échelles spatiales et temporelles.

La plaine céréalière de Niort-Brioux, un site atelier

La plaine de Niort-Brioux dans le sud des Deux-Sèvres, est notre secteur d'étude. Il s'agit d'une plaine cultivée en céréales, maïs, tournesol, petit pois et colza essentiellement, dans laquelle l'élevage est encore présent mais en diminution (bovins, caprins). Les parcelles sont encore de taille moyenne (3 ha) mais en cours d'agrandissement. Sur ce secteur, les prairies permanentes et semi-pérennes ne représentent plus que 10 % des surfaces cultivées contre 60 % en 1970. Elles ont donc accusé une réduction très importante de leur surface au cours des vingt dernières années. Cependant, la répartition des différentes cultures reste très hétérogène sur l'ensemble de la zone d'étude. En effet, bien que le paysage soit composé d'une matrice dominée par les céréales, il existe des zones où les autres cultures prennent plus d'importance. Ainsi, la pression de remembrement n'a pas été partout la même, il reste des zones, en général à proximité des villages, où la

matrice est encore composée de petites parcelles de moins d'un hectare. La diversité des types culturaux dans ces systèmes est plus élevée ; ils forment une mosaïque où la surface en cultures pérennes est non négligeable. Ces zones sont en général constituées de sols plus pauvres où quelques haies ont été maintenues. La proportion de prairies en surface âgées de plus d'un an en 1999 sur l'ensemble des systèmes prairiaux est de 57 %. Ceci implique un rythme de rotation d'un peu plus de deux ans en moyenne pour l'ensemble des prairies. L'intérêt de notre site d'étude des Deux-Sèvres réside dans sa taille (500 km^2, 13000 parcelles agricoles, suivies exhaustivement depuis 1994) et sa diversité de situations, bien que contiguës.

Evolution du paysage agricole entre 1950 et 2000

Notre étude concilie une approche spatiale et temporelle à grande échelle (500 km^2, 50 ans). La structure du paysage est comparée entre les périodes suivantes : 1958, 1969, 1982, 1990, et 1995-2005. Pour décrire la dynamique du paysage, nous avons cartographié le parcellaire agricole pour chacune de ces dates (limites de parcelles, occupation du sol et linéaire). La méthodologie employée combine la photo-interprétation (et la digitalisation) avec des traitements automatiques. Ces deux voies seront réalisées en parallèle pour acquérir les mêmes données : parcellaire, occupation du sol, et linéaire. La photo-interprétation concerne une zone test (le secteur de Sainte-Blandine) tandis que les traitements automatiques seront appliqués au site d'étude en entier.

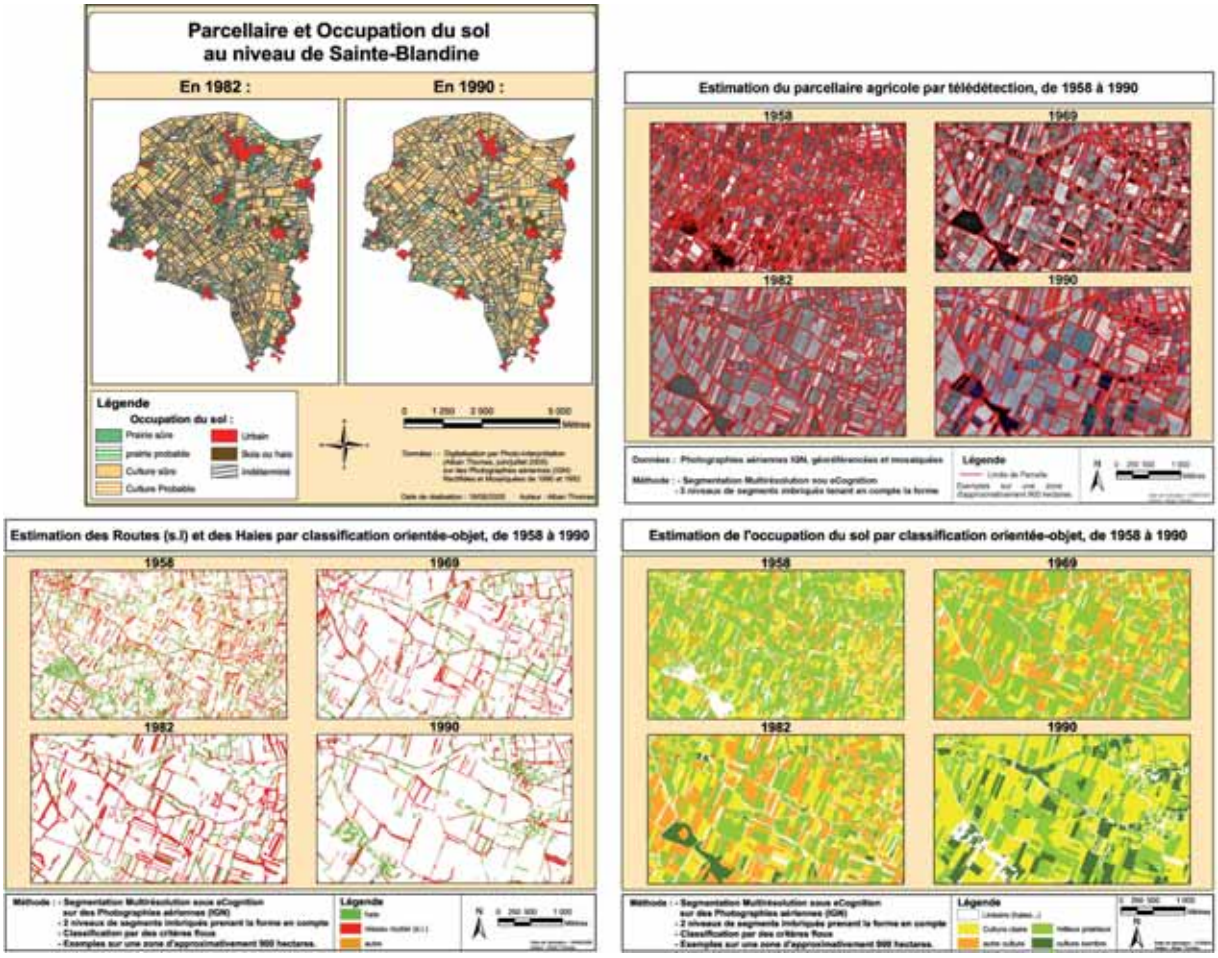
Une fois acquises, les photographies aériennes de l'IGN (près de 400 au total) ont été scannées, digitalisées, rectifiées et mosaïquées (ce qui représente plusieurs mois de travail). Ensuite, commence la phase de Photo-interprétation, qui a consisté à discriminer : milieu prairiaux, cultures annuelles, milieux urbains et zones boisées. Les codes « prairie probable », « culture probable » et « indéterminé », ont été ajoutés pour les cas plus litigieux. En parallèle, nous avons également testé des traitements automatiques utilisant l'approche orientée-objet, au travers du logiciel eCognition. Cette approche commence par la segmentation, processus de regroupement des pixels au sein d'objets (ou segments) pourvus d'une signification thématique. En effet, les classifications orientées-objet ne se basent pas directement sur les pixels, mais sur ces segments (Oruc *et al.* 2004). Ces derniers prennent en compte les informations spectrales (comme les techniques classiques de télédétection) mais aussi la forme et la texture. La segmentation d'e-Cognition, nommée Segmentation Multirésolution (SM), génère les objets en fonction d'un critère d'homogénéité. Ce critère permet de privilégier dans la considération de l'hétérogénéité au sein d'un objet la couleur (comptes numériques des pixels) ou la forme, qu'elle soit compacte (proche d'un carré) ou irrégulière (dans la mesure où la forme est prise en compte).

La figure ci-après illustre les résultats obtenus par Photo-interprétation, en comparant le secteur test à deux époques (1990 et 1982). L'occupation du sol entre ces deux années a vu une progression des cultures annuelles au détriment des milieux prairiaux. Les traitements automatiques sont comparés pour les quatre années et montrent (ci-après) que le nombre de parcelles décroît avec les années (en parallèle, leur aire et leur périmètre tendent à diminuer), que le linéaire s'est fortement simplifié, et que le ratio prairie-cultures s'est complètement inversé.

Le modèle d'étude campagnol : influence du paysage

Un des aspects les mieux étudiés de l'écologie des rongeurs est leur dynamique des populations, qui présente une variabilité considérable entre espèces ou entre populations, avec des dynamiques pouvant être saisonnières, chaotiques, stables ou cycliques. Contrairement à la dynamique des populations, la distribution spatiale des rongeurs est assez mal connue. La plupart des études menées à ce sujet font référence au synchronisme à grande échelle, toujours dans le cadre de la dynamique des populations, ou bien à l'analyse des patterns de mouvement entre patchs d'habitats plus ou moins fragmentés, dans une perspective de dynamique des (méta)populations ou de conservation (Diffendorfer, Gaines, & Holt 1995;Mangel 2000). Les informations concernant la distribution spatiale des abondances à des échelles pertinentes pour les prédateurs sont donc rares, ou concernent des milieux relativement stables.

Nous avons montré (Lambin *et al.* 2006) que de réels cycles de populations de campagnols existent dans les systèmes agricoles intensifs, alors que les pratiques agricoles ont un effet considérable sur les populations (Jacob 2003). En particulier, le labour détruit la quasi-totalité de la population, et, ainsi que d'autres pratiques comme la fauche, tend à limiter la dispersion. Dans les systèmes agricoles où la surface labourée annuellement dépasse les 90%, l'impact de ces pratiques sur la cyclicité le synchronisme et la distribution spatiale



des populations est mal connu. Un modèle récent de Hanski (2001) comporte un effet saisonnier sur la dynamique qui paraît expliquer une part d'irrégularité dans les cycles. Cependant, aucune étude théorique, à notre connaissance, ne prédit l'effet d'évènements de mortalité catastrophiques, saisonniers, et vraisemblablement densité-indépendants comme les pratiques agricoles, sur la cyclicité. D'autre part, l'hétérogénéité des habitats tend à limiter la dispersion (Petty *et al.* 2000), de même que les pratiques agricoles comme la fauche ou le labour (Jacob 2003), et sont susceptibles d'affecter le synchronisme. Des études suggèrent que la proportion de milieux permanents (prairies) a un effet sur le type de dynamique de plusieurs espèces, dont *Microtus arvalis* (Raoul *et al.* 2001), même si la relation est peut-être indirecte dans ce système, à travers les communautés de prédateurs des différents milieux. En milieu agricole intensif, les patchs d'habitats peu perturbés, tels que les cultures fourragères à rotation pluriannuelle pourraient avoir un effet important (e.g. refuge) dans la dynamique générale, et devraient donc structurer la distribution des campagnols. Un plan d'échantillonnage bi-annuel a été mis en place depuis 1994 pour suivre les fluctuations d'abondances du Campagnol des champs, proie principale du Busard cendré. La première session de piégeage a lieu chaque année fin avril, période de formation des couples chez les busards et de choix du site de nidification, et la seconde session à la fin juin / début juillet, ce qui correspond à la fin de l'élevage des poussins. Afin d'obtenir un échantillonnage représentatif des différents types de cultures rencontrés dans la zone d'étude et des variations dans l'espace, tout en étant rapidement conductible sur une grande étendue, il a été choisi d'effectuer un échantillonnage systématique stratifié par secteur (la zone d'étude a été arbitrairement subdivisée en secteurs de taille comparable : 6 en 1995, 8 par la suite). Dans chaque secteur, deux diagonales plus ou moins perpendiculaires ont été définies, étant contraintes par la position des routes. La technique adoptée pour évaluer l'abondance des campagnols est celle mise au point et standardisée par Spitz (Spitz *et al.* 1974) dans les polders céréaliers de la Baie de l'Aiguillon (c.60 km de notre site d'étude). Les variations d'abondance de campagnols sont analysées à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLMs). Notre unité d'analyse est la ligne de piège,

correspondant à une seule parcelle donnée. L'abondance est estimée directement par le taux de capture par piège (modèle logistique) ou par ligne de piège (e.g. modèle Poissonnien, negative binomial…). On note un effet important du type de culture, qui varie également en fonction des années. Les densités maximales de campagnols en phase de pic se trouvent en règle générale dans les céréales, ray-grass, luzerne et colza (dans un ordre variable selon les pics), alors que ce sont plutôt la luzerne et le ray-grass qui hébergent les plus fortes concentrations en phases de crash et de croissance.

La variabilité des taux de capture de campagnols peut être expliquée par plusieurs facteurs. La principale source de variation est temporelle, avec une composante inter annuelle prédominante qui correspond aux cycles de l'espèce dans ce secteur, et une composante saisonnière moins marquée. La seconde source de variation est le type de culture qui représente le facteur le plus important au sein d'une année. Dans une mosaïque de milieux telle que le paysage agricole de notre zone d'étude, la conséquence majeure, notamment pour les prédateurs, est que la disponibilité en campagnols sera fortement hétérogène au moins à petite échelle. Il est à noter que l'effet culture varie dans le temps, et que c'est l'interaction avec l'année, et non la phase du cycle qui est sélectionnée dans nos modèles. Afin d'analyser les variations spatiales à grande échelle, nous avons utilisé des GAMs (Guisan, Edwards, & Hastie 2002; Lehmann, Overton, & Leathwick 2003). L'absence de prise en compte de la dépendance spatiale ne devrait pas poser de problème sérieux étant donné que celle-ci n'est pas détectable dans les données. Un modèle a été estimé séparément pour chaque année, incluant les effets principaux (sans interactions) trouvés précédemment avec les GLM, et un terme lissé (spline) bidimensionnel des coordonnées X et Y des parcelles piégées. Les résultats suggèrent qu'il existe une hétérogénéité significative des abondances de campagnols sur la zone d'étude, malgré le relatif synchronisme des fluctuations des populations. La taille du jeu de données est cependant trop limitée pour pouvoir estimer si ces variations sont plus importantes en avril qu'en juin. Les structures observées sont mobiles d'une année à l'autre, et pourraient rappeler des vagues se déplaçant du Nord-ouest vers l'Est, rappelant les travelling waves observées notamment en Ecosse (Lambin *et al.* 1998 ; Mackinnon *et al.* 2001).

Si les pratiques culturales sont fortement hétérogènes à petite échelle (quelques parcelles), elles sont en revanche remarquablement homogènes à grande échelle (zone d'étude / région), aussi bien au niveau de l'occupation des sols que de la phénologie des travaux agricoles. Les particularités des systèmes agricoles intensifs, comme leur hétérogénéité et leur dynamique importante, offrent l'opportunité d'aborder la question du synchronisme et des cycles de populations sous un angle quelque peu différent des études classiques en milieu peu perturbé. Par ailleurs, il nous est maintenant possible de combiner nos deux approches, l'approche historique qui nous renseigne sur la dynamique récente (50 ans) du paysage agricole, et l'approche analytique, qui nous renseigne sur la dynamique spatiale des campagnols en fonction des contraintes paysagères. Nous souhaitons maintenant allier ces deux approches en un modèle, unique, de dynamique spatio-temporelle des populations de rongeurs en réponse aux variations de l'habitat prairial. Ce modèle pourrait prédire l'évolution de la dynamique des campagnols en relation avec celle des politiques agricoles, et par suite leur impact sur les prédateurs comme le busard cendré (Butet & Leroux 1993; Butet & Leroux 2001; Arroyo, Garcia, & Bretagnolle 2002).

Liste des principales publications

ARROYO, B., BRETAGNOLLE, V. & GARCIA, T. 2002. Land use, agricultural practices and conservation of the Montagu's Harrier Circus pygargus. Animal Conservation 5 : 283-290.

MORALES, M., BRETAGNOLLE, V. & ARROYO, B. 2004. Viability of the endangered little bustard Tetrax tetrax population of western France. Biodiversity and Conservation 8: 167-174.

INCHAUSTI, P. & BRETAGNOLLE, V. 2005. Predicting short-term extinction risk for the declining little bustard (Tetrax tetrax) in agricultural habitats. Biological Conservation 122: 375-384.

BRETAGNOLLE, V. & INCHAUSTI, P. 2005. Modelling population reinforcement at a large spatial scale as a conservation strategy for the declining little bustard (*Tetrax tetrax*) populations in agricultural habitats. Animal Conservation 8: 59-68.

DE CORNULLIER, T. & BRETAGNOLLE, V. In press. Assessing the influence of environmental heterogeneity on patterns of nest spacing: a case study with two raptors. Ecography.

LAMBIN, X ., BRETAGNOLLE, V. and YOCCOZ, N.G. 2006. Vole population cycles in northern and southern Europe: is there a need for different explanations for single pattern? J. Animal Ecology

BRETAGNOLLE, V. 2004. Prairies et cultures fourragères : Quels enjeux pour les oiseaux dans les milieux céréaliers intensifs ? Fourrages 178: 171-178.

BRETAGNOLLE, V. & HOUTE, S. 2005. Enjeux de biodiversité en céréaliculture intensive : diagnostic, actions et prospectives pour les oiseaux de plaine. (H. Décamps : Agriculture et Biodiversité). Académie d'Agriculture de France 91 (3) : 3-12.

BRETAGNOLLE, V. & HOUTE, S. 2006 (sous presse). L'Outarde Canepetière en plaine céréalière: une extinction inéluctable ? Revue Espaces Naturels.

Rapports de fin d'étude

AMOUROUX, P. 2004. Dynamique des populations de criquets en milieu prairial : mises au point méthodologiques pour l'estimation d'abondance et l'analyse de la dispersion. Ingénieur ISARA, Lyon.

AMOUROUX, P. 2006. Dynamique des populations de criquets en agro-écosystème intensif : Application à la gestion des milieux prairiaux. Master M2, spécialité Environnement, Milieux, Techniques et Société (EMTS), Parcours Développement Durable et Agriculture DDA, Paris.

DE CORNULIER T. 2005. Composantes de la distribution spatiale d'un prédateur : effets respectifs de l'habitat, des ressources alimentaires et des interactions comportementales. Analyse de processus ponctuels non homogènes. Thèse de Doctorat, Biologie, Université de Lyon 1.

GERBIER G. 2005. Effets annuels, saisonniers et culturaux sur une communauté de Carabidae (Coléoptères) dans un système de cultures intensives de l'Ouest de la France. Diplôme universitaire d'Unité Expérience Professionnelle, Université Claude Bernard Lyon I.

LACROIX C. 2005. Sauvegarde de la biodiversité en plaine céréalière : Comment les agriculteurs peuvent-ils reconstituer des espaces enherbés permanents dans le cadre de la nouvelle Politique Agricole Commune ? Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles, Gradignan.

LORIOUX, S. 2004. Dynamiques des populations de deux espèces de criquets, *Calliptamus italicus L.*, et *Euchorthippus pulvinatus* Marans, dans les prairies d'une zone atelier du Poitou-Charentes. Maîtrise BPE, Rennes.

LOSDAT, S. 2004. Impact des pratiques agricoles sur la diversité des isopodes terrestres dans les milieux prairiaux du Poitou-Charentes. Licence BOP, Poitiers.

MILLON A. 2002. Ajustement de la sex-ratio aux fluctuations des disponibilités alimentaires : comparaison de deux populations d'un prédateur spécialiste. DEA Ecologie, Diversité du Vivant, Université Pierre et Marie Curie, Paris-Sud XI.

MOREL, A. 2004. Impact des pratiques agricoles sur la diversité des isopodes terrestres dans les milieux prairiaux du Poitou-Charentes. Maîtrise BPE, Poitiers.

POUPINEAU L. 2005. Conception de la base de données des Insectes de la plaine céréalière de Chizé -Etude de l'efficacité de l'échantillonnage. DESS Compétences Complémentaires en Informatique, Université Tours.

PUJOL, S. 2004. Variabilité spatio-temporelle des densités de criquets dans la plaine céréalière de Niort. Maîtrise BPE, Besançon.

TABEL P. 2005. Utilisation de deux passereaux comme indicateurs de la qualité des milieux en plaine céréalière. DIRS Université François Rabelais, Tours.

THOMAS A. 2005. Evolution du paysage agricole de 1958 a 2005 : développement d'un SIG et étude spatio-temporelle. Master II pro (DESS sigma), Science de l'information géoreferencée pour la maîtrise de l'environnement et l'aménagement des territoires, Université de Toulouse.

Directeur de la publication : Jacques Weber

Coordinatrice : Martine Atramentowicz

Maquette, réalisation : INCISIF 01 46 38 92 46

Imprimé sur papier recyclé par : SPEI 03 83 29 31 84

Institut français de la biodiversité

57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 - Paris

Tél : 01 40 79 56 62 - Télécopie : 01 40 79 56 63 - Courriel : ifb@mnhn.fr

http://www-gis-ifb.org