

Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux

Résultats du programme de recherche
« Écosystèmes Tropicaux »
2005 - 2010



Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux

Résultats du programme de recherche
« Écosystèmes Tropicaux »

2005 - 2010

Coordination : Cécile Nivet***, Doyle Mc Key** et Claude Legris*

* *Chargée de mission, Service de la Recherche,
Ministère en charge du Développement durable.*

** *Professeur, Université de Montpellier II,
Président du Conseil scientifique du programme.*

*** *Chargée de mission, GIP Ecofor.*



© GIP Ecofor, MEEDDM, 2010, 1^{ère} édition.

Citation recommandée (pour l'ouvrage complet) :
Coordonné par Cécile Nivet, Doyle Mc Key et Claude Legris, 2010.
Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux.
Résultats du programme de recherche « Écosystèmes Tropicaux » 2005 - 2010.
Paris, GIP Ecofor-MEEDDM, 208 p.
ISBN 978-2-914770-02-6

Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer,
en charge des Technologies vertes et des Négociations sur le climat.
92055 La Défense Cedex.
Tél : 01 40 81 21 22.

GIP Ecofor
42 rue Scheffer, 75116 Paris.
Tél : 01 53 70 21 70.

Conception graphique : Nathalie Boutté
Tél : 01 48 58 19 86.

Couverture : Nathalie Boutté, photo DR.

Préface

Gigantesques réservoirs de biodiversité, les écosystèmes tropicaux apparaissent menacés par les changements d'utilisation des terres, la pollution, l'introduction d'espèces envahissantes, la surexploitation, les changements climatiques... Par voie de conséquence, les multiples biens et services qu'ils produisent sont affectés alors que des sociétés humaines en dépendent directement pour leur alimentation, leurs ressources en eau, leurs médicaments, l'énergie et les matériaux dont elles ont besoin dans leur vie de tous les jours. Le maintien de l'intégrité de ces espaces peut même s'avérer indispensable à la survie des populations locales.

Pour sauvegarder ces écosystèmes et, avec eux, les services qu'ils rendent, il faut mieux les connaître, comprendre leur fonctionnement, en identifier tous les intérêts, apprendre à mieux les gérer et, si nécessaire, à les protéger. Or, ces écosystèmes sont extrêmement divers. Ils sont aussi le siège d'interactions complexes entre espèces d'abord, entre espèces et milieux ensuite, entre espèces, milieux et sociétés humaines enfin. De plus, ils sont généralement situés dans des pays émergents ou en développement. Du fait de leur diversité, de leur complexité et du manque de moyens, les écosystèmes forestiers tropicaux sont peu étudiés comparativement à leur richesse et aux écosystèmes tempérés. Dans un tel contexte, l'objectif assigné au programme de recherche « Écosystèmes tropicaux » s'impose aisément : il s'agit d'attirer l'attention des chercheurs sur la nécessité de mettre à la disposition des décideurs et gestionnaires publics et privés des connaissances théoriques, méthodologiques et pratiques pour améliorer les stratégies de préservation et de valorisation du patrimoine naturel, dans le respect des droits et usages des populations locales.

Au cours de la tranche 2005 - 2010 de ce programme, les chercheurs se sont penchés sur les perturbations que font subir les sociétés humaines aux écosystèmes tropicaux et sur les conditions d'une gestion durable dont la conservation est une des composantes.

Les changements d'utilisation de l'espace figurent au premier rang des ces perturbations, avec la disparition de certains milieux (déforestation, assèchement de zones humides) et les modifications importantes de leur mode d'exploitation. Le cas des figuiers de Madagascar est éloquent à cet égard ; ceux-ci jouent en effet un rôle écologique de premier plan et ont souvent été préservés du défrichement pour d'autres raisons qui sont alimentaires, culturelles et symboliques ; cependant, leur renouvellement est dorénavant difficile par voie naturelle et mériterait donc d'être assuré artificiellement.

Les invasions biologiques constituent une seconde catégorie importante de perturbations dont s'est particulièrement saisi le programme. Elles résultent d'introductions directes, de la pollution (eutrophisation des lacs), d'une dégradation ou d'une simplification poussée de la gestion de l'espace. La conduite à tenir face à ces invasions nécessite au préalable une bonne connaissance du fonctionnement des écosystèmes pour apprécier non seulement l'efficacité attendue des mesures à prendre mais également l'ampleur des effets collatéraux. Dans le cas de la fourmi *Wasmannia auropunctata*, qui devient envahissante dans son aire naturelle lorsque le milieu est anthropisé et qui fait, par ailleurs, l'objet d'introductions involontaires, on préconise diverses mesures : quarantaine pour prévenir les introductions et pour éviter d'élargir la base génétique des populations déjà introduites ; lutte chimique pour traiter des introductions récentes et peu étendues ; lutte biologique pour contrôler des introductions largement installées ; renaturation des zones anthropisées de l'aire naturelle de cette espèce.

La conservation et la gestion des écosystèmes tropicaux passent d'abord par une amélioration des connaissances relatives à leurs composition et fonctionnement. Il reste beaucoup à faire dans ce domaine et la Guyane n'était l'objet, avant ce programme, d'aucune carte des types de paysages et des régions naturelles. Quant au Mali, il dispose de richesses dans ses forêts de faille et ses forêts galeries qui étaient insoupçonnées, tant l'accent avait été mis jusque-là sur la désertification et les savanes arides. Une fois l'information de base disponible, la gestion peut s'organiser tout en tenant le plus grand compte des acteurs pour lesquels des démarches participatives sont opportunes dans des zones à forts enjeux et conflits latents, comme c'est le cas pour les mangroves de Madagascar.

Même s'il n'a pas vocation à couvrir l'ensemble du sujet, ce programme sur la connaissance, la conservation et la gestion des écosystèmes tropicaux a ainsi donné lieu à des travaux balayant un large spectre de préoccupations se complétant particulièrement bien. Les cas traités sont spécifiques de par leur assise géographique et les espèces considérées, mais leurs retombées sont plus générales. Ils permettent aux réflexions de mûrir, aux questionnements de s'affiner et aux enseignements de faire leur œuvre en matière, par exemple, d'organisation spatiale de la biodiversité ou de fonctionnement des écosystèmes. Ils soulignent des différences à ne pas ignorer entre domaines tropical et tempéré, afin de valoriser ces milieux riches et sensibles.

*Je souhaite vivement remercier tous ceux
qui ont initié et fait vivre ce programme :
les chercheurs porteurs de projets,
les membres du conseil scientifique,
l'équipe d'animation du GIP ECOFOR ainsi que
les membres du comité d'orientation.
Ensemble, ils ont apporté une
contribution essentielle à la recherche.*

*Je suis tout particulièrement reconnaissante au
Professeur Doyle McKey, président du conseil scientifique,
et avant lui à Monsieur Yves Gillon,
pour leur réel engagement en faveur de ce programme.
Que ce recueil de résultats de recherche soit utile
aux gestionnaires d'espaces et les aide à mieux
appréhender les écosystèmes tropicaux.
Qu'il vienne également étayer et illustrer les besoins
de la recherche et de la formation dans les territoires
ultra-marins, bien soulignés par le Grenelle de la Mer.*

Claire Hubert

Présidente du comité d'orientation du programme « Écosystèmes Tropicaux »
Chef du service de la recherche,
Direction de la recherche et de l'innovation,
Commissariat général au développement durable,
Ministère de l'écologie, de l'énergie, du développement durable et de la mer
en charge des technologies vertes et des négociations sur le climat.

Organisation du programme de recherche

Lancé en 1999, le programme « Écosystèmes Tropicaux » est piloté par le ministère en charge du développement durable et animé par le groupement d'intérêt public ECOFOR (écosystèmes forestiers).

■ Les membres du Comité d'orientation

Le comité réunit des représentants des Directions régionales de l'environnement (le Collège des DIREN et les DIREN de Guadeloupe, de Guyane, de Martinique, de La Réunion), de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB), du Parc national de la Guadeloupe, du GIP ECOFOR, du Conseil scientifique ainsi que des représentants des ministères en charge de l'agriculture, du développement durable, de l'enseignement supérieur et de la recherche, des affaires étrangères et de l'Outre-Mer.

■ Les membres du Conseil scientifique

Présidé par Doyle McKey, professeur des Universités (Montpellier II) et membre du Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (UMR CEFÉ), le Conseil scientifique réunit les experts suivants : Daniel Barthélémy (INRA puis CIRAD), Carine Brouat (IRD), Jérôme Chave (CNRS), Christiane Denys (MNHN), Marie Fleury (MNHN), Daniel Gerdeaux (INRA), Sylvie Gourlet-Fleury (CIRAD), Claudie Haxaire (Université de Brest), Philippe Jarne (CNRS), Philippe Léna (IRD), Nelly Ménard (CNRS), Geneviève Michon (IRD), Michel Jégu (IRD), Philippe Normand (Université de Lyon 1), Jean-Pierre Pascal (ex-CNRS) et Jean-Paul Rudant (Université Marne la Vallée).

Pour plus d'informations sur ce programme, rendez-vous sur le site du GIP ECOFOR : <http://www.gip-ecofor.org/>, onglet « Thématiques ».

Introduction

Doyle Mc Key, président du Conseil scientifique

Les recherches effectuées dans le cadre du programme « Écosystèmes Tropicaux » sont géographiquement étendues, touchant toute la région intertropicale, de l'Océanie et l'Australie jusqu'à l'Amazonie. Les projets concernent les régions françaises d'outre-mer ainsi que des pays tropicaux en voie de développement via des collaborations entre chercheurs français et locaux. Cette démarche est en cohérence avec les engagements de la France pris en matière de conservation de la biodiversité à l'échelle nationale et européenne, mais aussi à l'échelle internationale.

Les projets financés par le programme concernent une large gamme de thématiques propres à la gestion des écosystèmes tropicaux, montrant à la fois l'envergure et la complexité des menaces pesant sur la biodiversité tropicale. Pour répondre aux problèmes posés, de multiples approches ont été développées par la communauté de chercheurs. Elles s'articulent à différents niveaux d'organisation biologique, allant des espèces et leurs interactions à la dynamique des communautés écologiques dans la mosaïque de paysages. Dans un contexte environnemental de changements rapides à l'échelle planétaire, les projets outrepassent le cadre strictement écologique pour inclure un pas de temps évolutif. Les modèles d'étude choisis relèvent d'un compromis entre l'intérêt intrinsèque de la compréhension de processus écologiques et leur importance pour la gestion. Les espèces particulières sur lesquelles certains projets se sont focalisés - comme composantes clés dans le fonctionnement des écosystèmes ou comme envahisseurs - s'avèrent être d'excellents modèles pour l'étude de processus écologiques d'importance très générale. Les interactions étudiées, aussi bien au niveau des réseaux d'espèces que des communautés d'espèces ou de la mosaïque d'écosystèmes (large échelle géographique) présentent, elles aussi, un double intérêt pour la gestion, d'une part, et en tant que modèle phare pour la recherche, d'autre part, estompant de fait la distinction artificielle entre recherche fondamentale et appliquée. Les recherches effectuées dans le cadre du programme ont été valorisées par de nombreuses publications dans des revues internationales. Leurs résultats auront donc non seulement des retombées directes pour la gestion des systèmes étudiés, mais contribueront aussi à la diffusion d'approches et de résultats novateurs susceptibles d'être appliqués à la gestion de la biodiversité dans un cadre très large.

Ces projets s'organisent schématiquement selon un gradient allant de l'écologie des populations à celle des écosystèmes et des paysages, en passant par les interactions entre populations et l'écologie des communautés :

■ Écologie des populations d'espèces modèles

Le projet coordonné par Ivan Scotti (UMR ECOFOG) concerne la dynamique de la diversité neutre et adaptative des arbres du genre *Eperua* (Légumineuses : Césalpinioïdées) en Guyane. Si l'étude de la dynamique forestière au niveau interspécifique est relativement bien étudiée, le potentiel d'adaptation relatif à chaque espèce a reçu beaucoup moins d'attention. Cela constitue une lacune importante. Actuellement, nous sommes, en effet, largement démunis pour estimer les réponses physiologiques et évolutives des espèces face aux changements climatiques et aux changements environnementaux accompagnant la fragmentation et la dégradation des forêts tropicales et les changements climatiques. Les résultats de ce projet montrent la diversité surprenante chez *Eperua* d'une famille de gènes impliqués dans le maintien du bilan hydrique chez les plantes. Ce résultat est compatible avec l'hypothèse d'une sélection balancée, où la diversité serait maintenue, soit par des pressions sélectives exercées par les différents milieux, soit par un avantage des individus hétérozygotes. Quoiqu'il en soit, la diversité génétique existant dans la population devrait lui conférer un potentiel considérable d'adaptation face à ces changements.

L'équipe animée par Arnaud Estoup (UMR CBGP) a étudié l'écologie évolutive d'une espèce de fourmi, *Wasmannia auropunctata*, espèce envahissante ayant un très fort impact négatif sur les communautés de fourmis (et autres arthropodes) dans ses multiples aires d'introduction. L'équipe a mis à jour un système de reproduction totalement inattendu - par voie clonale - apparu en réponse à des perturbations anthropiques dans l'aire d'origine de l'espèce. Ce changement fait partie de tout un syndrome de modifications dans la biologie de l'espèce en milieux anthropisés. Ces modifications dans l'aire d'origine « préadaptent » *W. auropunctata* à l'invasion. Il est probable que d'autres espèces invasives montrent une dynamique analogue, dans laquelle des adaptations aux habitats perturbés (adaptations très diverses selon le cas) facilitent ensuite les invasions. L'inclusion de l'échelle évolutive dans l'analyse des invasions devrait faire école dans ce domaine. Les résultats de ce projet montrent, par exemple, l'utilité d'une vigilance continue en manière de quarantaine même après une invasion : des introductions multiples peuvent augmenter le potentiel adaptatif de l'envahisseur, renforçant et pérennisant son impact.

Les invasions biologiques ont aussi été étudiées dans le projet animé par Mathieu Le Corre (Laboratoire ECOMAR, La Réunion) mais concernent cette fois-ci les introductions de mammifères dans des systèmes insulaires de l'océan Indien. Ici, l'emphase ne porte pas sur une espèce en particulier mais sur les interactions multi-spécifiques entre différentes espèces introduites ainsi qu'entre ces envahisseurs et les espèces natives des îles. Les mammifères introduits occasionnent des déséquilibres trophiques importants, avec des conséquences dramatiques pour la faune et la flore endémiques. Cependant, se débarrasser de ces « invités » est un épineux problème de gestion. La première étape consiste à bien comprendre le fonctionnement de ces communautés nouvelles, recomposées, d'espèces endémiques et introduites. Les résultats obtenus dans le cadre de ce projet sont un modèle de précision, fournissant des données sur une diversité de composantes - vertébrés, plantes, insectes - des communautés. Le couplage des données

de terrain avec une approche théorique de modélisation est un atout exceptionnel du projet. Il fournit des outils pour le suivi et débouche sur des recommandations concrètes externes de mesures de contrôle.

■ Interactions entre espèces

L'équipe de Nelly Menard (UMR ECOBIO) a étudié les interactions entre un grand primate, le gorille, et le virus Ebola. Elle met en exergue le rôle potentiel des interactions indirectes entre gorilles et chauves-souris frugivores, réservoirs supposés d'Ebola. Ces interactions s'effectueraient à la faveur de rencontres entre ces deux mammifères autour d'arbres fruitiers partagés comme ressources alimentaires. L'équipe a analysé l'impact démographique de l'épizootie d'Ebola sur les gorilles dans la région d'étude. Il est fort, de longue durée et hétérogène dans l'espace. Un résultat très important est que, malgré une diminution importante de la taille efficace de la population de gorilles, les effets qu'on pourrait craindre sur la diversité génétique n'ont pas été observés. La faible perte de diversité génétique suite aux chutes démographiques ainsi que l'hétérogénéité spatiale du milieu forestier, peuvent être des sources de résilience des populations de gorilles face au virus. La formation, dans le cadre du projet, d'une équipe de pisteurs rodés au suivi des populations est un acquis important permettant d'envisager de vraies perspectives de conservation à long terme pour cette espèce patrimoniale.

L'équipe de Finn Kjellberg (UMR CEFÉ), à Madagascar, a étudié, en lien avec les sociétés humaines, les interactions au sein d'un mutualisme « clé de voûte » liant les figuiers, leurs pollinisateurs et les vertébrés frugivores qui disséminent leurs graines. Dans une démarche associant les sciences naturelles et les sciences sociales, l'équipe a démontré l'importance sociale et culturelle des figuiers, dont la valorisation tend à favoriser leur maintien dans les aires défrichées. Attirant lors de la fructification une grande diversité d'oiseaux et de mammifères frugivores - qui déposeront les graines de multiples espèces zoochores sous les figuiers -, ces arbres peuvent agir comme agents de nucléation, favorisant ainsi la restauration rapide d'une couverture végétale diversifiée dans des zones dégradées et conduisant à l'établissement de corridors entre aires protégées. La publication d'un guide d'identification des figuiers malgaches est un acquis important.

Le projet coordonné par Jean-François Silvain et Stéphane Dupas (UR LEGS) concerne une composante « orpheline » de la biodiversité tropicale, à savoir celle des parents sauvages de plantes domestiquées. Peu étudiées sous l'angle de la biologie de la conservation, ces plantes bénéficient néanmoins d'un intérêt croissant. En ce sens, elles ont notamment fait l'objet d'une attention particulière à l'occasion de la 10^{ème} conférence des parties de la convention sur la diversité biologique, à Nagoya (Japon). Ressources génétiques de premier plan pour l'amélioration des plantes domestiquées (par exemple, pour faciliter leur adaptation aux changements climatiques), les parents sauvages de ces dernières, présents dans l'aire d'origine des cultures associées, doivent faire face à des menaces très complexes. Outre les risques de destruction et de dégradation des habitats qui pèsent sur elles, ces plantes se trouvent menacées d'extinction. En cause ? Les flux de gènes en provenance d'individus domestiques apparentés (hybridation) et

le flux de ravageurs de ces plantes. Déjà fragilisées, ces populations sauvages peuvent être attaquées lors d'événements de pullulations des ravageurs des cultures. Au contact des cultures, les parents sauvages peuvent, à l'inverse, être eux-mêmes à l'origine de l'émergence de nouveaux ravageurs. Toutes ces interactions directes et indirectes montrent la nécessité d'assurer une gestion intégrée des compartiments sauvages et domestiqués. C'est dans cette optique que s'est construit ce projet, focalisé sur des insectes ravageurs de pommes de terre dans la région nord-andine. Les pressions croissantes pour étendre la culture des pommes de terre dans les habitats des parents sauvages situés à haute altitude augmentent les risques de transfert de ravageurs dans un sens et/ou dans l'autre. Si ces risques de transfert s'avèrent assez faibles concernant les Lépidoptères de la famille des Gelechiidae, groupe de ravageurs majoritairement étudié par cette équipe, il n'en est pas de même pour d'autres groupes - les Thysanoptères et des Coléoptères Chrysomelidae – chez qui ces risques sont élevés.

Les recherches animées par Gilles Béna et Yves Prin (UMR LSTM) visaient à comparer le niveau de diversité des souches bactériennes symbiotiques (groupées sous l'appellation 'rhizobia') associées à la légumineuse *Acacia mangium* dans son aire d'origine (Australie) et dans ses aires d'introduction et à comparer, sur vingt ans, l'évolution de ces associations. Ce projet s'inscrit dans les préoccupations actuelles liées à l'introduction d'espèces pour l'agroforesterie (pour la production du bois notamment). On sait aujourd'hui que la survie et l'établissement durable des pins introduits en milieu tropical nécessitent l'introduction simultanée de champignons ectomycorhiziens spécifiques. Mais qu'en est-il des légumineuses utilisées en agroforesterie et associées à des bactéries symbiotiques fixatrices d'azote ? À l'introduction, les plants de *A. mangium* ont été inoculés avec des souches australiennes de rhizobia soi-disant co-adaptées. Or, l'étude révèle un non-maintien des souches inoculums dans les aires d'introduction, même après des périodes très courtes. Il n'est pas exclu que l'inoculation puisse favoriser la survie des plants lors du transfert de la pépinière au champ mais très rapidement, les souches introduites sont remplacées par des souches natives de la région d'introduction. Ce résultat surprenant est à prendre en compte dans les décisions de gestion. Il conduit aussi à s'interroger sur le rôle de la co-évolution dans la performance des mutualismes fixateurs d'azote et sur la compétition entre souches de rhizobia.

■ Écologie des communautés

Le projet coordonné par Patrice David (UMR CEFÉ) avait pour objectif de documenter l'influence des processus stochastiques (dérive, extinction-colonisation) et déterministes (sélection naturelle, compétition) sur l'organisation des communautés de mollusques d'eau douce aux Antilles françaises. Sur la base d'un échantillonnage pluriannuel en Martinique et en Guadeloupe, les approches développées (écologiques, moléculaires et expérimentales) visaient à évaluer les relations entre la diversité des traits d'histoire de vie, la dynamique démographique et les caractéristiques écologiques des habitats. Ce projet, qui combine de façon exemplaire des données solides de terrain avec des résultats expérimentaux et de modélisation, montre clairement que la diversité génétique est affectée à la fois par des phénomènes à long terme (invasions biologiques) et des

phénomènes à court terme (dynamique d'assèchement). Dans chaque cas, la réponse des espèces autofécondantes diffère de celle des allofécondantes, ces dernières s'avèrent plus stables dans le temps en termes de diversité génétique. Un résultat majeur issu de ce projet concerne le syndrome d'invasion, avec la mise en évidence d'une forte diversité génétique dans les populations invasives de l'espèce *Melanoides tuberculata* (à l'origine d'une forte pression de sélection sur les espèces natives). Les résultats de ce projet sont susceptibles d'aider à définir des stratégies de conservation de la malacofaune d'eau douce aux Antilles, et des stratégies de veille sanitaire (concernant la douve du foie, par exemple). Dans un cadre plus large, ce projet est novateur dans le domaine de l'écologie des communautés et ses résultats trouveront de nombreuses applications générales.

Toujours dans le cadre des écosystèmes aquatiques continentaux, Xavier Lazzaro (UMR BOREA) s'est intéressé au fonctionnement trophique des lacs tropicaux peu profonds, en particulier aux mécanismes contrôlant l'eutrophisation de ces écosystèmes. Associée au développement d'efflorescences phytoplanctoniques indésirables dans les plans d'eau destinés à la production d'eau potable, l'eutrophisation est un problème économique et de santé publique. Les résultats montrent qu'en condition de limitation par l'azote et de prédominance du petit zooplancton herbivore dans les lacs tropicaux eutrophisés, les poissons, qu'ils soient zooplanctonophages, omnivores ou herbivores, n'arrivent pas à réguler les explosions transitoires d'efflorescences à cyanobactéries, suggérant l'incapacité de ces écosystèmes à se maintenir dans un état trophique approprié à la production d'eau potable, si les impacts anthropiques ne sont pas extrêmement réduits. Cette incapacité s'explique par la faiblesse de cascades trophiques engendrées par les poissons filtreurs omnivores dans les lacs tropicaux, comparé aux lacs tempérés. L'équipe insiste sur l'intérêt de recourir à l'ingénierie écologique dans la gestion des lacs tropicaux pour la production d'eau potable et sur la nécessité d'approfondir les conditions de transfert de ces techniques (biomanipulations des communautés de poissons), plus avancées en milieu tempéré.

Le projet coordonné par Raphaël Pelissier (Institut Français de Pondichéry) avait pour objectif de développer des liens conceptuels et méthodologiques entre la théorie neutraliste de la biodiversité et les analyses phytoécologiques de terrain. Ses résultats devaient ensuite servir à développer des méthodes appropriées pour mesurer, à l'instar des communautés forestières des Ghâts Occidentaux, l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité. Il s'est rapidement avéré qu'un travail théorique considérable en amont était nécessaire. Ce projet a conduit à plusieurs avancées conceptuelles et méthodologiques, plaçant l'équipe au premier plan dans ce domaine, au niveau international. Les retombées pour la gestion sont attendues à moyen terme.

■ Écologie des écosystèmes et des paysages

Laurent Granjon (UMR CBGP) et Philippe Birnbaum (UMR AMAP) ont coordonné une étude sur les caractéristiques des forêts humides du sud du Mali (forêts de failles et forêts galeries) en considérant à la fois la diversité faunistique et floristique de la zone d'étude soudano-guinéenne. L'équipe a caractérisé les affinités biogéographiques

de groupes cibles, étudié les liens entre ces forêts fragmentées et les forêts continues situées plus au sud et précisé l'influence, la place de l'homme au sein de ces milieux. Objectif ? Comprendre ce qui conditionne la pérennité de ces îlots forestiers. Les résultats indiquent une faible connectivité de ces sites (îlots forestiers), tant sur la base des analyses de composition des communautés que des analyses génétiques de trois modèles étudiés (arbre *Carapa*, rongeur *Praomys*, chauve-souris *Hipposideros*). Ce projet est marqué par le dynamisme de l'équipe, en termes de transfert. Un film a été réalisé et des projections-débats ont eu lieu dans les villages. Une journée de formation botanique a été conduite et l'équipe a contribué à un ouvrage de vulgarisation sur les rongeurs, paru en 2009, et distribué largement depuis dans la sous-région. De plus, les connaissances sur l'espèce *Carapa* et sur les écosystèmes dont elle dépend, en liaison avec les savoirs locaux sur l'usage du *Carapa*, permettent de promouvoir un potentiel économique basé sur l'exploitation durable de l'huile de Kobi dans le cadre de la culture biologique du coton. Cette action est menée en collaboration avec deux ONG.

Le projet coordonné par Cécile Richard-Hansen (ONCFS) visait à développer les outils nécessaires aux gestionnaires pour caractériser et spatialiser les grands habitats forestiers du massif guyanais. Pour étudier la répartition des habitats à l'échelle de la Guyane, l'équipe s'est attelée à mettre au point une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage, basée sur une analyse géomorphologique. Ce projet, qui combine la télédétection, l'interprétation des images et un important travail de terrain pour valider les résultats, a abouti à l'élaboration d'une cartographie des habitats considérablement plus précise et performante que les classifications existantes. Les résultats montrent, par exemple, que l'on peut associer certains types de paysage à des types de peuplements présentant des structures et des compositions floristiques particulières (davantage de Vochysiacees dans les zones de montagne, forte densité de Caesalpiniacees et de Burséracées sur les plateaux surbaissés, davantage de Lécythidacées sur les plateaux élevés incisés, forte densité de Caesalpiniacees dans les zones basses littorales et intérieures...). De telles données sont précieuses pour comprendre ensuite l'écologie des animaux dépendant des ressources fournies par ces différentes espèces végétales. Il n'est donc pas surprenant que les résultats du projet, même s'ils sont encore à un stade préliminaire d'analyse et d'exploitation, aient déjà trouvé un écho chez les gestionnaires.

Les mangroves sont parmi les écosystèmes tropicaux assurant des services écosystémiques importants mais très menacés par l'impact humain croissant. Le projet développé par Marc Robin (UMR Géolittomer) à Madagascar visait à cartographier l'évolution de la mangrove sur 250 km de littoral malgache (ce qui représente une partie significative des mangroves de la région) et à l'associer à une connaissance des usages et des pratiques. Mieux appréhender les interactions entre nature et société au sein des mangroves et proposer, au final, une gestion qui permette le maintien de la ressource : tels étaient les objectifs majeurs que s'était assignée l'équipe. Le projet a fourni une grande quantité de données, tant à partir des questionnaires (pratiques, perceptions, représentations...) que des inventaires (essences forestières) ou de la télédétection. Le projet a permis de faire émerger des situations de tension et de conflit et d'identifier

les valeurs portées par les différents acteurs, ainsi que leurs attentes. Un séminaire de restitution impliquant de nombreux acteurs locaux a servi d'élément de recherche et a permis le transfert d'information. Sans aboutir à un plan de gestion, le projet a jeté les bases d'une gestion participative. Les données accumulées et la dynamique engendrée devraient pouvoir contribuer utilement à éclairer les décideurs et à mettre en place des plans de gestion territoriaux.

Conclusion

La conservation de la biodiversité tropicale, la gestion raisonnée des ressources qu'elle fournit aux populations locales et le maintien des services pour l'environnement à échelle mondiale sont trois composantes clés à la base de toute stratégie de développement durable. Hélas, cette biodiversité, ces ressources et ces services sont aujourd'hui menacés par des changements écologiques majeurs. Cette année internationale de la biodiversité 2010 aura cependant permis de mobiliser l'attention de la communauté internationale sur la richesse et la fragilité des écosystèmes. Très récemment, la 10^{ème} conférence des parties de la convention pour la biodiversité à Nagoya s'est conclue par l'adoption, entre autres, d'un plan de mobilisation des ressources internationales pour la biodiversité et d'une stratégie ambitieuse d'actions pour la période 2011 - 2020 pour enrayer la dégradation des écosystèmes de la planète. Dans ce contexte, la France s'est engagée à renforcer les flux financiers français contribuant à la biodiversité globale.

Pour conserver et pour valoriser la biodiversité, il faut bien la comprendre. Les résultats présentés dans ce recueil montrent que les écosystèmes tropicaux nous réservent encore des surprises de taille. La recherche appliquée à leur gestion doit continuer à bénéficier d'une approche liant les retombées économiques et environnementales à l'avancement de notre compréhension fondamentale de la biodiversité tropicale. Les programmes interdisciplinaires tels que ceux de l'Institut écologie et environnement du CNRS (« Amazonie » ; « Ingénierie Écologique ») et du ministère en charge du développement durable tel « Écosystèmes Tropicaux » s'annoncent comme de véritables viviers d'innovations. Dans un contexte français où le financement des projets de recherche passe de manière quasi systématique par l'Agence nationale de la recherche, ce type de projets, dont les financements sont relativement modestes, jouent la carte de l'originalité. C'est en partie grâce aux initiatives récentes du gouvernement qu'un nombre croissant de jeunes chercheurs et enseignants-chercheurs dynamiques se dirigent aujourd'hui vers l'écologie tropicale. Ces personnes travaillent dans les stations et les unités mixtes de recherche en Guyane et ailleurs, rejoignent les universités à la Réunion et aux Antilles, travaillent sur le terrain dans des pays africains. Au cours de leur carrière, d'autres chercheurs plus expérimentés répondent aux mesures incitatives du gouvernement et développent ainsi de nouveaux axes de recherche en écologie tropicale. Ces projets jouent un rôle capital dans la structuration de la recherche autour de thèmes porteurs, dans un registre à la fois fondamental et appliqué à la gestion de la biodiversité. Nous espérons que cette volonté politique assurera la pérennisation, sous une forme ou une autre, de ce programme de recherche pour la compréhension et la gestion des écosystèmes tropicaux.

DES POPULATIONS...

- 23 ■ Dynamique de la diversité neutre et adaptative au niveau de la communauté : étude du genre *Eperua* en Guyane française.
Ivan SCOTTI, INRA.
- 33 ■ Écologie et génétique évolutive d'une fourmi envahissante, *Wasmannia auropunctata*.
Arnaud ESTOUP, INRA.
- 47 ■ Interactions trophiques multispécifiques dans les écosystèmes insulaires tropicaux : applications pour la réhabilitation des îles tropicales françaises de l'ouest de l'océan Indien.
Matthieu LE CORRE, Université de la Réunion.
- 69 ■ Impacts des variations géographiques et temporelles sur le fonctionnement des communautés symbiotiques associées à *Acacia mangium* : diversité en zone d'origine, évolution et adaptation en zone d'introduction.
Gilles BENA, IRD et **Yves PRIN**, CIRAD.
- 81 ■ Corridors de végétation et conservation d'un groupe clé de voûte de la biodiversité au centre d'un réseau d'interactions : le cas des *Ficus* et des communautés associées.
Finn KJELLBERG, CNRS.
- 93 ■ Les gorilles : un maillon dans le cycle du virus Ebola en forêt tropicale. Du réservoir à l'homme, mécanismes et conséquences de la maladie.
Nelly MENARD, Université de Rennes.
- 107 ■ Risques entomologiques associés à l'extension de la monoculture de pomme de terre en zone nord-andine.
Stéphane DUPAS, IRD et **Jean-François SILVAIN**, IRD.

...AUX ÉCOSYSTÈMES ET PAYSAGES

- 119 ■ Dynamique temporelle des métacommunautés de mollusques des eaux douces aux Antilles françaises : une rencontre entre génétique des populations et écologie des communautés.
Patrice DAVID.
- 133 ■ Eutrophisation, cyanobactéries et biomanipulations : approches expérimentales en lacs tropicaux peu profonds.
Xavier LAZZARO, IRD.
- 149 ■ Organisation spatiale de la diversité des arbres en forêts tropicales aux échelles régionales : enjeux méthodologiques et application dans les Ghâts occidentaux de l'Inde.
Raphaël PELISSIER, IRD.
- 165 ■ Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali : deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne.
Philippe BIRNBAUM, CIRAD et **Laurent GRANJON**, IRD.
- 179 ■ Biodiversité et paysages en forêt guyanaise : développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers.
Cécile RICHARD-HANSEN, ONCFS.
- 191 ■ Perceptions, pratiques, gestions traditionnelles et modernes d'un écosystème forestier tropical : les mangroves du nord-ouest de Madagascar - mise en place d'une méthode d'optimisation des plans de gestion.
Marc ROBIN, Université de Nantes - CNRS.

Dynamique de la diversité neutre et adaptative au niveau de la communauté : étude du genre *Eperua* en Guyane française

Responsable scientifique

Ivan SCOTTI, INRA

Ecologie des forêts de Guyane - ECOFOG, UMR, Campus Agronomique,
BP 316 - 97 379 Kourou Cédex

Mél. : ivan.scotti@ecofog.gf

Autres participants

ECOFOG, UMR, Kourou, Guyane française : Damien Bonal (INRA), Lilian Blanc (CIRAD).

Mots-clés

Eperua, adaptation, diversité génétique, génétique quantitative, démographie, écophysiologie, stress hydrique, stress anoxique, gènes candidats

Objectifs des recherches

La question de l'adaptation des arbres forestiers tropicaux à leur milieu et de leur potentiel d'adaptation aux modifications de l'environnement n'a pas encore reçu l'attention qu'elle mérite de la part de la communauté des chercheurs et des gestionnaires. Si les informations et les recherches liées à la dynamique forestière tropicale sont relativement nombreuses et parfois étayées par des données tirées de la caractérisation génétique des populations, les études de la base génétique des adaptations au milieu (c'est-à-dire l'ensemble des gènes qui déterminent l'adaptation) sont en revanche éparpillées. Dans le cadre de ce projet, nous avons cherché à analyser la relation entre diversité génétique et adaptation au milieu à travers deux approches complémentaires : la première est « centrée sur le peuplement » et vise à caractériser la base génétique des propriétés fonctionnelles de populations implantées sur des milieux contrastés ; la seconde, « centrée sur le gène », vise à déterminer dans quelle mesure les gradients environnementaux exercent une pression de sélection naturelle sur des gènes connus pour leur implication dans l'adaptation au milieu. Ce programme repose donc sur une combinaison de méthodes propres à la génétique quantitative et à la génétique moléculaire des populations ; l'objectif est de quantifier la diversification génétique entre peuplements qui se différencient en fonction des contraintes écologiques subies. L'hypothèse à tester

est la suivante : les processus démographiques (pollinisation, reproduction, dissémination, survie) interagissent avec la sélection naturelle en produisant des patrons de distribution de la diversité génétique adaptative. Cette variabilité génétique, exprimée au niveau des caractères quantitatifs et des séquences géniques, résulte ainsi selon notre hypothèse d'un équilibre entre diffusion (flux de gènes) et tri environnemental (sélection naturelle). Nous supposons ici que ces patrons pourraient de plus être observés à plusieurs échelles géographiques allant du peuplement jusqu'à l'aire de répartition. Si cette hypothèse est vérifiée, ce mécanisme d'interaction entre démographie et sélection pourrait représenter l'une des bases du maintien de la diversité de la forêt tropicale. La compréhension de ces phénomènes et la mise en évidence des facteurs génétiques à la base de l'adaptation et du potentiel adaptatif des espèces peuvent contribuer à la gestion forestière, permettant de suivre l'impact des changements climatiques et des actions de gestion sur la structure génétique des peuplements.

I. Présentation des travaux

Introduction

Trois composantes jouent un rôle déterminant dans l'évaluation du potentiel adaptatif des peuplements forestiers tropicaux, un facteur contribuant fortement à la pérennité des ressources biologiques : la première est la *plasticité* des organismes (c'est-à-dire leur capacité à ajuster leur caractéristiques morpho-fonctionnelles en réponse à la variabilité du milieu, dans l'espace et dans le temps), la seconde, la *dynamique* des peuplements (leur capacité à occuper l'espace disponible par colonisation) et enfin leur *adaptabilité* (la capacité des peuplements à réagir aux changements du milieu dans l'espace et dans le temps à l'échelle évolutive). Les trois domaines de l'écophysiologie, de la démographie et de la génétique cherchent à évaluer l'importance de chacun de ces phénomènes dans le maintien de la diversité biologique forestière. Il est fondamental de ne pas sous-estimer l'importance des liens entre ces trois disciplines, que l'on peut résumer de la façon suivante : si les phénomènes d'interaction des individus avec le milieu relèvent de l'écophysiologie, sur le long terme, ce sont les processus génétiques qui déterminent ces propriétés physiologiques, selon des processus dont la dynamique est dictée par la démographie.

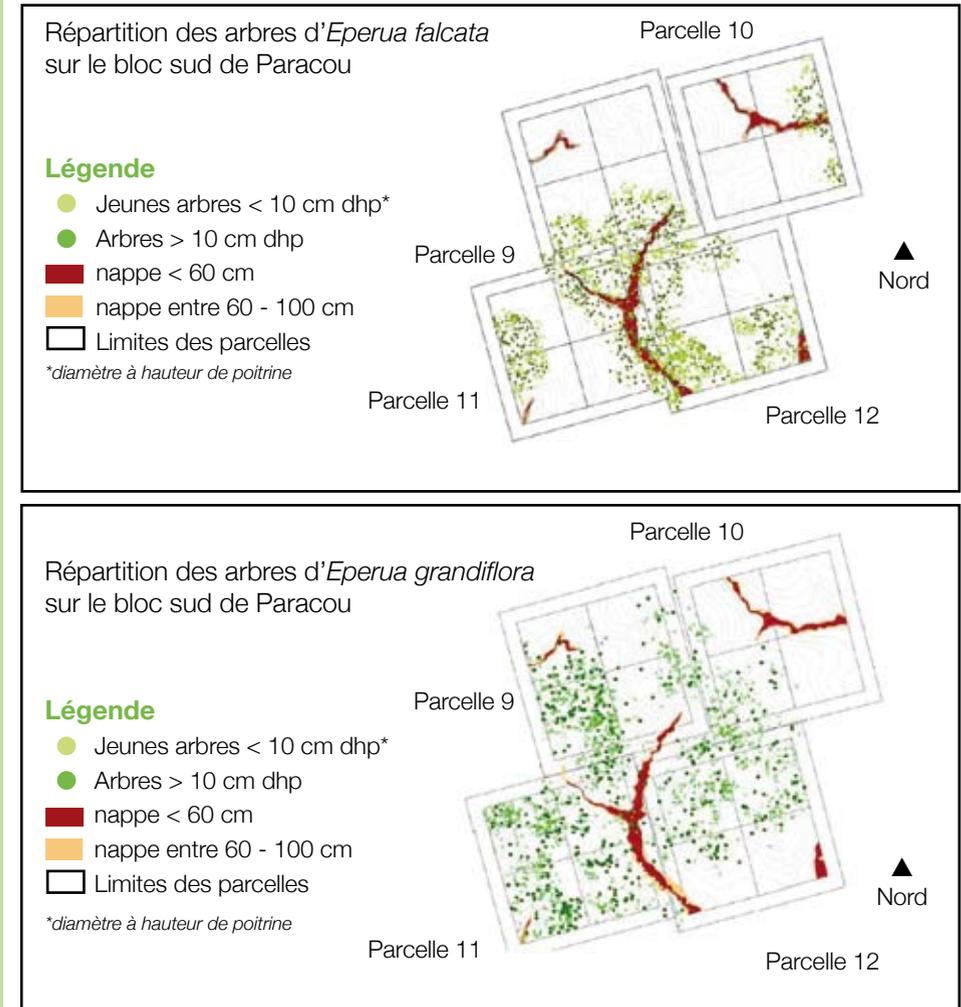
Nous avons donc décidé de réunir des actions de recherche relevant des trois disciplines, afin d'esquisser un modèle des liens entre les trois types de processus.

Matériel et méthodes

■ Zone d'étude et échantillonnage

La zone d'étude s'étend sur les sites de Paracou (5°15'N, 52°55'W) et des Nouragues (4°05' N, 52°41'W) sur 2 parcelles de 6 hectares. Sur ces deux sites aux conditions édaphiques contrastées, tous les arbres adultes de deux espèces proches (fig. 1) ont été échantillonnés : *Eperua Falcata* et *Eperua grandiflora* (Fabacées).

Figure 1 : Distribution des deux espèces d'*Eperua* sur le bloc sud du site de Paracou. Les deux espèces montrent des préférences édaphiques différentes, mais partiellement superposées.



Leur mode de dissémination barochore (par gravité) induit une dispersion limitée à quelques dizaines de mètres des deux espèces. Mais la pollinisation majoritaire par des chauves-souris couvre de plus grandes distances. L'échantillonnage de matériel biologique a été effectué en prélevant du tronc un disque de cambium d'un diamètre de 20 mm, ce qui permet d'obtenir une quantité suffisante d'ADN par arbre et d'échantillonner tous les arbres en contournant la nécessité d'atteindre les feuilles.

■ Génétique moléculaire

A partir des échantillons prélevés, des analyses moléculaires (séquençage de gènes) ont été menées afin d'estimer la variabilité génétique d'un sous-ensemble significatif de l'aire de répartition. *Eperua falcata* étant présente sur l'ensemble des plateaux de Guyane, l'étude s'étend sur l'ensemble du territoire guyanais ; ces analyses reposent sur l'isolement des gènes d'aquaporines - une famille de gènes très bien caractérisée chez des espèces modèles et connue pour être impliquée dans la gestion du bilan hydrique des plantes - et de gènes tirés aléatoirement d'une librairie de gènes exprimés chez les plantules ayant fait l'objet d'une publication scientifique dans une revue à comité de lecture (Audigeos *et al.*, 2010, *BMC Evolutionary Biology*), d'une thèse (Delphine Audigeos, thèse soutenue le 1^{er} octobre 2010 à l'Université des Antilles et de la Guyane) et d'un rapport de stage de Master. Ces gènes ont ensuite été séquencés pour plus de 700 arbres d'*E. falcata* et pour plus de 200 arbres d'*E. grandiflora*, ce qui représente le plus grand jeu de données de séquence existant pour un arbre tropical non soumis à des activités d'agroforesterie. Les données ainsi obtenues ont été analysées afin d'identifier (a) les portions de gène soumises à sélection naturelle, (b) les gènes/portions de gène qui montreraient une différence entre des populations soumises à des contraintes environnementales contrastées, et (c) éventuellement les variantes génétiques mieux adaptées à chaque milieu.

■ Génétique quantitative

Les analyses de génétique quantitative ont été menées sur un total de plus de 1 800 plantules cultivées en milieu semi-contrôlé (en serre). Ces plantules sont issues de 18 arbres-mères d'*E. falcata* et 12 arbres-mères d'*E. grandiflora*, choisis de façon équilibrée sur des milieux contrastés dans le site de Paracou sur une parcelle de 9 hectares. Les conditions édaphiques, et tout particulièrement de teneur en eau de cette parcelle, ont été caractérisées finement.

L'analyse des familles génétiques maternelles en milieu contrôlé commun permet d'estimer la composante génétique de la variabilité des caractères, y compris le rôle joué par la différenciation génétique entre sous-peuplements repartis selon un gradient édaphique contrasté. De plus, pour estimer la plasticité phénotypique et l'intensité de l'interaction génotype x environnement, chaque famille a été répartie en trois groupes de plantules, dont chacun a été soumis à une condition différente (en condition normale, de sécheresse et d'engorgement). Ces expériences se sont terminées en avril 2010 et l'analyse des données obtenues fait l'objet d'une nouvelle thèse de doctorat (Louise Brousseau, Université de Nancy - Henri Poincaré/INRA) démarrée le 1^{er} octobre 2010.

Résultats

■ Isolement des gènes et analyse de la pression de sélection

Respectivement trois gènes et un gène de la famille des aquaporines, impliqués dans le maintien du bilan hydrique chez les plantes, ont été isolés pour *E. falcata* et *E. grandiflora*. Les séquences de ces gènes ont montré un degré élevé de polymorphisme, ce qui en fait potentiellement des bons marqueurs génétiques. L'évaluation de la pression de sélection exercée sur les gènes d'aquaporine est obtenue par le biais de méthodes statistiques basées sur l'analyse de la distribution du polymorphisme des séquences des gènes entre individus. Elle montre que ces gènes sont potentiellement soumis à une

sélection balancée, c'est-à-dire que plusieurs variantes génétiques (« allèles ») sont maintenues par la sélection dans les peuplements, sur l'ensemble de la Guyane. Deux explications principales à ce résultat : soit les différents allèles sont favorisés par des milieux différents, de sorte que chaque allèle correspond à un « optimum » écologique, soit les individus hétérozygotes (qui portent donc deux allèles différents) sont avantagés en général. Toutefois, un excès d'hétérozygotes n'a pas été observé, ce qui nous incite à écarter la seconde hypothèse. Les analyses des différences génétiques entre sous-peuplements soumis à des conditions édaphiques divergentes permettent d'approfondir la première hypothèse (voir plus bas).

En parallèle à l'isolement ciblé de gènes de la famille des aquaporines, une collection (« librairie ») de gènes exprimés a été produite, et dix gènes ont été choisis au hasard comme référence à laquelle comparer les résultats de diversité des aquaporines. Ces gènes ont également montré un degré élevé de polymorphisme et peuvent être utilisés comme marqueurs génétiques.

■ Analyse de la différenciation entre sous-peuplements et structure démographique des peuplements

Les gènes obtenus précédemment (phase 1) ont été utilisés pour détecter des différences entre sous-peuplements occupant des milieux contrastés à l'échelle de la parcelle. Ces analyses ont mis en évidence, au moins pour deux gènes chez *E. falcata*, une différenciation entre peuplement de plateau et peuplement de bas-fond. Des allèles différents sont sur-représentés dans ces deux milieux, indiquant que la sélection agit en faveur d'une différenciation génétique entre les sous-peuplements, malgré le possible effet homogénéisateur de la dissémination des graines. Par ailleurs, la limitation de la distance de dispersion des graines et du pollen de ces deux espèces ne suffit pas à expliquer la différenciation entre populations : en effet, si la similarité génétique entre individus décroît avec la distance - comme attendu pour des espèces à dispersion limitée -, elle décroît cependant beaucoup plus rapidement dans la direction du gradient écologique que dans la direction perpendiculaire au gradient. Ce résultat suggère donc que les conditions édaphiques des milieux renforcent la différenciation causée par la distance physique, et que le tri sélectif opéré par l'environnement est une force importante dans la détermination de la distribution de la diversité génétique.

■ Analyse de la diversité génétique des caractères quantitatifs

L'analyse des caractères quantitatifs (mesures de croissance, de caractères liés à la photosynthèse, de composition chimique et de discrimination isotopique du carbone) reflète les résultats obtenus sur les données de séquence des gènes : en plus des différences attendues entre espèces, nous avons mis en évidence des différences significatives entre familles maternelles pour la plupart des caractères, et surtout des différences significatives entre familles génétiques dérivées d'arbres-mères implantés dans des milieux contrastés. Parmi les résultats les plus marquants, on peut rappeler la différence de taux de croissance, plus forte pour les plantules de bas-fond que pour celles de plateau, à parité de milieu et après avoir pris en compte les possibles effets d'origine maternelle (taille de la graine, statut de l'arbre-mère). Ce résultat indique donc qu'une partie importante de la diversité des caractères a une origine génétique, c'est-à-dire que

les différences entre individus sont hérissables ; ces différences hérissables entre sous-populations issues de milieux variés indiquent de plus que la sélection naturelle entraîne une différenciation des caractéristiques biologiques, probablement causée par l'adaptation à des conditions écologiques contrastées.

Discussion

L'isolement de marqueurs basés sur le séquençage de gènes a montré que les deux espèces-cibles ont une forte diversité génétique moléculaire, et peuvent donc être aisément analysées du point de vue de la diversité des gènes ; en revanche, l'activité d'isolement de marqueurs microsatellites - initialement prévue et non décrite ici - n'a pas permis d'identifier des marqueurs avec un niveau de diversité satisfaisant. Les résultats, à la fois sur la diversité moléculaire et sur la diversité des caractères quantitatifs, montrent que la différenciation entre peuplements, probablement causée par les différences de milieu, a une grande importance dans la détermination des niveaux de diversité biologique. Ce mécanisme pourrait constituer l'un des facteurs fondamentaux du maintien de la diversité forestière tropicale. En revanche, les résultats portant sur les caractères quantitatifs et sur les gènes sont pour l'instant à juxtaposer sans formuler d'hypothèses de relations de cause à effet entre les gènes et les caractères : il n'y a en effet aucune raison de penser que les gènes étudiés soient directement impliqués dans la détermination des caractères. En revanche, la mise en évidence du même patron de différenciation dans deux jeux de données si différents laisse entendre que la différenciation génétique par sélection est un phénomène important à l'échelle du peuplement, et ce malgré la tendance des flux des gènes à homogénéiser la composition génétique des populations.

Conclusions - Perspectives

Les résultats de ce premier programme de recherche sur les liens entre diversité génétique et adaptation chez une espèce forestière tropicale sont très prometteurs ; les liens entre environnement et constitution génétique apparaissent de façon plutôt claire et permettent d'envisager des études plus poussées pour identifier explicitement les bases génétiques de l'adaptation.

II. Acquis en termes de transfert

Les conclusions que l'on peut d'ores et déjà tirer de ce programme sont multiples et peuvent fournir quelques indications pratiques de gestion et de programmation. Néanmoins, il faudra attendre l'analyse approfondie des données (en cours) pour mettre en œuvre de véritables outils de gestion.

■ Patrimoine génétique et adaptation locale

La base génétique de beaucoup de caractères physiologiques et de croissance semble forte, du moins au stade de la plantule et en milieu contrôlé. Ces résultats nécessitent

une confirmation en pleine forêt et à l'âge adulte, mais nous pouvons déjà affirmer que, plus qu'une adaptation locale des peuplements à leur habitat, il existe une véritable adaptation des sous-peuplements aux variations microgéographiques du milieu. Ainsi, des arbres écartés de quelques dizaines de mètres n'auront pas la même constitution génétique s'ils ne partagent pas le même milieu. Ce facteur est à prendre en compte en termes de gestion : en effet, en empêchant les arbres d'un milieu donné de se reproduire, on peut supposer que les arbres voisins, adaptés à un milieu différent, ne seront pas tout à fait capables de combler le vide, car leurs graines ne seront pas adaptées au milieu laissé libre. Il faut donc voir le peuplement comme une mosaïque de milieux et de génotypes associés, et ce, malgré le flux de gènes qui a tendance à les mélanger. Voyons quelques indications pratiques et conséquences possibles de cette situation.

■ Changements d'usage de terre et survie des peuplements

Le changement d'usage des terres s'accompagne inévitablement de travaux d'aménagement qui peuvent changer la circulation de l'eau dans le sol. Localement, une modification rapide des conditions édaphiques peut alors amener des peuplements adaptés localement à dépérir puis disparaître. Compte-tenu de la dispersion très limitée des graines de ces espèces, il est possible que le remplacement des peuplements par d'autres mieux adaptés à la nouvelle situation ne se fasse pas assez rapidement ; la disparition des pollinisateurs aggraverait cette situation en limitant la migration longue distance de gènes aux variantes génétiques les mieux adaptées. Si le résultat obtenu pour *Eperua* peut être généralisé à d'autres espèces capables de s'adapter à plusieurs milieux, il faut alors s'attendre à la persistance des espèces plus mobiles et à la disparition, sur le court terme, des moins mobiles.

■ Changement climatique et survie des peuplements

De la même façon, si le changement climatique entraîne des modifications des conditions édaphiques, il faut s'attendre à ce que les sous-peuplements adaptés très localement ne puissent pas palier le changement des conditions écologiques sans l'importation de gènes adaptés à la nouvelle donne environnementale. En particulier, si les changements n'entraînent pas tout simplement un glissement des gradients, mais plutôt une situation nouvelle avec une nouvelle combinaison de facteurs, il est possible que le matériel génétique adapté aux changements ne soit tout simplement pas disponible, et que l'espèce disparaisse localement.

■ Transplantations

Les pratiques sylvicoles classiques ne sont pas à l'ordre du jour en Guyane et il n'est pas envisageable de penser à des pratiques telles que la plantation, surtout pour ces espèces encore peu exploitées. Toutefois, cette situation pourrait évoluer compte-tenu des transitions démographiques que connaîtra bientôt le plateau guyanais (avec un doublement attendu de la population humaine en une génération) et de la possibilité de recourir à l'agroforesterie dans le cadre de l'aménagement raisonné du territoire. Dans ce contexte, nos résultats prônent un choix attentif de l'origine des graines à utiliser dans chaque milieu. Le bon choix ne semble pas être celui de la « provenance locale » ou du simple mélange de provenances, mais plutôt celui de la plantation de graines qui corres-

pondent le mieux au milieu de destination ; les derniers résultats attendus de ce projet à l'échelle régionale et les expériences de transplantation réciproque prévues pour la suite nous dirons si cette adaptation au milieu se limite à une composante environnementale ou s'il existe également une différenciation génétique à l'échelle régionale, possiblement causée par l'adaptation à des gradients écologiques de plus grande échelle. Les premiers résultats concernant la différenciation des peuplements à l'échelle régionale - les gènes analysés sont les mêmes que ceux des parcelles (aquaporines et gènes tirés aléatoirement) -, montrent que seuls les gènes d'aquaporine permettent d'identifier des populations différenciées. Globalement, la diversité génétique à l'échelle régionale semble forte, mais peu structurée en sous-groupes.

■ Banques génétiques, séquences, marqueurs génétiques

Ce programme a produit des résultats importants concernant la caractérisation génétique des espèces cibles. Dix gènes ont été caractérisés finement du point de vue de la diversité des séquences, et 4 000 clones de gènes d'*E. falcata* sont stockés dans notre laboratoire. Ces ressources génétiques représentent une base pour la recherche d'autres séquences d'intérêt écologique ou industriel (bien que nous ayons déjà programmé un effort de pyroséquençage de l'ensemble du transcriptome qui devrait nous fournir des données beaucoup plus complètes). Les marqueurs de séquence qui ont été identifiés comme liés aux variations environnementales permettent de prédire le comportement d'un arbre individuel vis-à-vis de l'environnement et d'en comprendre ainsi le potentiel d'adaptation. Ces marqueurs sont donc un outil d'analyse mais également un outil de prédiction qui peut s'avérer très utile dans le domaine de la gestion des ressources génétiques forestières.

■ Les partenaires du transfert de connaissances

En Guyane, les organismes de recherche sur la forêt travaillent en collaboration étroite avec l'ONF. L'Office a déjà montré un certain intérêt pour le développement de l'exploitation d'*Eperua* et il est donc naturel que les informations réunies par ce projet soient transférées à l'ONF. Un autre axe de transfert concerne Guyane Technopole, pépinière d'entreprises qui se montre très intéressée en ce qui concerne les aspects (bio)technologiques de nos recherches.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Publications scientifiques parues

Audigeos D., Buonamici A., Belkadi L., Rymer P., Boshier D., Scotti-Saintagne C., Vendramin G.G., Scotti I. (2010) Aquaporins in the wild : natural genetic diversity and selective pressure in the PIP gene family in five Neotropical tree species. *BMC evolutionary biology* 10 : 202.

Audigeos D. (2010) Relations entre diversité génétique et environnement : quels sont les processus évolutifs mis en jeu ? Cas d'une espèce d'arbre tropical : *Eperua falcata* Aublet. Thèse de Doctorat, Université des Antilles et de la Guyane, soutenue le 1^{er} octobre 2010.

Publications scientifiques prévues

Un article dans une revue internationale à comité de lecture sur les analyses génétiques moléculaires à l'échelle de la parcelle (en préparation).

Un article dans une revue internationale à comité de lecture sur les analyses génétiques moléculaires à l'échelle phylogéographique (en préparation).

Deux articles dans des revues internationales à comité de lecture sur les analyses génétiques quantitatives (analyses des données en cours, thèse de Louise Brousseau).

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Audigeos D., Scotti I. (2008) What a DNA analyses tell us about population history ? ATBC meeting, Paramaribo. Présentation orale.

Audigeos D., Buonamici A., Vendramin G.G., Rymer P., Boshier D., Scotti I. (2008) Aquaporins in the wild : what gene sequences can reveal about the history of tropical rainforest ecosystems. SIBE meeting, Alghero, Italie. Présentation orale.

Audigeos D., Bonal D., Brousseau L., Scotti I., Scotti-Saintagne C (2009) Selection in the tropical rain ? Gene-level and trait-level divergence within a population of trees. ESEB meeting, Turin, Italie. Poster.

Aquaporins in the wild : natural genetic diversity and selective pressure in the PIP gene family in five Neotropical tree species (2009) *EFI Workshop*, Freiburg, Allemagne. Présentation orale.

Scotti I. (2010) Molecular and quantitative genetics of adaptive traits in tropical forests : adaptation to local environmental gradients in the Guiana shield. *Forest ecosystem genomics and adaptation meeting*, Madrid, Espagne, 6 - 9 juin 2010. Présentation orale.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Brousseau L. (2009) Rapport de stage de Master I, Université de Bordeaux.

Audigeos D. (2010) Thèse de Doctorat, Université des Antilles et de la Guyane.

Écologie et génétique évolutive d'une fourmi envahissante, *Wasmannia auropunctata*

Responsable scientifique

Arnaud ESTOUP, INRA,

Centre de Biologie et de Gestion des Populations – CBGP, UMR, Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier sur Lez cedex.

Mél. : estoup@supagro.inra.fr

Autres participants

CBGP, UMR, Montferrier sur Lez : Julien Foucaud (INRA), Anne Loiseau (INRA), Stéphanie Robert (INRA), Olivier Rey (INRA), Hervé Jourdan (IRD), Joel Konghouleux (IRD).

Laboratoire évolution et diversité biologique - EDB, UMR, Toulouse : Jérôme Orivel (CNRS), Dominique Guéry (CNRS).

Mots-clés

invasion biologique, écologie, génétique, comportement, évolution, anthropisation des milieux, fourmis

Objectifs des recherches

La compréhension des mécanismes d'invasion biologique et la mise en place de mesures de gestion des populations d'une espèce envahissante nécessitent de caractériser et comparer les populations sur l'aire de distribution originelle de l'espèce et dans les populations néo-fondées envahissantes en zone d'introduction. Afin d'approfondir les mécanismes écologiques, génétiques et plus généralement évolutifs, des processus d'envahissement par la fourmi *Wasmannia auropunctata*, nous avons développé dans le cadre du présent projet les deux axes de recherche complémentaires suivants :

■ Axe 1

Analyser et comparer les caractéristiques démographiques, comportementales et de tolérance aux conditions abiotiques des populations, colonies et nids de *W. auropunctata* dans des écosystèmes naturels écologiquement non perturbés de son aire native sud-américaine (milieux de type 1A), dans des écosystèmes perturbés (anthropisés) sud-américains (habitats de type 1B), et dans des écosystèmes en zone d'introduction (milieux envahis de type 2).

■ Axe 2

Analyser et comparer la structure génétique, le polymorphisme du système de reproduction (sexué vs clonal), et le patron des composés cuticulaires des populations, colonies et nids de *W. auropunctata* dans des zones 1A, 1B et 2, ainsi que pour des élevages en conditions contrôlées.

Plusieurs niveaux d'interactions seront ainsi analysés : interactions milieux – populations (en prenant notamment en compte l'action anthropique sur les milieux), interactions entre lignées populationnelles (notamment clonales et sexuées), interactions entre nids (tests d'agressivité, composés cuticulaires) et interactions entre castes (reines vs ouvrières).

I. Présentation des travaux

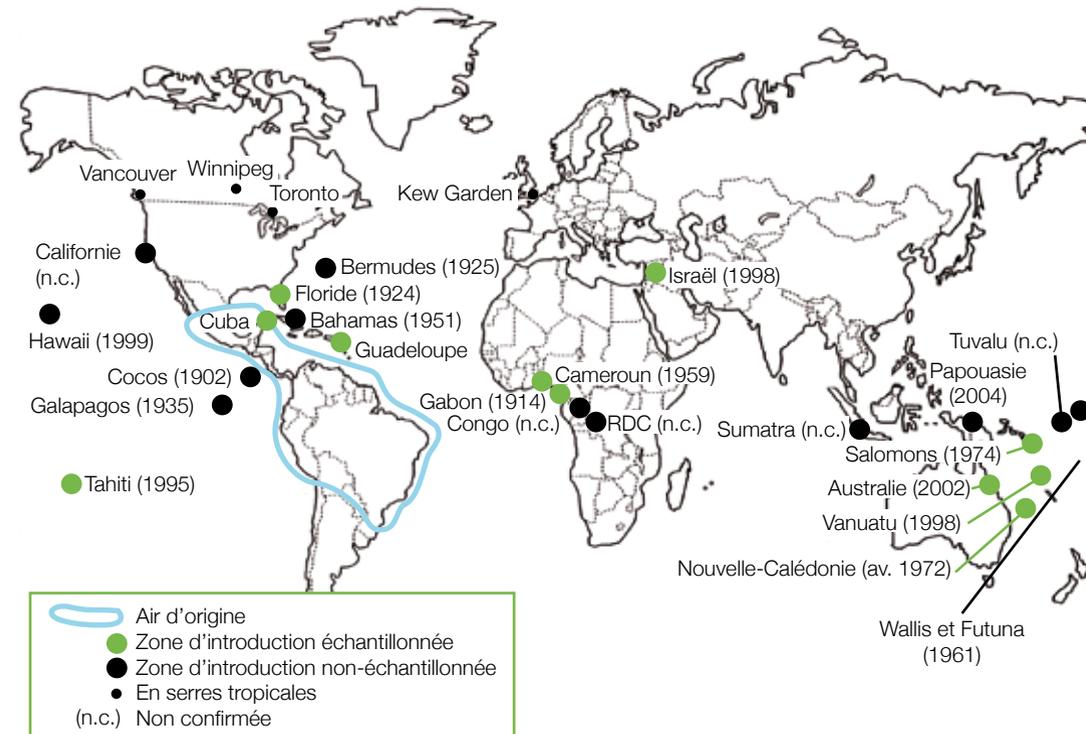
Introduction

D'un point de vue strictement scientifique mais aussi en termes de gestion des populations, les bio-invasions constituent aujourd'hui une problématique incontournable en raison de ses impacts écologiques et socio-économiques majeurs. Pour comprendre les mécanismes d'invasion et mettre en place de mesures de gestion, un travail de caractérisation et de comparaison des populations de l'espèce envahissante, sur son aire de distribution originelle (aire native) et dans les populations néo-fondées envahissantes (aire d'introduction) est nécessaire.

Parmi la très grande diversité de fourmis existantes (plus de 11 000 espèces regroupées dans 303 genres et 17 sous-familles), un petit nombre d'espèces dites « vagabondes » sont considérées comme des ravageurs ou des nuisibles hors de leur aire d'origine (29 espèces dans 14 genres et 4 sous-familles). Les six espèces vagabondes considérées comme les plus néfastes sont les fourmis de feu : *Solenopsis invicta* et *Solenopsis geminata*, la fourmi d'Argentine : *Linepithema humile*, la fourmi à grosse tête : *Pheidole megacephala*, la fourmi folle : *Anoplolepis gracilipes* et la fourmi électrique : *Wasmannia auropunctata*.

L'aire native de *W. auropunctata* se situe dans les forêts tropicales d'Amérique du Sud. La zone d'introduction la plus ancienne de *W. auropunctata*, quoique parfois discutée, est sans doute la zone Caraïbes, datant d'au moins 150 ans pour Cuba. Au cours du XX^{ème} siècle, *W. auropunctata* a été introduite avec succès dans une grande partie de la zone tropicale. La Floride, l'ouest de l'Afrique équatoriale, de nombreuses îles des océans Pacifique et Atlantique et plus récemment, le bassin méditerranéen, ont été touchés par des invasions de *W. auropunctata*. Toutes ces invasions ont eu, ou auront probablement, des impacts majeurs sur l'activité humaine et les écosystèmes naturels. En Nouvelle-Calédonie par exemple, son impact négatif sur la myrmécofaune ou sur la faune en général y est avéré. Son impact sur les activités humaines est également prononcé : en effet, ses piqûres très urticantes rendent difficile

Figure 1 : Distribution de l'échantillonnage réalisé dans l'aire introduite de *W. auropunctata* (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



la vie quotidienne des populations locales et l'exploitation de certaines ressources agricoles (principalement les filières basées sur la cueillette manuelle, telles que les agrumes ou le café).

Il est important de noter que la fourmi électrique, *W. auropunctata*, est caractérisée par un polymorphisme original de son système de reproduction. Les reines de certaines populations dites « sexuées » produisent des gynes - futures reines - et ouvrières par reproduction sexuée et des mâles par parthénogenèse arrhénotoque. Dans d'autres populations dites « clonales », les reines produisent de nouvelles reines par parthénogenèse thélytoque, des mâles par clonalité et des ouvrières par reproduction sexuée.

Matériel et méthodes

Ce projet a fait appel à de nombreuses techniques et méthodes afin de répondre aux nombreuses questions posées :

■ Echantillonnage (fig. 1)

- Analyses génétiques et cuticulaires : plusieurs milliers d'individus (sexués et ouvrière-

res) ont été échantillonnés dans de nombreux pays, sites et habitats (zones de type 1A, 1B et 2).

- Matériel biologique vivant : une quinzaine de populations en provenance de l'aire native et de l'aire d'introduction de l'espèce (Floride, Cameroun, Nouvelle-Calédonie, Israël) a été échantillonnée. Les prélèvements ont été réalisés en zones naturelles de forêt primaire humide ainsi qu'en milieux anthropisés. Les populations de l'aire native proviennent toutes de Guyane et sont à la base des études en milieu contrôlé (laboratoire).

■ Production de données moléculaires

- Les individus de 229 nids récoltés dans 11 pays de la zone d'introduction de *W. auropunctata* ont été génotypés à l'aide de marqueurs microsatellites (12 loci).

- Pour étudier les relations génétiques entre populations clonales et sexuées de *W. auropunctata*, des séquences de l'ADN mitochondrial ont été réalisées sur le gène COI (codant pour la première sous-unité de la cytochrome oxydase) pour plusieurs centaines d'individus.

- Dans chaque nid échantillonné, 30 individus ont été immergés dans l'hexane (5 minutes) pour l'extraction des composés cuticulaires. Les extraits ont été analysés par chromatographie en phase gazeuse et les profils obtenus ont été comparés sur la base du temps de rétention de chacun des pics observés. Enfin, l'identification de la majorité des pics identifiés a été réalisée par spectrométrie de masse.

- Pour tester l'éventuelle infection des populations guyanaises de *W. auropunctata* par une bactérie du genre *Wolbachia* – une souche susceptible de jouer un rôle dans le contrôle du système de reproduction de *W. auropunctata* –, un test PCR (polymerase chain reaction) individuel d'infection a été élaboré et des séquences de souches *Wolbachia* ont été obtenues sur plusieurs centaines d'individus.

- Afin de délimiter les frontières comportementales des colonies (incluant un ensemble de nids qui ne s'agressent pas) et donc de caractériser l'organisation sociale des populations de *W. auropunctata*, nous avons étudié le comportement des ouvrières à l'aide d'un test d'agressivité. Au total, plusieurs milliers de tests d'agressivité ont été réalisés entre paires d'individus issus de plusieurs centaines de nids.

■ Expériences en conditions contrôlées (laboratoire)

- Mode de reproduction : plus de 100 lignées monogynes (une seule reine par nid artificiel) ont été constituées en laboratoire à partir de reines issues de populations guyanaises et calédoniennes. Ces lignées nous ont permis d'étudier finement les systèmes de reproduction sexués et clonaux de *W. auropunctata*. Le mode de production des descendants (ponte en gynes, mâles et ouvrières) a été déterminé à l'aide des marqueurs microsatellites.

- Etude de la tolérance/résistance aux facteurs abiotiques (température et humidité) : Nous avons mesuré la mortalité des ouvrières issues des zones 1A, 1B et 2 sous différentes conditions de température-humidité réalistes pour l'espèce (milieux anthropisés ou non).

Résultats – Discussion

■ *Wasmannia auropunctata* dans son aire native

Nos études de terrain dans l'aire native de *W. auropunctata* suggèrent que la présence d'activités humaines modifie profondément la biologie de *W. auropunctata*. Dans les zones non-perturbées, *W. auropunctata* est une espèce non-envahissante, majoritairement sexuée et rarement clonale. Au contraire, dans les zones perturbées par l'homme, *W. auropunctata* est une espèce envahissante, majoritairement clonale et rarement sexuée. La reproduction clonale de certaines populations de *W. auropunctata* leur conférerait un avantage sélectif, non pas démographique mais adaptatif, en leur permettant d'occuper une niche environnementale très différente de leur niche naturelle, ou d'exploiter au mieux des ressources abondantes. L'origine du système de reproduction clonal de *W. auropunctata* semble être mutationnelle et/ou infectieuse (*Wolbachia*).

Des facteurs secondaires pourraient amplifier le succès envahissant de *W. auropunctata*. Tout d'abord, son organisation sociale en super-colonies constitue un avantage certain dans la compétition intra et interspécifique. Ensuite, le fait que les populations clonales de *W. auropunctata* soient caractérisées, au moins dans une partie de son aire native, par la perte d'un parasite endosymbionte (*Wolbachia*) pourrait faciliter son explosion démographique.

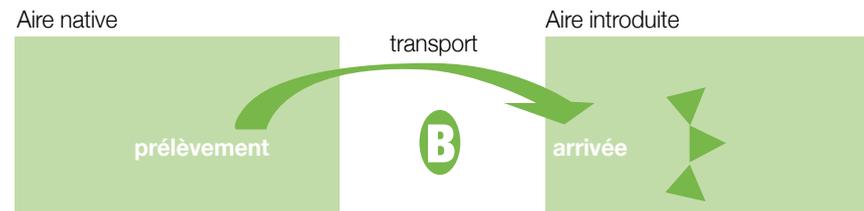
Notre étude suggère enfin que l'activité humaine pourrait être responsable de l'apparition de populations envahissantes de *W. auropunctata*. En effet, en étendant ses activités sur des zones naturelles, l'homme (i) y applique un filtre sélectif similaire à large échelle géographique, et (ii) crée ainsi indirectement des contacts secondaires entre populations génétiquement différentes de *W. auropunctata*, multipliant l'émergence de nouvelles populations. Il est possible que certains variants génétiques ainsi obtenus soient à l'origine de nouvelles populations de *W. auropunctata* à même d'envahir la totalité des zones anthropisées tropicales.

■ *Wasmannia auropunctata* dans son aire d'introduction

Nos résultats suggèrent que les différentes introductions de *W. auropunctata* se produisent d'une manière toujours semblable et attendue au vu des résultats de l'étude de l'aire native (fig. 2). Les populations introduites sont en effet globalement similaires aux populations envahissantes de l'aire native de *W. auropunctata* du point de vue de leurs traits démographiques, de leur système de reproduction, de leur structure sociale et de leur patron d'infection par *Wolbachia*. Les introductions sont également toujours le fait d'un unique couple de clones mâle et femelle, aux génotypes très différents l'un de l'autre et produisant des ouvrières d'hétérozygotie élevée à l'origine de super-colonies clonales de plus grande taille encore qu'en zone native. Cette différence de taille des super-colonies pourrait s'expliquer par la faible fréquence des événements de migration longue distance favorisant la saturation d'une aire potentiellement importante par un clone avant l'arrivée d'un autre génotype clonal.

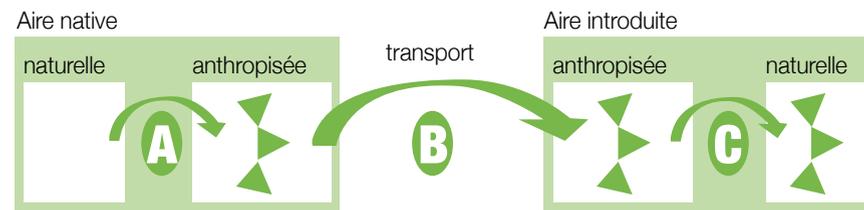
Figure 2 : Deux visions du déroulement des invasions biologiques dans le temps et l'espace (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

(A) Vision «classique» des invasions biologiques



Si l'on considère les aires natives et introduites homogènes et différentes, l'étape B soulève un paradoxe évolutif, celui de l'adaptation locale des populations introduites.

(B) Vision alternative illustrée par *W. auropunctata*



Si l'on considère que les aires natives et introduites ne sont pas homogènes, au contraire des zones anthropisées des deux aires, l'étape B ne soulève plus de paradoxe évolutif. Le problème de l'adaptation locale se transfère aux étapes A et C, mais d'une manière beaucoup moins paradoxale que dans la vision classique des bioinvasions. En effet, la pression de propagule est probablement plus élevée qu'à l'étape B.

L'évolution des populations introduites semble de plus se dérouler selon un schéma unique. Alors que la lignée clonale mâle introduite se maintient, de rares évènements de reproduction sexuée conduisent à l'apparition de nouvelles lignées femelles clonales. Ces nouvelles lignées de reines clonales envahissent semble-t-il progressivement les populations dont elles sont issues. Principale conséquence : les ouvrières sont de moins en moins hétérozygotes. Dans le cas des invasions de la Nouvelle-Calédonie et du Gabon, cette diversification des lignées clonales femelles pourrait être due à une « contrainte développementale » (*sensu* Maynard-Smith, 1985) car elle semble associée à une chute de densité des populations (ce dernier point nécessitant une étude spécifique). Ces résultats semblent montrer que, contrairement aux espèces locales de la zone d'introduction, les populations clonales introduites bénéficient d'un meilleur potentiel adaptatif mais subissent une contrainte sur leur système de reproduction qui abaisse leur performance au cours du temps. A l'inverse, dans le cas de l'invasion du

Cameroun, l'une des lignées issue de lignées clonales femelles s'est étendue sur toute la surface du territoire, laissant penser que la diversification observée peut, au moins dans certains cas, ne pas générer de déficit adaptatif mais au contraire générer des gains adaptatifs pour la nouvelle lignée clonale. Nos résultats ne permettent pas d'inférer de façon certaine le devenir de ces populations clonales introduites, même si l'émergence de la reproduction sexuée devrait théoriquement constituer un fardeau évolutif (cf. chute problématique d'hétérozygotie) dans ce contexte de diversité génétique réduite au minimum.

■ Etude de traits d'histoire de vie en conditions contrôlées

L'étude des pontes de reines en conditions contrôlées (laboratoire) nous a permis de confirmer de manière directe l'existence de deux systèmes de reproduction distincts chez *W. auropunctata*. Nos résultats sont globalement cohérents avec les données moléculaires (données micro-satellites) que nous avons obtenues en travaillant sur des échantillons prélevés sur le terrain. Les reines de certaines populations dites « sexuées » produisent des gynes et ouvrières par reproduction sexuée et des mâles par parthénogenèse arrhénotoque. Dans d'autres populations dites « clonales », les reines produisent de nouvelles reines par parthénogenèse thélytoque, des mâles par clonalité et des ouvrières par reproduction sexuée. Ces résultats confirment que la parthénogenèse thélytoque et la clonalité mâle sont très fortement associées, suggérant un mécanisme commun de production des femelles et mâles clonaux. Cette étude nous a également permis de démontrer que les reines clonales produisent rarement des gynes sexuées et des mâles arrhénotoques, qui sont à la base du mécanisme de diversification des lignées de reines clonales observé dans les aires native et introduite de *W. auropunctata*. Enfin, nos résultats soulignent l'existence d'un déterminisme génétique de la caste chez *W. auropunctata*.

Une seconde étude en laboratoire a montré que les ouvrières des nids clonaux sont significativement plus tolérantes que les ouvrières des nids sexués aux conditions chaudes et sèches observées dans les zones anthropisées de l'aire native et de l'aire d'introduction. Le système de reproduction clonal de *W. auropunctata* semble donc être avantageux dans certaines conditions abiotiques, en permettant le maintien de combinaisons génomiques favorables. Le maintien de ces dernières dans le temps permettrait d'étendre la niche environnementale de certaines populations et d'être indirectement responsable de la grande majorité des invasions des zones anthropisées de l'aire native et de l'aire introduite de *W. auropunctata*.

Conclusions - Perspectives

Ce projet montre que les invasions de *W. auropunctata* se déclenchent au sein de son aire native principalement sous l'influence de l'activité humaine, qui modifie profondément les caractéristiques biologiques de l'espèce. Il est intéressant de noter que les populations envahissantes des zones anthropisées ne semblent pas parvenir à envahir les zones naturelles de l'aire native. Les différences de conditions abiotiques entre zones anthropisées et naturelles n'expliquent à priori pas ce phénomène, les conditions des zones naturelles formant un sous-ensemble inclus dans l'ensemble des conditions des zones anthropisées. Il paraît donc plus probable que ce soit les conditions bioti-

ques des zones naturelles (par exemple, la pression de compétition ou de parasitisme) qui limitent l'extension de l'invasion des *W. auropunctata* aux zones anthropisées de l'aire native. Dans les zones anciennement anthropisées et actuellement abandonnées de l'aire native, l'absence d'invasions de *W. auropunctata* pourrait également être due à un retour de conditions biotiques plus riches et défavorables (par exemple, par recolonisation de la zone par d'autres espèces de fourmis compétitrices). Ces deux situations semblent souligner l'importance des facteurs biotiques (et indirectement de l'impact humain) dans le succès envahissant de *W. auropunctata*.

L'étude dans l'aire native de l'espèce d'une zone de contact entre zones envahies et non-envahies permet de préciser plusieurs points. Tout d'abord, la mise en contact - induite par l'homme - de populations clonales envahissantes et de populations sexuées non-envahissantes constitue un véritable laboratoire de création de nouvelles populations envahissantes, à la fois par l'apparition de nouveaux couples de clones (avec de nouveaux mâles) et par l'apparition de nouvelles lignées clonales femelles (par recombinaison sexuée). Le rôle de l'homme dans l'émergence de populations envahissantes pourrait donc résulter de la multiplication des mises en contact de différentes sources de diversité génétique naturellement isolées. L'apparition de lignées adaptées aux milieux perturbés est probablement accélérée par l'homme, alors que le système de reproduction clonal de *W. auropunctata* lui permet de maintenir ces lignées dans le temps. Ces deux facteurs constituent sans doute deux clefs importantes du succès envahissant de *W. auropunctata*.

La question de savoir si les invasions de *W. auropunctata* dans les zones anthropisées de son aire d'introduction distante (hors Amérique du Sud) peuvent s'étendre aux zones naturelles adjacentes reste en partie non résolue. Dans le contexte insulaire de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie, les zones naturelles semblent avoir été envahies avec la même facilité que les zones anthropisées et ceci sans nécessiter de changement évolutif détectable. Théoriquement, il est attendu que les zones insulaires offrent une faible résistance biotique aux espèces envahissantes. En ce sens, il a été montré en Nouvelle-Calédonie que les espèces de fourmis autochtones potentiellement compétitrices de *W. auropunctata* développent une réponse comportementale inadaptée à sa présence, contrairement aux espèces de fourmis du même genre situées dans les zones naturelles de l'aire native (en Guyane). Les connaissances actuelles sur la distribution des populations invasives de *W. auropunctata* au Gabon et au Cameroun ne permettent pas de répondre précisément à la question de l'invasion des zones naturelles. Cependant, en Afrique, la résistance des milieux naturels, plus riches en compétiteurs et parasites, est théoriquement plus importante. Même si *W. auropunctata* a débuté son invasion des zones naturelles du Gabon, celle-ci semble pour l'instant limitée aux bords de rivière, et *W. auropunctata* ne semble pas capable de pénétrer les zones de forêt primaire. Si ces résultats étaient confirmés, ils souligneraient une fois de plus la propension de *W. auropunctata* à s'installer dans des milieux fortement perturbés caractérisés par une pression biotique relâchée.

Ainsi, il est probable que les perturbations croissantes causées par l'homme en zones naturelles favoriseront le développement des populations envahissantes de *W. auropunctata*. Elles pourraient alors envahir les derniers espaces tropicaux actuellement épargnés, aussi bien dans son aire d'introduction que dans son aire native.

II. Acquis en termes de transfert

Nos résultats sont susceptibles de modifier fortement les scénarios généralement admis pour expliquer l'émergence des populations d'espèces envahissantes. Ils soulignent l'importance, en zone native, des milieux du type 1B (milieux anthropisés perturbés écologiquement situés à proximité géographique des habitats naturels du type 1A) dans l'émergence et la diffusion en régions d'introduction (milieux du type 2) de populations à fort potentiel envahissant. Ces zones 1B constitueraient de véritables foyers de « préadaptation » aux habitats anthropisés ; de ce fait, ils participeraient pour beaucoup à la dispersion longue distance (souvent accidentelle) par l'homme de populations à fort potentiel envahissant. D'un point de vue appliqué et en termes de transfert vers la gestion des populations, nos résultats montrent donc, au moins chez *W. auropunctata*, qu'une attention particulière devrait être portée sur les zones natives du type 1B.

■ Quelques perspectives appliquées : comment lutter contre les invasions de *W. auropunctata* ?

L'invasion de la zone intertropicale par *W. auropunctata* est un phénomène en cours, comme l'attestent par exemple les nombreuses introductions ayant eu lieu ces dix dernières années (Israël, Vanuatu, Hawaï, Tahiti, Australie). La question de la lutte anti-*Wasmannia* est donc une question d'actualité. On distingue classiquement trois types de méthodes de lutte contre les invasions biologiques : les contrôles préventifs de quarantaine, la lutte chimique et la lutte biologique. Ces méthodes peuvent-elles être envisagées dans le cas de *W. auropunctata*, dans leur aire native et/ou dans leur aire introduite ?

Les contrôles de quarantaine visant à prévenir les nouvelles introductions d'espèces envahissantes sont essentiels pour lutter contre leur propagation. Cependant, de nombreux pays ne possèdent aucune législation en faveur de ce type de contrôle. Différents travaux montrent pourtant que les bénéfices économiques attendus d'une politique de contrôle de quarantaine sont très importants, l'éradication d'espèces envahissantes étant généralement impossible ou très coûteuse. D'une manière générale, les contrôles de quarantaine en zones introduites sont essentiels pour éviter le départ de propagules vers d'autres zones et nécessaires pour éviter les introductions multiples. Ces dernières peuvent être à l'origine de l'augmentation du potentiel évolutif de l'espèce envahissante par l'hybridation entre populations (phénomène d'introgression). Dans le cas de *W. auropunctata*, ce contrôle ne peut concrètement pas être envisagé à l'intérieur de l'aire native de l'espèce. Il semble toutefois essentiel de maintenir ce contrôle de quarantaine en dehors de son aire d'origine, même dans les zones où l'espèce est déjà introduite, à la fois pour limiter les introductions secondaires en provenance de populations de zones introduites (phénomène prouvé chez *W. auropunctata* à partir de nos données génétiques, l'introduction tahitienne provenant par exemple de Nouvelle-Calédonie) et pour empêcher l'installation de nouvelles populations si la première population envahissante venait à décliner (comme cela semble être le cas en Nouvelle-Calédonie, au moins dans certaines zones).

La lutte chimique (pesticides, antibiotiques) est aujourd'hui utilisée de manière intensive par l'homme pour maîtriser l'extension de nombreuses espèces envahissantes nui-

sibles à la production agricole et la santé humaine. L'utilisation actuelle de pesticides et d'antibiotiques se caractérise généralement par l'absence d'une gestion raisonnée, à l'origine d'impacts sur des espèces non-cibles ou de résistances accrues au sein de populations envahissantes. Pourtant, la lutte chimique constitue souvent la seule manière efficace à court terme pour lutter contre de nombreuses invasions biologiques. Dans le cas de *W. auropunctata*, la lutte chimique a déjà été appliquée, avec un succès mitigé. L'utilisation d'Amdro (<http://www.amdro.com/>) aurait permis l'éradication de la population de l'île Marchena des Galápagos, couvrant une superficie de 21 hectares. Le coût élevé de ces pesticides (14 000 \$ U.S. /hectares dans le cas de l'île Marchena) limite actuellement leur utilisation aux populations introduites récemment et n'occupant que de faibles superficies. D'autre part, la toxicité de l'Amdro sur les poissons et éventuellement les invertébrés aquatiques est un facteur également limitant. L'utilisation de molécules chimiques se limite donc à des actions ciblées sur des populations vulnérables, mais ne peut en aucun cas être envisagée pour lutter contre les populations envahissantes de l'aire native ou les populations établies depuis plusieurs dizaines d'années de l'aire introduite et occupant de vastes zones.

La seule option possible pour lutter à grande échelle contre les invasions de *W. auropunctata* dans son aire introduite une fois l'espèce établie semble donc être la lutte biologique, à savoir l'utilisation de prédateurs, parasites ou pathogènes présents dans son aire native. Si ce type de lutte apparaît souvent comme le plus percutant et le moins coûteux des moyens pour éliminer ou du moins maintenir une espèce envahissante à un niveau de densité faible, ses succès demeurent relativement rares et certaines introductions d'agents biologiques peuvent avoir des effets indirects indésirables sur les écosystèmes. Dans le cas de *W. auropunctata*, le nombre d'ennemis naturels connus est très faible. A l'heure actuelle, une seule espèce de guêpe parasitoïde de la famille des Eucharitidae, *O. minutissima*, pourrait éventuellement devenir un agent de lutte biologique anti-*W. auropunctata*. Néanmoins, la plus grande prudence est requise car *O. minutissima* pourrait également constituer une peste vis-à-vis de cultures comme la banane ou le thé. D'autre part, la faible prévalence d'*O. minutissima* dans les nids de *W. auropunctata* ne semble pas y induire d'impact significatif, laissant penser que cette espèce ne serait pas un agent de lutte biologique efficace.

Une autre piste suggérée par notre étude reposerait sur la manipulation du système de reproduction de *W. auropunctata*. Pour évaluer cette possibilité, il serait nécessaire d'évaluer en laboratoire 1) l'effet de l'hétérozygotie et du niveau d'inbreeding (croisement par sexualité entre individus apparentés) des ouvrières sur le fitness (c'est-à-dire le succès reproducteur) des colonies et 2) l'effet de la souche *wAurB* de *Wolbachia* sur le système de reproduction de *W. auropunctata*. Si les effets négatifs de la baisse de l'hétérozygotie chez les ouvrières étaient prouvés, l'émergence de la reproduction sexuée dans les populations introduites, où la diversité génétique est minimale (un seul génotype mâle haploïde et un seul génotype femelle diploïde introduits), serait susceptible d'entraîner une chute démographique importante. Dans le cas où la manipulation de la reproduction sexuée par la souche *wAurB* serait vérifiée, cette souche de *Wolbachia* pourrait représenter un agent de lutte biologique contre les populations introduites clonales de

W. auropunctata, récentes ou établies. Notons qu'en dehors de l'éventuel effet de *wAurB* sur le système de reproduction de *W. auropunctata*, il est également possible que cette souche constitue un fardeau métabolique pour les colonies infectées.

D'importants efforts de recherche sont actuellement en cours pour utiliser les bactéries du genre *Wolbachia* contre de nombreuses autres pestes (par exemple, *Ceratitidis capitata*) et vecteurs de maladies humaines (par exemple, *Glossina spp*), à la fois en utilisant ses propriétés de fardeau métabolique, d'induction d'incompatibilité cytoplasmique et de vecteur de gènes d'intérêt. L'utilisation de *Wolbachia* est déjà envisagée pour lutter contre trois autres espèces de fourmis envahissantes : *Linepithema humile*, *Solenopsis invicta* et *Solenopsis richteri*. Soulignons que la stratégie de lutte proposée contre *W. auropunctata* est originale dans la mesure où elle reposerait sur les spécificités du système de reproduction de l'espèce. Il semble toutefois nécessaire de marquer quelques réserves quant à l'utilisation de bactéries du genre *Wolbachia* pour lutter contre ces espèces envahissantes dans la mesure où elles pourraient se transmettre naturellement à d'autres espèces non-cibles (notamment par l'intermédiaire de parasitoïdes), avec des effets potentiellement aussi indésirables qu'incontrôlables.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Publications dans des revues scientifiques de rang A

Foucaud J. D., Fournier J., Orivel J. H., Delabie C., Loiseau A., Le Breton J., Kergoat G., and Estoup A. Sex and clonality in the little fire ant. 2007. *Molecular Biology & Evolution* 24 : 2465-2473.

Foucaud J. D., Fournier J., Orivel J. H., Delabie C., Loiseau A., Le Breton J., and Estoup A.. 2009. Reproduction system, social organization, human disturbance and invasive success in native populations of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology*, 18, 5039-5073.

Orivel J., Grangier J., Foucaud J., Le Breton J., Andres F. X., Jourdan H., Delabie J. H. C., Fournier D., Cerdan P., Facon B., Estoup A. & Dejean A. 2009 Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecological Entomology*, 34, 504-512.

Rey O., Loiseau A. 2009. Characterisation of 21 novel microsatellite markers for the little fire ant *Wasmannia auropunctata* in Almany G. R., De Arruda M. P., Arthofer W. et al. 2009. Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 may 2009-31 July 2009. *Molecular Ecology Resources*, 9, 1460-1466.

Vonshak M., Dayan T., Foucaud J., Estoup A., Hefetz A. 2009. The interplay between genetic and environmental effects on colony insularity in the clonal invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 : 1667–1677.

Foucaud J., Estoup A., Loiseau A., Rey O., Orivel J. 2010. Thelytokous parthenogenesis, male clonality and genetic caste determination in the little fire ant : new evidence and insights from the lab. *Heredity*, 105, 205-212.

Foucaud J., Orivel J., Loiseau A., Delabie J. H. C., Jourdan H., Konghouleux D., Vonshak M., Tindo M., Mercier J.-L., Fresneau D., Mikissa J.-B., McGlynn T., Thompson T., Mikheyev A. S., Oettler J. and Estoup A. 2010. Worldwide invasion by the little fire ant : routes of introduction and eco-evolutionary pathways, *Evolutionary Applications*, 3, 363-374.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Document de thèse : Foucaud J., 2007. Biologie évolutive d'une fourmi envahissante à la sexualité insolite. Pp. 246. Montpellier SupAgro, Montpellier.

Document de Master 2 (BEE, Montpellier) : Robert S., 2008. Adaptation au stress microclimatique et système de reproduction chez la fourmi envahissante *Wasmannia auropunctata*. Pp 43. Université Montpellier II, Montpellier.

Conférences

2009 Evolutionary consequences of an unusual reproduction system ? Genomic clues to an habitat transition in the Little Fire Ant. Poster contribution. Biannual meeting of the ESEB, Turin, Italie.

2008 The non-paradoxical invasion of the World tropics by the little fire ant : introduction routes and evolutionary paths. Oral contribution. Neobiota : Towards a synthesis. 5th European Conference on Biological Invasions, Prague, République tchèque.

Sex and clonality in the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. Poster contribution. XXXth PPD Annual Congress of the French Genetical Society, Rennes, France. Winner of the 3rd poster prize.

Sex and clonality in the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. Poster contribution. Annual Meeting of the Society of Molecular Biology and Evolution (SMBE), Barcelone, Espagne.

2007 Factors of the little fire ant invasiveness in its native range. Oral contribution. *11th French Congress on Biological Invasions & Life-History Traits*, Rennes, France.

Sex and clonality in the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. Oral contribution. *Colloquium of the French Section of the International Union for the Study of Social Insects*, Toulouse, France.

2006 Genetic structure and reproductive modes in invasive populations of the little fire ant. Oral contribution. *XVth Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, Washington D.C., U.S.A.

Interactions trophiques multispécifiques dans les écosystèmes insulaires tropicaux : applications pour la réhabilitation des îles tropicales françaises de l'ouest de l'océan Indien

Responsable scientifique

Matthieu Le Corre, Université de La Réunion

Laboratoire d'Ecologie marine - ECOMAR, Faculté des Sciences et Technologies, Université de La Réunion, Avenue René Cassin, 97715 Saint Denis messag cedex 9
Mél. : lecorre@univ-reunion.fr

Autres participants

Institut méditerranéen d'écologie et paléoécologie - IMEP, UMR, Aix – Marseille : Eric Vidal (Université Paul Cézane).

Conservatoire botanique national de Mascarin : Vincent Boulet.

Muséum d'Histoire naturelle de La Réunion : Sonia Ribes.

Mots-clés

Invasions biologiques, interactions trophiques interspécifiques, effets en cascade, oiseaux marins, île tropicale, dynamique des peuplements

Objectifs des recherches

Les invasions biologiques sont une cause majeure de perte de biodiversité, notamment dans les écosystèmes insulaires. N'étant pas adaptées à la présence de mammifères, les espèces insulaires se révèlent en effet particulièrement sensibles à l'introduction de ces derniers. Ceci concerne notamment les chats, les rats et les souris, des prédateurs à l'origine de pression sur les compartiments des écosystèmes ; Ajoutons que les chèvres ont également un impact fort sur la végétation. Les Iles Eparses de l'océan Indien occidental (Europa, Juan de Nova, Les Glorieuses et Tromelin) constituent un ensemble d'îles françaises administrées et gérées depuis 2005 par l'administration des Terres australes et antarctiques françaises (TAAF). Chacune possède un cortège de mammifères introduits, dont les effets et les possibilités de contrôle sont peu connus.

Les objectifs de notre programme sont donc :

- d'étudier les interactions multispécifiques qui se sont mises en place dans ces écosystèmes insulaires multi-envahis de l'océan Indien occidental tropical, en nous concentrant sur les mammifères introduits,
- de quantifier les effets de ces mammifères introduits sur la faune et la flore locale ;
- de suivre les opérations de réhabilitation écologique réalisées juste avant et pendant la durée du programme et
- de mettre en place un suivi à long terme de ces écosystèmes afin d'en mesurer la dynamique et de quantifier les effets positifs mais également négatifs (effets « surprises ») des opérations de réhabilitation.

I. Présentation des travaux

Introduction

Les invasions biologiques constituent une cause majeure de perte de biodiversité dans les écosystèmes insulaires. Les mammifères introduits occasionnent notamment des déséquilibres trophiques souvent dramatiques pour le maintien des espèces indigènes. Par ailleurs, les espèces invasives peuvent également interagir entre elles et renforcer ou parfois réduire leurs effets néfastes sur les écosystèmes. De nombreuses opérations de réhabilitation ont eu lieu par le passé, visant pour la plupart à éradiquer ou au moins à réguler le nombre de mammifères introduits. Cependant, peu de ces opérations d'éradication ont fait l'objet d'une étude détaillée de la dynamique des écosystèmes à posteriori. L'objectif de notre programme était donc :

- de quantifier l'impact des mammifères introduits dans les Iles Eparses sur la faune et la végétation indigène ;
- d'évaluer, par une double approche descriptive et modélisatrice, les interactions existant entre ces espèces introduites (existence de relation d'hyper-prédation, de contrôle, de compétition...),
- de réaliser (en concertation avec le gestionnaire) des opérations pilotes de restauration,
- de mettre en place les outils pour un suivi à long terme de la dynamique de ces îles après les opérations d'éradication ou de contrôle* des mammifères introduits.

Matériel et méthodes

■ Zone d'étude

Les sites d'études sont les Iles Eparses de l'océan Indien occidental :

- Europa, une île corallienne de 28 km² recouverte d'une végétation en grande partie indigène et peu dégradée. Elle abrite une très importante communauté d'oiseaux marins tropicaux ainsi qu'un cortège d'espèces introduites (rats noirs, chèvres) ou favorisées par l'action de l'homme (corbeau-pies), et les mammifères introduits eux-mêmes (les chouettes effraies, probablement indigènes mais qui ont grandement bénéficié de l'introduction des rats noirs).
- Juan de Nova, une île corallienne de 5 km² massivement déforestée et transformée au début du 20^{ème} siècle lors de l'exploitation du guano. La végétation est de ce fait secondarisée. L'île abrite cependant la plus forte concentration d'oiseaux marins tropicaux de l'océan Indien (>2 millions de couples) ainsi que des mammifères introduits (chats, rats, souris) qui interagissent entre eux et avec la faune locale.
- Les Glorieuses, un archipel corallien d'environ 4,2 km² dont l'île principale (Grande Glorieuse, 4 km²) est recouverte d'une cocoteraie plantée. Une petite île située à 10 km de la Grande Glorieuse (Ile du Lys, 0,2 km²) est beaucoup plus préservée avec une végétation essentiellement indigène et 270 000 couples d'oiseaux marins. La Grande Glorieuse abrite des chats et des rats noirs. L'île du Lys abritait des rats noirs qui ont été éradiqués par une équipe du laboratoire d'écologie marine de La Réunion (ECOMAR) en 2003.
- Tromelin, un petit îlot corallien de 1 km². L'île abrite une végétation indigène naturellement pauvre du fait de la taille de l'île, de son isolement et de ses conditions climatiques (elle est perpétuellement battue par les alizés et les embruns). Tromelin abrite cependant une colonie mixte de deux espèces d'oiseaux marins relativement rares dans le reste de l'océan Indien (fou masqué et fou à pieds rouges). L'île abritait également des rats surmulots (introduits) qui ont été éradiqués par les TAAF en 2005, ainsi que des souris, toujours présentes.

■ Espèces

Les rats noirs, surmulots et souris grises sont des rongeurs anthropophiles très largement répandus et introduits dans la quasi totalité des îles de la planète. Essentiellement herbivores mais très largement opportunistes, ils consomment également des proies animales (insectes et autres arthropodes, oiseaux) et peuvent à cette occasion provoquer des effets démographiques désastreux sur les espèces insulaires, particulièrement inadaptées aux prédateurs.

Les chats harets sont une autre espèce de mammifère anthropophile très largement répandue et introduite très souvent volontairement pour lutter contre les rats et les souris envahissants dans les îles. Malheureusement, si ces prédateurs opportunistes sont inca-

* L'éradication signifie qu'on élimine définitivement tous les individus d'une population, la plupart du temps en une seule fois. Le contrôle signifie qu'on réduit la population sans parvenir (ou parfois sans vouloir) à éliminer 100% des individus. Ceci implique donc de maintenir un effort permanent pour garder la population au niveau faible souhaité.

pables de réguler significativement les rongeurs introduits, ils ont en revanche un effet désastreux sur la faune indigène sur laquelle ils exercent une pression de prédation énorme ayant conduit, dans de nombreux cas, à des extinctions.

Les chèvres sont des herbivores très largement répandus dans les îles, où elles ont été introduites depuis plusieurs siècles dans le but de fournir aux marins en escale des stocks de nourriture fraîche. La végétation insulaire n'étant pas adaptée à l'herbivorie, les chèvres ont un impact considérable sur la flore insulaire ainsi que, indirectement, sur la faune associée à cette végétation.

■ Protocoles

Régime alimentaire des mammifères introduits

Selon les espèces considérées, le régime alimentaire et plus généralement l'écologie trophique des mammifères introduits ont été analysés via différentes méthodes. Dans chaque île, les contenus stomacaux des rats et des souris prélevés dans différents habitats et à différentes saisons ont été analysés. Le régime alimentaire des chats a été quantifié via l'analyse des fèces collectées sur le terrain et celle des contenus stomacaux d'animaux également prélevés à différentes saisons et pendant plusieurs années. Les dénombrements de chèvres (Europa uniquement) ont été faits par transect linéaire et extrapolation. Leur régime alimentaire a été étudié en réalisant des focales d'observation d'individus ou de groupes d'individus en train de s'alimenter.

Nous avons également étudié le régime alimentaire des chouettes effraies à Europa car elles interagissent à la fois avec les prédateurs introduits et avec la faune indigène. L'étude a été réalisée par l'analyse des pelotes de réjection.

Impact des mammifères introduits (et des chouettes effraies d'Europa)

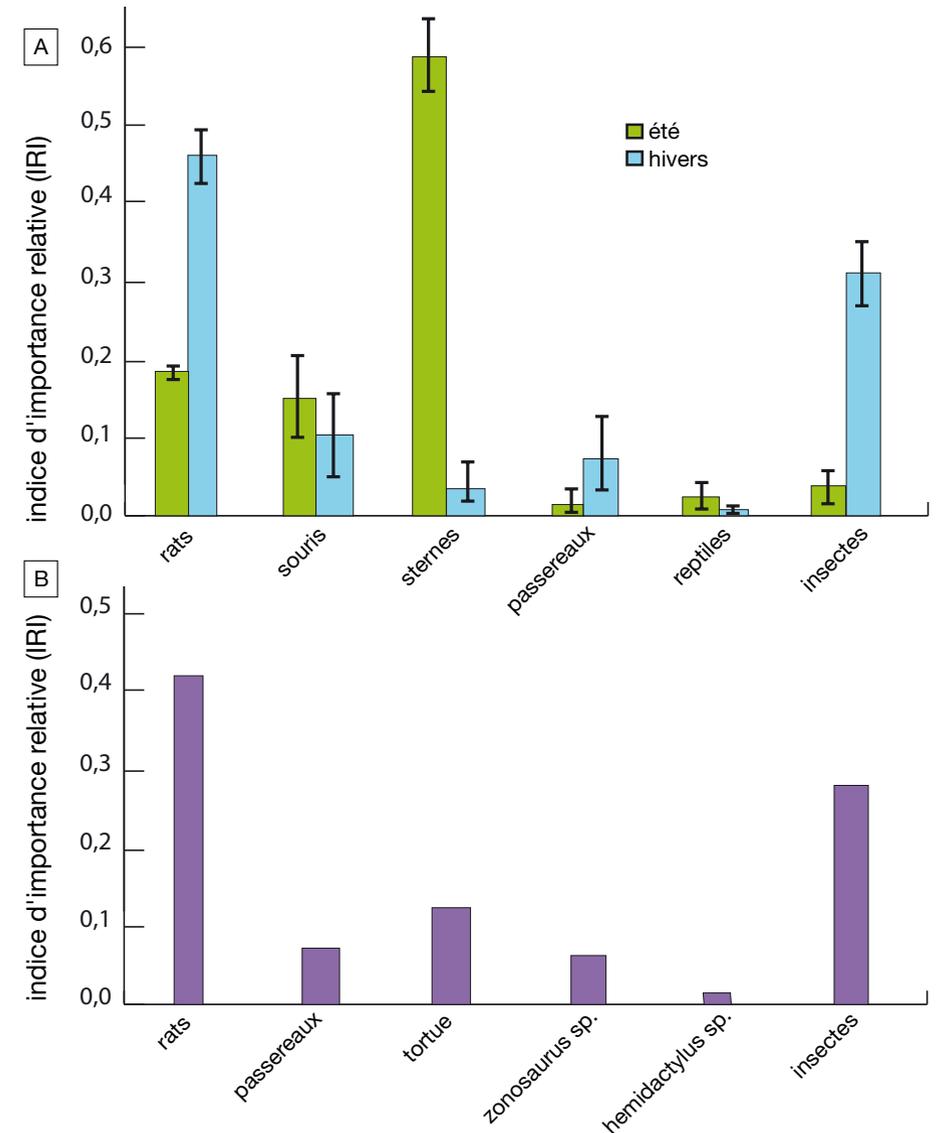
Pour évaluer l'impact des mammifères introduits (et des chouettes effraies à Europa) sur la biocénose, l'étude se base à la fois sur l'analyse de leur régime alimentaire et sur des données de terrain portant notamment sur le succès reproducteur et la survie des oiseaux marins sous diverses conditions : avec ou sans rats (Europa), avec ou sans chats (Juan de Nova).

Biologie de la reproduction et démographie des mammifères introduits

Pour modéliser la dynamique des populations de mammifères introduits (biologie de la reproduction, démographie et variations de densité de population), des campagnes de captures – marquages – recaptures (rats noirs et souris) et des analyses biologiques en laboratoire ont été menées. Les données de captures – marquages – recaptures ont notamment permis de mesurer les densités et la taille des domaines vitaux des rats et des souris dans chaque île ainsi que les variations saisonnières de ces paramètres. Ces données sont particulièrement utiles pour la mise en place de programmes d'éradication efficaces. Des informations préliminaires sur la survie de ces rongeurs ont également été obtenues. Les analyses en laboratoire ont notamment permis de préciser la structure d'âge des populations (% de jeunes et d'adultes), leur sexe-ratio ainsi que les paramètres reproducteurs de ces dernières (% de femelles en gestation, % de mâles matures, fécondité), des données essentielles pour modéliser la dynamique des populations d'espèces en interactions.

Des comptages visuels de chèvres ont également été réalisés à Europa, à différentes saisons et dans tous les milieux.

Figure 1 : Régime alimentaire des chats de Juan de Nova (A) et de Grande Glorieuse (B) (Ringler 2009)



Dynamique des interactions multi-trophiques

La dynamique des interactions multi-trophiques entre mammifères introduits et oiseaux marins a été modélisée en intégrant les paramètres démographiques des mammifères introduits et ceux des oiseaux marins (obtenus par d'autres programmes également en cours sur ces îles).

Opérations pilotes de réhabilitation

Le suivi des opérations pilotes de réhabilitation réalisées pendant le programme (contrôle des chats de Juan et de Glorieuses) ou juste avant (éradication des rats de Lys et de Tromelin) a été réalisé, dans la limite des contraintes logistiques inhérentes au mode de gestion des Îles Eparses (voir ci-après). Enfin, la mise en place d'indicateurs d'abondance des oiseaux marins (principales espèces animales indigènes impactées par les mammifères introduits), des reptiles indigènes, de la végétation et des mammifères introduits eux-mêmes a été réalisée dans chaque île de différentes façons selon les espèces et les îles (voir résultats).

Résultats - Discussion

■ Régime alimentaire des mammifères introduits (et des chouettes effraies à Europa)

Nos résultats confirment le caractère omnivore des rats et des souris. La fraction carnivore de leur régime alimentaire est relativement faible mais peu suffire (pour les rats d'Europa au moins) à impacter certaines populations d'oiseaux marins.

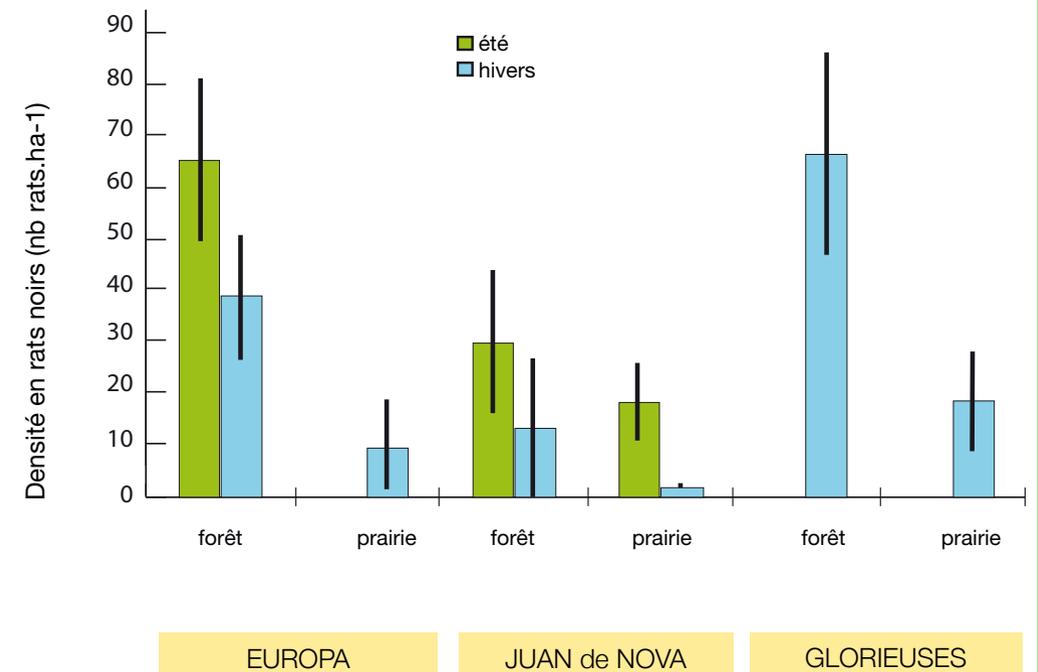
Les chats de Juan de Nova exercent une très forte prédation sur les oiseaux marins, en particulier pendant la saison de reproduction de ces derniers. Le reste de l'année, ils consomment essentiellement des rats, des souris, des reptiles (dont 2 espèces indigènes) et des insectes. Les chats des Glorieuses ne coexistent pas avec des oiseaux marins. En revanche, leur régime alimentaire comporte plus de 20% de reptiles indigènes dont des juvéniles de tortues vertes ainsi que des scinques (3 espèces sont présentes sur l'île dont une endémique est supposée disparue). L'impact des chats sur ces reptiles (en particulier sur les scinques) est probablement très important.

Les chèvres consomment une vaste gamme de végétaux d'Europa, principalement de la strate herbacée mais pas exclusivement puisque plusieurs arbres indigènes sont également broutés très régulièrement dont *Euphorbia stenoclada* et *Ficus marmorata*, des espèces qui constituent l'essentiel de la forêt sèche indigène de l'île. Notons que les chèvres consomment la partie feuillue et les branchages des arbres matures et la totalité des individus juvéniles en cours de croissance de ces deux espèces. Nous n'avons pas mis en évidence de sélectivité alimentaire envers une espèce végétale particulière (indigène ou introduite), les chèvres s'alimentant de manière opportuniste et donc proportionnelle à l'abondance des végétaux disponibles.

Les chouettes effraies d'Europa ont un régime mixte composé d'une forte proportion de proies représentées par des rats noirs (60%) et le reste par des oiseaux marins (35%) et des insectes (5%). Ce régime alimentaire moyen varie spatialement, certaines chouettes étant « spécialisées » sur les oiseaux marins (avec plus de 80% des proies dans cette catégorie) et d'autres sur les rats (>90%). Ces variations de régime

dépendent également de l'abondance des oiseaux marins, qui varie selon les saisons. Ainsi, l'interaction chouette effraie - rats - oiseaux marins à Europa est un cas tout à fait intéressant et caractéristique d'hyper-prédation : en effet, c'est vraisemblablement l'introduction de rats noirs (une proie supplémentaire et abondante) qui est à l'origine de l'augmentation des populations de chouettes effraies, elles-mêmes à l'origine d'une pression supplémentaire sur les oiseaux marins.

Figure 2 : Densité des rats noirs dans les îles Europa, Juan de Nova et Glorieuses en fonction des habitats et des saisons (Ringler 2009)



■ Biologie de la reproduction et démographie des mammifères introduits

Nos travaux ont montré que les rats des trois îles (Juan de Nova, Glorieuse et Europa) ont une morphologie, une biologie de la reproduction, des densités de populations et des variations démographiques différentes. Ces dissemblances reposent probablement sur une combinaison de facteurs liés à des conditions environnementales et à des caractéristiques génétiques (liées à l'historique des introductions) propres à chaque île. Une étude génétique récente réalisée dans le cadre de ce programme (Russell et al. soumis) confirme d'ailleurs que les populations de rats des trois îles ne proviennent pas des mêmes populations de départ.

Les rats d'Europa (probablement originaires de La Réunion) sont de grande taille, ont une reproduction saisonnière massive et vivent en très forte densité. Ceux de Juan de Nova provenant vraisemblablement de Madagascar sont plus petits, ont une reproduction continue tout au long de l'année et ont une densité 2 à 3 fois plus faible que ceux d'Europa (variable selon les habitats). Ceux de la Grande Glorieuse sont relativement proches de ceux de Juan de Nova (ils proviennent également de Madagascar) mais leur densité est plus élevée.

Ces différences de morphologie et de démographie des rats entre les trois îles entraînent des écologies trophiques et donc des impacts sur la faune indigène différents ainsi que des stratégies de lutte différentes.

La biologie de la reproduction et la démographie des chats ont été étudiées essentiellement à Juan de Nova, en parallèle à une opération de réduction de la population. Ainsi tous les chats euthanasiés au cours de cette opération de contrôle ont été analysés. Les résultats de ces analyses suggèrent une population initiale d'environ 90 chats pour toute l'île (soit 18 chats/km²), un sexe ratio équilibré et une structure d'âge stable avec 70% de chats de 2 ans ou moins. La population est actuellement inférieure à 20 chats pour toute l'île et les derniers efforts sont actuellement réalisés pour achever l'éradication (voir ci après). Les chats des Glorieuses n'ont pas été étudiés en détail car trop peu de missions de terrain ont pu être réalisées dans cette île.

Les dénombrements de chèvres réalisés à Europa à différentes périodes de l'année nous permettent d'évaluer la population à environ 450-800 têtes dont plus de 60% de femelles adultes en groupes généralement accompagnées de chevreaux, quelle que soit la saison. La fourchette très large d'estimation de la taille est due à la méthode (transects linéaires dans tous les milieux favorables) et à l'incertitude des comptages réalisés en milieux fermés (forêt sèche à euphorbes), incertitude qui entraîne une grande variabilité des résultats.

■ Impact des mammifères introduits (et des chouettes effraies d'Europa)

L'impact des rats noirs sur les oiseaux marins d'Europa est considérable, en particulier pour les espèces d'oiseaux marins nichant au sol (pailles-en-queue à brins blancs et pailles-en-queue à brins rouges). Le succès reproducteur (c'est-à-dire la proportion d'oeufs pondus qui aboutissent à la production d'un jeune à l'envol) des oiseaux est inférieur à 8% et la plupart des échecs de reproduction ont lieu quelques jours après l'éclosion, au moment où les poussins sont encore trop faibles pour se défendre contre les prédateurs, mais déjà laissés seuls par leurs parents. C'est pendant cette phase cruciale de la croissance des poussins d'oiseaux marins qu'ont lieu plus de 60% des échecs. Des observations directes et des comparaisons de secteurs dératés ou naturellement inaccessibles aux rats ou aux chouettes effraies prouvent que les rats sont la première cause de ces échecs, la deuxième étant la prédation par les chouettes effraies et la troisième par des corbeaux pies. En revanche, les adultes d'oiseaux marins d'Europa ne sont pas impactés par les rats noirs.

Les recensements des colonies d'oiseaux marins réalisés en 2008 et 2009 dans le cadre du présent programme montrent une réduction de 20 à 40% des effectifs des deux espèces de pailles-en-queue d'Europa par rapport aux précédents recensements (réalisés

entre 1995 et 1997, voir résultats détaillés). Les effectifs des autres espèces d'oiseaux sont relativement stables. Cette dynamique extrêmement préoccupante est discutée plus loin.

Les chèvres ont très vraisemblablement un impact sur la régénération de la forêt sèche à *Euphorbia stenoclada*, unique habitat de reproduction des frégates (2 espèces) et des fous (1 espèce) d'Europa. Cependant, un autre élément perturbateur a également impacté très fortement la végétation pendant notre étude, à savoir le passage d'un cyclone tropical intense en février 2008 qui a provoqué de nombreux chablis. Dans ce contexte naturellement fragilisé, il est à craindre que la régénération post-cyclone soit ralentie voire stoppée par l'impact des chèvres. Ainsi, même si les cyclones périodiques font partie de l'environnement naturel d'une île tropicale, les effets conjugués de ces perturbations naturelles et de perturbations d'origine anthropiques (herbivorie) peuvent déséquilibrer le système et conduire à la disparition progressive de la forêt. Malheureusement nous avons trop peu de données anciennes pour comparer la structure actuelle de la forêt avec ce qu'elle était il y a 50 ou 100 ans.

À Juan de Nova, les chats exercent une prédation très forte sur les sternes fuligineuses. Contrairement aux rats, les chats s'attaquent aux poussins mais aussi aux adultes, ce qui est beaucoup plus impactant d'un point de vue démographique. Les sternes fuligineuses sont relativement protégées de l'impact des chats du fait de leur nombre très important (2 millions de couples) : même si plusieurs milliers de sternes sont tuées chaque année par les chats, la colonie se maintient car l'effet démographique est dilué. Ne comptant que 250 couples, la sterne huppée, une espèce qui niche également à Juan de Nova, s'avère en revanche très sensible à la prédation par les chats. Par ailleurs, il est possible que d'autres espèces d'oiseaux marins aient été exterminées par les chats par le passé. Comme il n'existe aucun texte ancien sur la faune et la flore de l'île avant les introductions successives qu'elle a subies, nous ne pouvons vérifier cette hypothèse. Cependant, la structure des communautés d'oiseaux marins des îles avoisinantes indique que Juan de Nova a probablement abrité historiquement des populations de pailles-en-queue, de puffins, de frégates, de fous, de sternes (en plus des sternes actuelles), etc. qui ont vraisemblablement disparu suite aux effets conjoints des chats, des rats et de la destruction de leurs habitats.

Les rats de Juan de Nova ont probablement moins d'impact sur les oiseaux marins que ceux d'Europa pour plusieurs raisons : ils sont significativement plus petits et ont par conséquent un régime beaucoup moins orienté vers des vertébrés (qui sont des proies trop grosses). Les résultats du présent programme et d'autres utilisant la méthode des isotopes stables (programme ALIENS, Le Corre *et al.*, en prep.) suggèrent que les rats de Juan de Nova sont essentiellement herbivores, tout comme les souris qui consomment par ailleurs une proportion non négligeable d'insectes.

Aux Glorieuses, les chats ont probablement conduit à la raréfaction des reptiles terrestres indigènes de l'île, voire à l'extinction de l'un d'entre eux.

■ Dynamique des interactions multi-trophiques

Des modèles démographiques multi-spécifiques intégrant une proie indigène (oiseau marin) un super-prédateur introduit (chat), un méso-prédateur (rat) et des ressources

alternatives pour les chats et les rats ont été développés pendant notre programme grâce à une collaboration entre ECOMAR et l'Institut de recherche en mathématiques et informatique appliqué (IREMIA) de La Réunion. Ils ont fait l'objet de 3 publications (voir ci-après). Ces modèles ont montré notamment le très fort impact démographique des chats sur les oiseaux marins et l'incapacité relative des chats à réguler les populations de rats. Ils ont également remis en question l'effet de relâche du méso-prédateur, ce qui nous a permis d'explorer différents scénarios de réhabilitation écologique et de formuler des prédictions de dynamique.

■ Opérations pilotes de réhabilitation

Certaines des opérations de réhabilitation prévues dans le projet ont été réalisées ou sont en cours (contrôle des chats aux Glorieuses, éradication des chats de Juan de Nova), d'autres ont été reportées par le gestionnaire (éradication des chèvres d'Europa, dératisation de Juan de Nova et Europa) pour des raisons essentiellement budgétaires.

Par ailleurs, notre programme a également permis de suivre l'évolution des îles dans lesquelles des opérations de réhabilitation avaient été réalisées juste avant le début du programme (Dératisation de l'île du Lys et de Tromelin respectivement en 2003 et 2005).

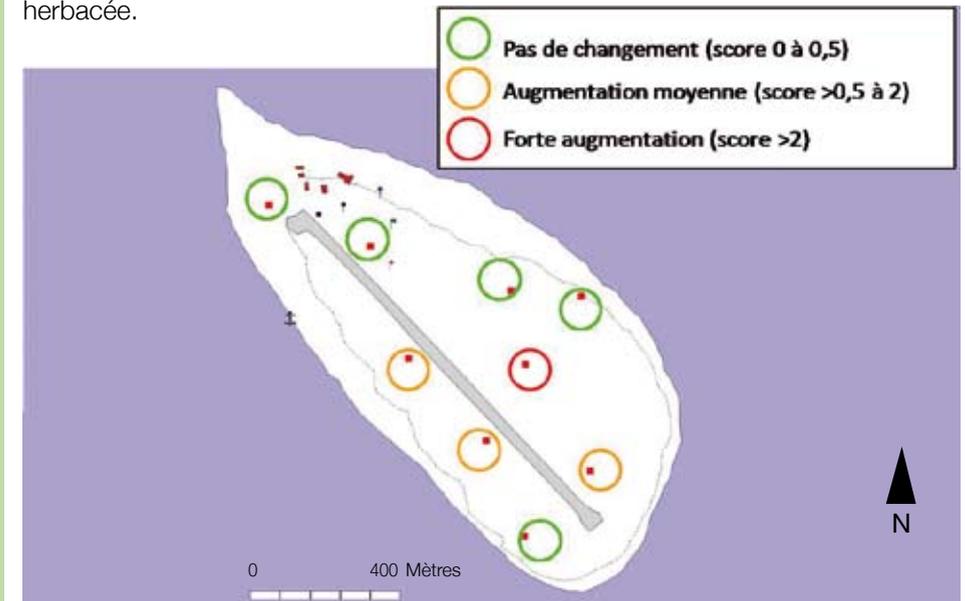
Concernant l'île Tromelin, la dératisation aux anticoagulants des rats surmulots en 2005, accompagnée d'une très forte baisse de la population de souris (mais malheureusement sans éradication), s'est traduit par une augmentation significative de la couverture de la strate herbacée, en particulier dans les secteurs occupés par les oiseaux marins (voir résultats détaillés ci-après). Cette poussée s'explique par le développement d'une plante littorale ubiquiste et très commune, qui pousse en particulier dans les secteurs enrichis en azote (*Portulaca oleracea*). La source d'azote à Tromelin provient des déjections d'oiseaux marins, qui enrichissent le sol toute l'année. Cette plante était probablement régulée par les rats et les souris jusqu'en 2005. Le développement de cette herbacée devrait conduire dans l'avenir à un épaissement de l'humus et donc au développement d'un substrat favorable au reste de la végétation (fourrés indigènes à *Tournefortia argentea* notamment). Par ailleurs, les populations reproductrices d'oiseaux marins ont également crû très rapidement après la dératisation. Ceci n'est vraisemblablement pas dû à une augmentation réelle de la population (il faudra beaucoup plus de temps pour cela car les poussins nés l'année t ne seront adultes reproducteurs qu'à t + 3 ou 4 ans), mais au fait qu'en l'absence de rats, le succès reproducteur des oiseaux marins est meilleur : de ce fait, davantage de couples en cours de reproduction sont présents lors des comptages réguliers réalisés dans l'île.

Quelques temps après la tentative d'éradication, des souris ont été repérées par les météorologistes qui séjournent à Tromelin, ce qui suffit à prouver que l'éradication (des souris) a échoué. Cependant, elles sont restées à un niveau démographique très faible, au moins jusqu'en mai 2009 (dernière mission à Tromelin), puisque nous n'en avons pas vu pendant nos prospections (alors qu'elles étaient très visibles même de jour avant 2005). Le scénario d'une relâche massive des souris après éradication des rats, comme cela a été observé dans d'autres îles ne semble donc pas se dérouler pour l'instant à Tromelin. Nous avons eu très peu d'occasions de séjournier sur l'île du Lys après l'éradication des rats noirs, notamment à cause du développement de la piraterie dans le secteur et de

l'interdiction de réaliser des missions scientifiques au nord du onzième parallèle sud. La seule mission courte réalisée en 2006 n'a pas montré de changement significatif de l'île. Bien entendu, des missions longues devraient y être réalisées à l'avenir (aussitôt que les conditions de sécurité en mer seront rétablies dans la région) afin de mieux étudier la dynamique de cet îlot.

Le contrôle des chats de Juan de Nova a débuté en 2006 et a abouti en 2008 à une réduction de plus de 80% de la population. Afin d'identifier très rapidement une éventuelle relâche des rats et des souris, suite à la « quasi disparition » de leur prédateur, des protocoles de suivis réguliers de la densité de rats et de souris ont été mis en place. Ces derniers n'ayant pas révélé d'augmentation de densité des rats et des souris, l'éradication a été décidée en 2010, en concertation avec les TAAF (elle est en cours actuellement). Il est bien sûr trop tôt pour mesurer les effets de cette éradication des chats sur l'ensemble de l'écosystème mais différents outils ont été mis en place pour en faire un suivi à long terme.

Figure 3 : Effets de la dératisation en 2005 de l'île Tromelin sur la couverture herbacée.



- placettes échantillonnées.
- placettes ayant montré un doublement de la couverture herbacée.
- placettes ayant montré une forte augmentation de la couverture herbacée.
- absence de changement de couverture herbacée.

Légende : Les zones d'augmentation correspondent aux secteurs occupés par les oiseaux marins.

Le contrôle des chats de la Grande Glorieuse a été fait de manière ponctuelle et exploratoire en 2008. Faute de missions régulières dans cette île, nous n'avons pas pu poursuivre. D'autres opérations sont prévues à l'avenir.

■ Mise en place d'indicateurs à long terme

Ce programme était le premier à investiguer en détail et de manière pluridisciplinaire l'impact des mammifères introduits dans les Iles Eparses et à étudier la dynamique de ces écosystèmes « simplifiés ». Nous avons donc adapté et mis en place, en concertation avec le gestionnaire, des indicateurs numériques visant à quantifier cette dynamique à long terme. Ceci concerne les principaux compartiments des écosystèmes : végétation ; entomofaune ; herpétofaune ; avifaune (marine essentiellement, l'avifaune terrestre étant soit absente soit très faiblement représentée) ; mammifères introduits.

Végétation

Le Conservatoire national botanique de Mascarin (CNBM), partenaire de notre programme, à un agrément avec les TAAF et le ministère du Développement durable pour réaliser le suivi de la végétation des Iles Eparses. Des relevés phytosociologiques géoréférencés (étude des communautés végétales basée sur des listes floristiques) ont été réalisés à Europa, Glorieuse et Juan de Nova. Ces relevés et l'analyse des photographies aériennes ont permis de réaliser des cartes de végétation. La répétition périodique de ces relevés aux mêmes emplacements permettra de suivre la dynamique de la végétation à l'avenir. Concernant Tromelin, qui n'a pas été étudié par le CNBM, l'équipe d'ECOMAR a mis en place des placettes permanentes géoréférencées et des collections de photographies numériques datées et géoréférencées qui permettent de mesurer le recouvrement et la diversité végétale. Ce dispositif mis en place au moment de la dératisation de 2005, est répété le plus régulièrement possible, en même temps que les dénombrements d'oiseaux marins.

Entomofaune

Cette partie du programme a été portée par l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP) et le Muséum d'Histoire naturelle de La Réunion. Il s'agissait d'étudier l'impact respectif des mammifères introduits et des oiseaux marins sur l'entomofaune du sol de l'île Europa, et de mettre en place une méthodologie standardisée pour le suivi de l'entomofaune à long terme. Des sites de piégeage standard (pitfall) ont été positionnés et géoréférencés dans différents secteurs de l'île, ces secteurs étant différemment occupés par les chèvres (avec ou sans) ou les oiseaux marins (avec ou sans). Cette méthodologie pourra être suivie et répétée dans le cadre du suivi à long terme de l'île, notamment après les éventuelles opérations d'éradication des chèvres et des rats d'Europa. Concernant les autres îles, l'entomofaune a été étudiée de manière essentiellement qualitative par le Muséum d'Histoire naturelle et l'IMEP. Un état des lieux (liste d'espèces toujours en cours de finalisation) existe pour chaque île. Il pourra servir de base pour un suivi qualitatif à long terme de l'entomofaune. Ainsi, les approches quantitatives (Europa) et qualitatives (autres îles) permettront de suivre l'évolution de l'entomofaune des Iles Eparses à l'avenir.

Herpétofaune terrestre

Un protocole de suivi de l'herpétofaune terrestre a été mis en place à Juan de Nova, afin de mesurer les effets du contrôle puis de l'éradication des chats de cette île sur les scinques. Ce protocole consiste à faire des transects linéaires standardisés (en durée et en distance parcourue) dans les différents habitats de l'île et à dénombrer les différentes espèces de scinques. Ce protocole assez simple sera répété à chaque mission future, afin de quantifier l'augmentation prévisible de ces reptiles après éradication définitive de leur prédateur principal.

Si l'éradication des chats de Grande Glorieuse était réalisée, nous proposons bien entendu de mettre en place le même protocole de suivi des reptiles.

Avifaune

- Oiseaux marins

Les données sur les populations reproductrices d'oiseaux marins (localisation des colonies, taille des populations) des îles Europa, Tromelin et Juan de Nova ont été actualisées pendant le présent programme. Une base de données (système d'information géographique SIG) de tous les points de comptage et de toutes les colonies de reproduction a été établie pour chaque île. Elle est particulièrement bien documentée pour Europa, où les enjeux de conservation des oiseaux marins sont les plus importants. Europa est en effet une des rares îles de l'océan Indien abritant encore une communauté d'oiseaux marins tropicaux très diversifiée avec des espèces extrêmement vulnérables comme les frégates et les paille-en-queue notamment. Cette base de données a permis de quantifier l'évolution numérique des différentes populations dont il a été question dans le paragraphe « Impact des mammifères introduits » (voir plus haut). Elle servira également pour le suivi futur des populations d'oiseaux marins des différentes îles.

Une base de données démographiques (données de captures – marquage – recaptures ; suivi des succès reproducteurs de nids géoréférencés) a également été mise en place à Europa (et le même projet est en cours à Tromelin). Elle permettra de mesurer l'évolution des paramètres démographiques (survie, reproduction) des espèces sensibles à la prédation par les rats notamment (paille-en-queue notamment).

- Oiseaux terrestres

Les oiseaux terrestres sont très faiblement représentés dans les Iles Eparses et ne constituent en général pas un enjeu majeur de conservation. En effet, les espèces présentes sont soit introduites soit indigènes mais largement répandues à Madagascar. La seule exception est la présence à Europa d'une petite population nicheuse du crabier malgache (*Ardeola idae*), espèce classée Vulnérable par l'IUCN et pour lequel un plan d'action régional (océan Indien occidental) est en cours de conception. Tromelin et l'île du Lys n'ont aucune espèce terrestre nicheuse, Juan de Nova en possède 9 dont 5 introduites, La Grande Glorieuse en abrite 8 (dont 2 introduites) et Europa 5 (toutes indigènes). Nous n'avons pas mis en place de protocole de monitoring dédié pour cette partie de l'avifaune, à deux exceptions près, les chouettes effraies et les corbeaux pies. Nous avons dénombré et géoréférencé tous les sites de nids de chouettes effraies d'Europa, notamment afin d'évaluer leur impact sur leurs proies indigènes (oiseaux marins) et introduites (rats noirs). De même, nous avons réalisé des comptages standardisés par

transects linéaires des corbeaux pies d'Europa (où ils sont très abondants et très impactant pour la faune indigène) et de Juan de Nova (où ils sont rares) afin de suivre ces populations et de proposer éventuellement des mesures de contrôle.

- Mammifères introduits

Des protocoles standardisés de suivi des populations de mammifères introduits ont été mis en place dans toutes les îles. L'objectif est notamment de suivre la dynamique des populations (de rongeurs notamment) après éradication de leurs prédateurs introduits (chats à Juan de Nova et Glorieuse) ou de leurs compétiteurs (interactions rats-souris à Tromelin).

Les protocoles de suivi des rongeurs consistent à réaliser des séances de captures – marquages – recaptures sur des sites géoréférencés et représentatifs des différents habitats de l'île. Cette méthode permet (et permettra à l'avenir) de suivre l'abondance des rongeurs et donc de détecter de manière très fiable une éventuelle « explosion » de ces populations suite à l'éradication des chats (en cours à Juan de Nova, en projet à La Grande Glorieuse). A notre connaissance, c'est la première fois qu'un tel dispositif est mis en place dans une île pour suivre les effets de l'éradication des chats.

Le même dispositif est en cours de mise en place à Tromelin pour réaliser le suivi de la population de souris suite à l'éradication des rats.

Concernant les chats de Juan de Nova, l'objectif est l'éradication définitive. Cependant, nous ne pourrons être certain du succès de cette éradication qu'après plusieurs mois voire des années de surveillance systématique de la moindre trace de chat. Aussi, en concertation avec les TAAF, un protocole de surveillance et d'alerte est en cours de mise en place pour :

- 1) être en mesure de localiser très rapidement la moindre preuve de présence d'un chat
- 2) pouvoir, le cas échéant, déployer les moyens suffisants pour éliminer ces éventuels « survivants ».

Le même dispositif sera mis en place aux Glorieuses après les prochaines missions d'éradication des chats (la première étant prévue fin 2010).

Les chèvres d'Europa seront suivies à l'avenir selon le même protocole que ce qui a été réalisé jusqu'à présent (transects linéaires), en attendant un éventuel programme d'éradication.

Conclusions - Perspectives

Notre programme centré sur les invasions biologiques des Iles Eparses par les mammifères introduits alliait une composante descriptive portée par d'importantes investigations de terrain et une composante modélisatrice et prédictive basée sur le développement de modèles multi-trophiques paramétrés par les résultats de terrain. Cette interface entre la réalité du terrain et l'approche théorique constitue un atout indéniable que nous avons commencé à valoriser et que nous allons continuer à valoriser. Cette approche est très rarement adoptée dans les études sur les invasions biologiques, les équipes de recherche favorisant généralement l'une ou l'autre mais

alliant rarement les deux. De ce fait, nos résultats (certains publiés, d'autres en cours de publication) ont une portée générale qui dépasse largement le cas particulier des Iles Eparses.

Ainsi, à la suite de ce programme, nous avons été invités à participer à plusieurs synthèses mondiales sur l'impact des mammifères introduits dans les écosystèmes insulaires ainsi qu'à la rédaction d'un ouvrage intitulé « Seabird Islands : Ecology, Invasion, Restauration ». Il traite des interactions, en milieu insulaire, entre les oiseaux marins et les invasions biologiques.

L'autre aspect original de notre programme est son caractère pluridisciplinaire. En associant plusieurs structures complémentaires, nous avons placé l'étude des mammifères introduits dans les Iles Eparses dans un contexte écosystémique global incluant la composante végétale, l'entomofaune ainsi que la faune de vertébrés. Là encore, cette approche pluridisciplinaire est relativement novatrice et pourrait inspirer de nombreuses applications dans d'autres contextes insulaires.

De par sa conception, sa réalisation et ses perspectives, l'interface que nous avons mis en place constitue la dernière originalité de notre programme. Accessible à nos équipes de recherche et au gestionnaire de ces îles (l'administration des TAAF), cette interface nous a permis notamment d'orienter nos travaux de recherche vers des aspects très opérationnels (proposition argumentée d'actions de réhabilitation écologique, quantification des effets non souhaités et mesure des risques, mise en place d'outils de suivi à long terme).

Ce programme ouvre de nombreuses perspectives, certaines étant d'ailleurs en voie de réalisation puisqu'une thèse sur les invasions biologiques par les mammifères introduits dans les Iles Eparses et à La Réunion a démarré en octobre 2009 à l'université de La Réunion.

Comme initialement présenté lors de la soumission de notre proposition de recherche, ce programme pose les bases d'un suivi à long terme des Iles Eparses suite à des opérations de réhabilitation écologique. Même si toutes les opérations de réhabilitation n'ont pas été réalisées par le gestionnaire, celles qui l'ont été ou qui sont en passe de l'être reposent sur un état initial extrêmement précis et sur une méthodologie de suivi adaptée au contexte.

Nos résultats ouvrent des perspectives de recherche appliquée à la gestion de la biodiversité insulaire tout à fait passionnantes, notamment pour les transposer des écosystèmes insulaires beaucoup plus grands et complexes, comme celui de La Réunion. C'est la prochaine étape que nous préparons actuellement avec les organismes gestionnaires des espèces et des espaces concernés, à savoir le Parc national de La Réunion et le Conservatoire du littoral.

II. Acquis en termes de transfert

Comme indiqué précédemment, notre programme avait une très forte composante appliquée et orientée vers la gestion des espaces naturels remarquables que constituent les Iles Eparses. A ce titre, nous avons conçu des méthodes de suivi opérationnelles et adaptées à chaque île. Nous avons périodiquement transmis nos résultats aux gestionnaires, en général sous la forme de recommandations de gestion. Les résultats ont également été présentés à des gestionnaires d'autres espaces naturels avec lesquels nous collaborons également dans la région, en particulier le Parc national de la Réunion et le Conservatoire du Littoral – ces derniers sont en effet confrontés à des problématiques analogues dans leurs espaces respectifs.

Enfin, ce programme, réalisé conjointement avec le projet ALIENS de l'Agence nationale de la recherche (ANR), nous a permis d'acquérir localement une forte expérience dans le domaine des invasions biologiques de mammifères en milieu insulaire tropical, expérience qui manquait singulièrement dans les îles françaises de l'océan Indien (à ce titre, le programme a servi de «levier» pour renforcer nos propres capacités).

III. Liste des principales valorisations des recherches

Publications réalisées ou en préparation dans le cadre direct du présent programme

Bonnaud E., Medina F. M., Vidal E., Nogales M., Tershy B., Zavaleta E., Donlan J., Keitt B., Le Corre M., Horwath S. V., Fitzgerald B. M. The Diet of Feral Cats on Islands : A Review and a Call for More Complete Studies. *Biological Invasions*. Sous presse.

Le Corre M., 2008. Cats, rats and seabirds. *Nature* 451 : 134-135.

Le Corre et al. (ordre et nombre des auteurs non déterminés) Browsing selectivity and Impact of feral goats on the native forest of Europa Island.

Le Corre et al. (ordre et nombre des auteurs non déterminés) Trophic interaction in a multiinvaded tropical island : a case study using stable isotope analysis.

Medina F. M., Bonnaud E., Nogales N., Vidal E., Tershy B., Zavaleta E., Donlan J., Keitt B., Le Corre M., Horwath S. & Fitzgerald B. M. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. Soumis.

Peck D., Faulquier L., Pinet P., Jaquemet S., & Le Corre M. 2008. Feral cat diet and impact on sooty terns at Juan de Nova Island, Mozambique Channel. *Animal*

Conservation 11(1) : 65-74.

Russell J.C., Lecomte V., Dumont Y., & Le Corre M. 2009. Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. *Ecological Modelling* 220 : 1098-1104.

Russell J. D., Ringler A., Trombini, Le Corre M. Island syndrome and population dynamics of introduced rats. Soumis.

Russell J., Gleeson D. M., & Le Corre M. The origin of *Rattus rattus* on the Îles Éparses, Western Indian Ocean. Soumis.

Russell J. & Le Corre M. (2009) Introduced mammal impacts on seabirds of the Iles Eparses, Western Indian Ocean. *Marine Ornithology* 37 : 121-129.

Publications connexes réalisées sur le même thème et ayant bénéficié de la synergie du présent programme

Bonnaud E., Bourgeois K., Vidal E., Legrand J. & Le Corre M. 2009. How can Yelkouan shearwater survive feral cat predation ? A meta-population structure as a solution ? *Population Ecology*.

Dumont Y., Russell J., Lecomte V., Le Corre M. (sous presse) Conservation of endemic seabirds within a multi-predator context : The Barau's Petrel in Réunion Island.

Faulquier L., Fontaine R., Vidal E., Salamolard M., Le Corre M. Feral cats *Felis catus* threaten endangered endemic Barau's Petrel *Pterodroma baraui* at Réunion Island (western Indian Ocean). *Waterbird*.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Bonnaud E., Bourgeois K., Vidal E., Legrand J., Le Corre M. Diet study of an introduced predator reveals an unexpected population structure and reproductive strategy in an endemic long-lived seabird. *Ecology & Behaviour 4th meeting*. Toulouse – France. 14 - 17 avril 2008. Présentation orale.

Bonnaud E., Vidal E., Zavaletta E., Donlan J., Medina F., Nogales M., Tershy B., Keitt B., Le Corre M. Feral cats on worldwide islands : global patterns in the diet of an invasive predator. *21th meeting of the Society for Conservation Biology*. Durban – Afrique du Sud. 1 - 5 juillet 2007. Présentation orale.

Boulet V., La végétation de l'île d'Europa : synthèse et typologie. Séminaire pluridisciplinaire sur la recherche dans les îles éparses. Saint Denis – La Réunion - 13 mars 2008. Présentation orale.

Boulet V., Flore vasculaire d'Europa : diversité, importance patrimoniale, menaces et perspectives conservatoires. *Séminaire pluridisciplinaire sur la recherche dans les îles éparses*. Saint Denis – La Réunion - 13 mars 2008. Présentation orale.

Le Corre M., Peck D., Russell J., Pinet P., Jaquemet S., Dumont Y., Lecomte V., Trombini A., Boulet V., Parnaudeau R., Ribes S., Vidal E., Courchamp F. Impacts des mammifères introduits dans les îles éparses et possibilités de restauration. *Séminaire pluridisciplinaire sur la recherche dans les îles éparses*. Saint Denis – La Réunion - 13 mars 2008. Présentation orale.

Nogales M., Medina F., Bonnaud E., Vidal E., Donlan J., Keitt B., Tershy B., Zavaletta E., Le Corre M. A review of the diet and impacts of feral cats on islands. *Fifth European Congress of Mammalogy*. Sienne, Italie, 21 – 26 septembre 2007. Présentation orale.

Parnaudeau R., Biodiversité entomologique des Iles Eparses. *Séminaire pluridisciplinaire sur la recherche dans les îles éparses*. Saint Denis, La Réunion, 13 mars 2008. Présentation orale.

Pinet P., Lecomte V., Russell J., Le Corre M. Balancing conservation resources for an endangered endemic seabird, the Barau's Petrel on Reunion Island. *Indian Ocean Seabird Conference*. Christmas Island, Australia, 18 – 22 avril 2008. Présentation orale.

Ringler D. & Le Corre M. A regional overview of the impact of feral cats on seabirds of the western Indian Ocean. *International Ornithological Congress*. Brazil, August 2010.

Ringler D., & Le Corre M., Owls, rats and seabird : a case study of hyperpredation process at Europa Island. *First World Seabird Conference*. Victoria – Canada, september 2010.

Russell J., Pinet P., Peck D., Le Corre M. Mesopredator release on islands : Can cats really protect seabirds ? *Indian Ocean Seabird Conference*. Christmas Island – Australia, 18 - 22 avril 2008. Présentation orale.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Fontaine R. (2006) Impact des prédateurs introduits sur le pétrel de Barau (*Pterodroma barau*), oiseau marin endémique de La Réunion. M2 - Université Paul Cézanne. Aix-Marseille.

Lecomte, V. (2007) Interactions multispécifiques et invasions biologiques. Le cas des habitats de reproduction du Pétrel de Barau, oiseau marin endémique de la Réunion. M2 Ecologie Biodiversité Evolution. Universités Paris XI, Pierre & Marie Curie, Ecole Normale Supérieure, AgroParisTech.

Cazanove, G. (2007) Impacts des vertébrés introduits et indigènes sur l'entomofaune de l'île Europa. M2 Biodiversité et EcoSystèmes Tropicaux. Université de La Réunion – IMEP Université Aix Marseille.

Trombini, A. (2007) Ecologie trophique et biologie de la reproduction des rats et leurs impacts en milieu insulaire. M1 Biodiversité et Ecosystèmes Tropicaux. Université de La Réunion.

Héré L. (2008) Etude de l'impact de l'introduction du chat haret sur l'île de Juan de Nova. M1 Biodiversité et EcoSystèmes Tropicaux. Université de La Réunion.

Ringler, D. (2008) Ecologie trophique et impact des rongeurs introduits en milieu insulaire. Etude préliminaire à leur éradication des îles éparses. M1 Biodiversité et EcoSystèmes Tropicaux. Université de La Réunion.

Ringler, D. (2009) Impact et rôles trophiques des mammifères carnivores introduits dans les Iles Eparses. M2 Biodiversité et EcoSystèmes Tropicaux. Université de La Réunion.

Pinet, P. (en cours, soutenance prévue fin 2010). Ecologie, Dynamique de population et Conservation d'un oiseau marin endémique de La Réunion, le Pétrel de Barau. Thèse Université de La Réunion.

Ringler, D. (en cours soutenance prévue fin 2012). Interactions multitrophiques dans les écosystèmes insulaires tropicaux. Thèse Université de La Réunion.

Communications dans les médias

Participation au documentaire « L'île Miracle » de Christophe Rouvière (3x52').

Participation au documentaire « Europa » réalisé par Thalassa pour France 3.

Participation au documentaire « Les Rats, pirates des îles » en cours de finalisation (réalisation P.E Chaillon & E. Vidal). 52' Production : CNRS Images sollicité.

Communication dans des médias locaux sur la thématique des invasions biologiques (presse écrite, radio).

Expertises

Intervention au Sénat le 5 octobre 2009 à l'occasion du colloque « Iles Eparses, terre d'avenir ». Voir le rapport d'information du Sénat n° 299 rédigé par Monsieur Le Sénateur Christian Cointat (www.senat.fr). Une partie de cette intervention a concerné la problématique des invasions biologiques.

Intervention à l'Institut National d'Ecologie et d'Environnement le 20 novembre 2009 à l'occasion de la réunion de travail de l'INEE sur les Iles Eparses.

Diverses interventions au siège des TAAF, à la DIREN-Réunion, au Conseil Scientifique du Parc National de La Réunion au CSRPN, au Conservatoire du Littoral sur la thématique des Invasions biologiques par des mammifères introduits.

Invitation de Matthieu Le Corre à être membre du groupe d'experts de l'UICN France « Outre Mer ».

Enseignements

Le Corre M., Intervention (novembre 2008) pour les élèves de Terminale S du Lycée Bellepierre à Saint Denis : « Ecologie et conservation du pétrel de Barau ou Comment les maths vont au secours d'un oiseau menacé ».

Le Corre M., (2007, 2008, 2009) Master Biodiversité et écosystèmes tropicaux première et deuxième année - Université de La Réunion : interventions sur les invasions biologiques et la restauration écologique dans le cadre d'un module de dynamique des populations.

Le Corre M., et Ringler D. (2009) Master Biodiversité et écosystèmes tropicaux deuxième année : intervention sur le terrain lors du stage « Stratégie d'échantillonnage en écologie » sur les méthodes de mesure des densités de rongeurs introduits en milieu insulaire.

Impacts des variations géographiques et temporelles sur le fonctionnement des communautés symbiotiques associés à *Acacia mangium* : diversité en zone d'origine, évolution et adaptation en zone d'introduction

Responsables scientifiques

Gilles BENA, IRD

Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes - LSTM, UMR et Laboratoire commun de microbiologie, RD/ISRA/UCAD, Centre de Recherche de Bel-Air, BP 1386, 18524, Dakar, Sénégal.

Mél. : gilles.bena@ird.fr

Yves PRIN, CIRAD

LSTM, UMR, Campus de Baillarguet, TA 10/J 34398 Montpellier cedex.

Mél. : prin@cirad.fr

Autres participants

LSTM, UMR : Marie-Mathilde Perrineau (CIRAD), Christine Le Roux (CIRAD), Antoine Galiana (CIRAD), Robin Duponnois (IRD).

EcoBiotics, Queensland, Australie : P. Reddell.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA, Brésil : Marcos Rodrigues de Faria.

Innoprise Corporation Sdn Bhd, Sabah, Malaisie : Doreen Goh.

Mots-clés

Acacia mangium, *Bradyrhizobium sp.*, ectomycorhize, symbiose, zone d'introduction, évolution.

Objectifs des recherches

Ce projet a pour objectif de répondre aux questions suivantes :

■ Dans une forêt tropicale non perturbée, comment la diversité des symbiotes bactériens fixateurs d'azote avec un arbre a-t-elle évolué en 20 ans ? Peut-on mettre en évidence une variation (augmentation ou baisse) significative de cette diversité, ou son déplacement (changement de fréquence des différents génotypes bactériens) ? Quelles conséquences en tirer sur la gestion et la préservation des ressources génétiques bactériennes symbiotiques ?

■ En zone d'introduction, privé de son cortège symbiotique, avec quelles souches bactériennes et quels champignons mycorhiziens *Acacia mangium* réalise-t-il sa symbiose ? Ces nouveaux partenaires symbiotiques présentent-ils une diversité réduite par rapport à la zone d'origine, et donc un potentiel de sélection et d'adaptation limité ? Ces nouveaux partenaires présentent-ils une efficacité symbiotique plus restreinte, justifiant ainsi des inoculations artificielles lors de la mise en place des plantations ? Inversement, le niveau d'efficacité de fixation atteint par les souches locales après dix ans de plantation suggère-t-il que cette durée est suffisante pour que la sélection naturelle des souches soit efficace, remettant en cause la nécessité de l'inoculation ?

■ Dans le cas où les plantations d'*A. mangium* ont été faites en association avec des souches précédemment sélectionnées, que sont devenues ces souches ? Ont-elles disparu depuis leur introduction, suggérant que l'effet de l'inoculation se restreint aux premiers temps de la plantation ? Ces souches se sont-elles maintenues dans leur intégrité, suggérant inversement un caractère très efficace de la sélection pour leur maintien, et donc soulignant l'intérêt de l'inoculation initiale ? Enfin, observe-t-on une recombinaison de ces souches introduites avec des souches locales, et cette recombinaison touche-t-elle l'îlot symbiotique directement impliqué dans la symbiose ?

■ Dans le cas de recombinaison entre souches locales et souches introduites, la nouvelle souche chimérique présente-t-elle un niveau d'efficacité de fixation identique à la souche initialement introduite ? Inversement, la disparition de la souche initialement introduite est-elle le résultat d'une différence de survie ou de compétition avec les souches locales ?

I. Présentation des travaux

Introduction

Avec environ 1 200 espèces originaires des continents africain, américain et australien, le genre *Acacia sensu lato* est de loin le plus riche de la sous-famille des Mimosaceae (Famille des Légumineuses ou Fabaceae). Il est divisé en trois sous-genres : *Acacia*, *Aculeiferum* et *Phyllodineae*. Des études récentes de phylogénie moléculaire des Mimosoidae menées sur des séquences d'ADN chloroplastique (Lückow *et al.*, 2003) ont permis de confirmer le caractère paraphylétique des acacias avec des divergences très marquées entre les 3 sous-genres. Ces mêmes travaux montrent le caractère monophylétique du sous-genre *Phyllodinae*, parmi lequel sont regroupés les acacias australiens, qui comptent plus de 900 espèces. 3 à 4 d'entre elles (*A. mangium*, *A. auriculiformis*, *A. crassicarpa*) en font le genre le plus planté sous les tropiques - après *Eucalyptus* - avec environ 1,4 millions d'hectares (plantations industrielles) (Cossalter and Pye-Smith, 2003). *Acacia mangium* est l'espèce la plus largement utilisée, avec une productivité annuelle de 15 à 30 m³ par hectare et une exploitation à 7 ans. A partir d'une aire d'origine très limitée et fragmentée dans quelques îlots de forêt dense du nord Queensland, de Papouasie-Nouvelle-Guinée (à 150 kilomètres au nord de l'Australie) et de l'île de Timor (à 500 kilomètres de la côte nord australienne), *A. mangium* a été exporté d'Australie pour la première fois en 1966 : il s'agissait d'un lot de 200 graines récoltées sur un seul arbre, près de Mission Beach dans le nord Queensland, qui ont été plantées en Malaisie et en Indonésie (Awang and Taylor, 1993). Devant les performances exceptionnelles de ces arbres comparées à celles d'essences comme *Eucalyptus deglupta* et *Gmelina arborea*, alors largement utilisées, les premières plantations industrielles pilotes sont mises en place dès 1976, par une compagnie privée du Sabah (deuxième État de Malaisie). Grâce à son adaptabilité et sa productivité, *A. mangium* passe, en une vingtaine d'années, du statut d'espèce sauvage à celui de plante industrielle. Il est utilisé en Asie (Indonésie, Malaisie, Philippines, Chine, Vietnam, Inde, Thaïlande) mais aussi en Afrique (Côte d'Ivoire, Guinée, Madagascar) et en Amérique du Sud (Brésil). Autre élément ayant compté dans le succès de cette espèce : sa capacité à limiter, grâce à la fermeture rapide des canopées en plantation, le développement d'*Imperata cylindrica*, une espèce de graminée très envahissante en Asie du Sud-Est.

A. mangium est une espèce de zone tropicale humide (1 500 à 3 000 mm de pluie annuelle) de faible altitude, dont la hauteur adulte oscille entre 25 et 35 mètres. C'est une espèce dont les vraies feuilles ne sont visibles qu'au stade juvénile, les feuilles adultes étant des pétioles modifiés (ou «phyllodes»). Ses très bonnes performances sur sols érodés et peu fertiles sont généralement attribuées à sa capacité exceptionnelle de développer simultanément des symbioses avec des bactéries du groupe des rhizobiums au sens large (Galiana *et al.*, 1990 ; Nuswantara *et al.*, 1997), des champignons mycorhiziens à vésicules et arbuscules VA (Awang and Taylor, 1993 ; Weber *et al.*, 2005) et des champignons ectomycorhiziens (Founoune *et al.*, 2002 ; Duponnois *et al.*, 2002). Ces symbioses lui confèrent un « plus » adaptatif sérieux dans sa croissance sur sols pauvres. Si les symbioses à mycorhizes VA sont, *a priori*, généralisées chez les légumineuses, la

combinaison fixation d'azote/ectomycorhization n'est connue pour l'ensemble des légumineuses que chez les acacias se limitant d'ailleurs à la sous famille des *Phyllodinae*. Depuis les années 1980, l'utilisation croissante de cette essence a suscité des travaux sur ses partenaires symbiotiques visant, en particulier, à identifier les partenaires bactériens et mycorhiziens les plus efficaces pour promouvoir la productivité au champ, en zones d'introduction.

En 1986, une campagne d'échantillonnage a été menée afin de récolter des graines dans les peuplements naturels du nord Queensland. Par la même occasion, des nodules ont été prélevés sur de nombreux arbres et plusieurs sites (populations) couvrant l'aire de répartition de l'espèce. Ces nodules ont été préservés dans du silicagel. Au cours de sa thèse, A. Galiana (associé à ce projet) a pu isoler 80 souches issues de 7 populations différentes, qui sont actuellement conservées au Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM). Une sélection de souches performantes en termes de fixation d'azote en association avec *A. mangium* a été ensuite réalisée. C'est ainsi que des essais d'inoculations contrôlées avec des souches de rhizobiums sélectionnées en conditions de plantations ont été mis en place dans un grand nombre de pays d'Asie (Malaisie : Frémont *et al.*, 1991 ; Martin Laurent *et al.*, 1998), d'Afrique (Côte d'Ivoire : Galiana *et al.*, 1994 ; Bénin : Galiana *et al.* 1998 ; Madagascar : Prin *et al.*, 2003) et d'Océanie (Iles Cook : Galiana *et al.*, 1998). De manière générale, ces essais ont montré les effets très significatifs de l'inoculation avec des souches sélectionnées dans l'aire d'origine d'*A. mangium* (souches australiennes), permettant d'obtenir des gains de productivité en surface terrière (mesure reflétant directement la production de bois) de l'ordre de 20% - et parfois plus - par rapport au témoin non inoculé (et pourtant nodulé spontanément) (Galiana *et al.*, 1998). Cette nodulation spontanée constitue probablement un frein au développement des pratiques d'inoculation conférant systématiquement à *A. mangium* les « symptômes » d'une bonne activité microbiologique, alors que les performances des souches responsables sont souvent réduites vis à vis de la fixation biologique d'azote. Ainsi, les pratiques d'inoculation contrôlées sont restées extrêmement marginales et limitées à quelques essais, dans toutes les zones d'introduction.

Ce contexte, assez exceptionnel, d'une espèce végétale passée d'un stade « sauvage » (avec une zone d'origine fragmentée et très ponctuelle et à partir d'arbres semenciers originels identifiés et souvent encore en place actuellement dans leur écosystème forestier naturel) au stade industriel en une vingtaine d'années, fait d'*A. mangium* un matériel de choix pour analyser le comportement d'une espèce végétale vis-à-vis de ses partenaires symbiotiques, bactériens et ectomycorhiziens, lors de sa dispersion géographique et au cours du temps. Il est notable qu'une telle étude ne peut se faire que sur une espèce présentant les deux type de symbioses (bactérienne fixatrice d'azote et ectomycorhizienne), et qu'*Acacia mangium* est une des rares légumineuses à posséder cette caractéristique. Nous proposons donc, sur ce modèle, d'étudier l'impact des variations géographiques et temporelles sur le fonctionnement des communautés biologiques en interactions - en confrontant notamment celles des zones d'origine avec celles des zones d'introduction - et d'analyser la dynamique des réseaux d'interactions durables ainsi formés.

Nous pourrions répondre à ces problématiques en réalisant des inventaires de diversité bactérienne symbiotique et ectomycorhizienne dans trois environnements contrastés :

Matériel et méthodes

■ Diversité et évolution des souches bactériennes symbiotiques en zone naturelle d'origine d'*A. mangium*, dans le nord Queensland

La première phase d'échantillonnage des bactéries associées aux populations naturelles d'*A. mangium* avait été réalisée au cours de l'année 1986. Les données d'échantillonnage sont précises (localisations des arbres échantillonnés) et couvre l'aire de répartition de l'espèce en Australie ; nous avons procédé à une seconde phase d'échantillonnage afin de mesurer l'évolution de la diversité bactérienne *in situ* sur 20 ans, à l'échelle du peuplement et à l'échelle de l'individu (arbre par arbre). Ce second échantillonnage a été réalisé en 2007 et 2008, sur tous les sites de 1986, avec un protocole d'isolement identique. Le pouvoir renodulant de tous les isolats de cette étude a été testé systématiquement sur plantes. L'analyse de cette diversité s'est faite par séquençage du gène *recA*, gène de ménage impliqué dans la réparation et la recombinaison de l'ADN. Il n'existe actuellement aucune étude évaluant les modifications génétiques des populations bactériennes symbiotiques du sol en milieu non anthropisé. Ces populations naturelles d'*A. mangium* se trouvent dans des zones protégées et donc faiblement soumises à des perturbations anthropiques directes. Nous proposons ainsi d'évaluer l'évolution « naturelle » de cette diversité, provenant d'effets de sélection, de dérive, voire de migration.

■ Diversité et évolution des souches bactériennes symbiotiques en zone d'introduction (nodulation spontanée)

Au début des années 80, *A. mangium* a été introduit en tant qu'espèce sylvicole dans de nombreux pays de la zone intertropicale. Dans les peuplements où il n'y a pas eu d'inoculations volontaires des plants, nous analyserons la stratégie comportementale d'une même espèce de plante face à des communautés microbiennes édaphiques « allopatriques », à savoir les communautés procaryotiques formant spontanément des nodosités (rhizobiums s.l.) et les communautés eucaryotiques mycorhizant spontanément (champignons ectomycorhiziens). En particulier, nous souhaitons déterminer quelle diversité génétique de souches a pu être « capturée », comparer cette diversité à celle observée dans la zone d'origine de l'espèce, et déterminer si ces souches présentent, comme la théorie le prédit, une effectivité de fixation d'azote plus faible que les souches de la zone d'origine. Des parcelles non inoculées et présentant une nodulation spontanée ont été échantillonnées au Brésil, au Sénégal et en Malaisie. Le pouvoir nodulant de tous les isolats de cette étude a été testé systématiquement sur plantes.

■ Suivi des souches inoculées sur *A. mangium* en parcelles d'essai

Dans le cadre d'une dissémination sympatrique plantes/rhizobiums, nous souhaitons étudier le devenir des souches allogènes introduites. Nous souhaitons savoir si les souches d'origine se sont maintenues en tant que telles, si elles ont disparu du fait d'une moindre valeur sélective ou si des phénomènes de recombinaison entre souches autochtones et allochtones se sont produits, notamment via la formation de clusters associant des souches introduites et locales par rapport aux populations bactériennes locales no-

dulantes, plusieurs années après leur introduction. Les nodules récoltés dans les parcelles inoculées au Brésil, au Sénégal et en Malaisie sont traités et caractérisés de la même manière que pour les parcelles non inoculées.

■ Diversité des champignons ectomycorhiziens associés à *A. mangium* dans les différents sites visités

Les carpophores et des apex ectomycorhizien sont été systématiquement photographiés, récoltés, caractérisés (pour les carpophores) et inventoriés afin d'évaluer les diversités associées à *A. mangium* dans les différentes situations.

Résultats - discussion

■ Evolution de la diversité des bactéries symbiotiques associées à *Acacia mangium* en zone d'origine

Sur les 80 souches australiennes (représentant 21 arbres) isolées en provenance de populations naturelles d'*A. mangium*, 76 ont pu être remises en culture. A partir de la récolte 2007, 103 isolats nouveaux (représentant 26 arbres) ont pu être piégés selon la même méthode qu'en 1986. Cette seconde récolte est complétée par une troisième récolte effectuée en 2009, dans le cadre de la thèse de M^{elle} MM. Perrineau, doctorante au CIRAD, qui travaille sur ce sujet. Pour cette dernière récolte, les isolements et tests de nodulation et caractérisation sont toujours en cours.

Le séquençage du gène *recA* définit ces bactéries symbiotiques comme appartenant à un seul genre : *Bradyrhizobium* et à des espèces se rangeant dans deux des grands groupes de *Bradyrhizobium* : *B. japonicum* et *B. elkanii*, confirmant ainsi que les partenaires symbiotiques naturels d'*A. mangium* dans son aire d'origine sont relativement peu diversifiés (voire « spécifiques » au niveau du genre). Par rapport à ce qui a pu être publiés dans différentes zones d'introduction, où en plus de *Bradyrhizobium*, les genres *Mesorhizobium*, *Rhizobium* (et *Agrobacterium*), *Ochrobactrum* ont pu être décrits comme nodulant *A. mangium* (Clapp *et al.*, 2001 ; Nuswantara *et al.* 1997 ; Ngom *et al.*, 2004). D'après Frémont *et al.*, (1999), les bactéries du groupe de *B. elkanii* seraient plus efficaces que celles du groupe de *B. japonicum*.

Pour l'évolution temporelle sur plus de 20 années et site par site, la comparaison, encore préliminaire, des séquences ne met pas en évidence une structuration géographique claire des souches, ni de structuration particulière entre les souches isolées en 1986 et en 2007. Ce manque d'évolution et de structuration pourrait être lié au fait qu'on ne semble pas, sur les marqueurs moléculaires étudiés, « saturer » la diversité infra générique des bradyrhizobiums impliqués dans la nodulation. Ce serait donc peut être à ce niveau que se révélerait le niveau supérieur de diversité « marquant » l'aire d'origine d'*A. mangium*. Des données moléculaires et statistiques plus poussées, sur un échantillonnage augmenté des isolats de la récolte 2009, sont en cours d'analyse.

■ Au sein des aires d'introduction et sans inoculation artificielle, à quels partenaires bactériens *A. mangium* s'est-il associé ? Existe-il une structuration des populations en fonction de leurs origines géographiques ?

Une campagne d'échantillonnage a été réalisée au Brésil, en 2007 (partenariat avec l'entreprise brésilienne de recherche en agronomie EMBRAPA), pour prélever des sou-

ches provenant de 4 sites non inoculés. Deux de ces quatre sites, ont dû être ré-échantillonnés en 2009 pour compléter les isolats. En Malaisie, grâce au partenariat avec Innoprise Corporation Sdn Bhd, la campagne d'échantillonnage, réalisée sur 3 sites de cette compagnie (Taliwas, Brumas, Luasong), a permis l'obtention de 33 isolats de parcelles non inoculées. Au Sénégal, la campagne d'échantillonnage, réalisée en 2008 (partenariat avec l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA)), a permis d'obtenir 27 isolats sur un site non inoculé (Richard Toll). Enfin, les nodules provenant des différentes campagnes australiennes d'échantillonnage de 2007 et 2009, ont également servi pour comparer ces trois « populations » aux souches issues de l'aire d'origine d'*A. mangium*.

Les résultats obtenus par séquençage du gène *recA* ont montré que *A. mangium* ne s'associe, dans notre échantillonnage, qu'avec des bactéries du genre *Bradyrhizobium*, à l'exception d'un site brésilien où *A. mangium* est également associé au genre *Mesorhizobium*. Nous ne mettons en évidence aucune structuration géographique de la diversité des souches isolées dans différents pays, différents continents (pas de clusters géographiques, par sites, pays ou continents).

■ Dans leurs aires d'introduction et avec inoculation artificielle, comment ont évolué les souches bactériennes introduites ?

Au Brésil, les bactéries issues de 3 sites inoculés par deux souches brésiliennes sélectionnées, ont été isolées en 2007 ou 2009. Dans un seul des trois sites, on retrouve une des deux souches inoculées, 6 ans après leur introduction. En Malaisie, suite à la campagne d'échantillonnage de 2008, les nodules de cinq arbres inoculés par deux souches australiennes ont été analysés. Une des deux souches inoculées a également pu être retrouvée (12 / 37 isolats bactériens, soit dans 32% des nodules) 15 ans après l'inoculation (Martin-Laurent *et al.*, 1999). Au Sénégal, un site inoculé par une souche australienne a été analysé : là aussi, l'inoculum n'a pas pu être détecté. Les souches isolées identifiées comme étant identique à l'inoculum de départ, ont été caractérisées sur deux gènes de ménage autre que *recA* (*dnaK* et *glnII*) ainsi que le gène symbiotique *nodA* afin de mettre en évidence éventuelles recombinaisons génétiques, notamment au sein de l'îlot symbiotique, comme cela est classiquement retrouvé. Nos résultats montrent que les souches inoculum ne semblent pas avoir évolué d'un point de vue génomique.

Ainsi, dans les trois cas d'introduction, le degré de persistance des souches inoculum semble extrêmement variable. Il faut noter qu'en Malaisie et au Sénégal, les inoculums étaient des souches australiennes sélectionnées dans la population isolée par Galiana (1990) : ces inoculums ont systématiquement montré un fort effet promoteur de croissance toujours supérieur aux souches locales éventuellement testées et en tout cas aux témoins non inoculés et pourtant nodulés. Cet effet avait des retombées économiques immédiates en réduisant le temps de pépinière, en améliorant la survie après transplantation et en accélérant la fermeture de la canopée dès la seconde année après transfert au champ, réduisant ainsi considérablement les frais d'entretien de la plantation. Mais si ces inoculums se maintenaient massivement sur les stades jeunes des plants et envahissaient même les parcelles témoins (Prin *et al.*, 2003), notre travail montre qu'ils disparaissent sur des périodes de temps plus longues (plusieurs années). La question d'une succession possible de populations bactériennes nodulantes évoluant avec la phénologie

de la plante reste ouverte. Si les nodules ont souvent été récoltés en Australie sur des arbres âgés, le processus d'isolement utilisé pour les souches australiennes de 1986 a été réalisé par piégeage sur des jeunes plants et a peut-être sélectionné des bactéries plus « spécialisées » des stades phénologiques juvéniles de la plante. A des stades plus âgés, ces bactéries pourraient être relayées par des bactéries locales.

Pour le Brésil, le cas est différent, la législation brésilienne interdisant l'utilisation de bactéries exotiques dans les processus d'inoculation, ce sont des souches brésiliennes, isolées donc de légumineuses brésiliennes, et sélectionnées sur *A. mangium*, qui ont été testées. On ne dispose pas des mêmes données sur le maintien ou non de ces inoculums au champ, même sur des stades jeunes.

■ Symbioses ectomycorhiziennes

En Australie et dans les zones d'introduction, la recherche de carpophores sous *A. mangium* a été poursuivie pendant toute la durée du projet. En Australie, un total de 15 espèces différentes appartenant à 10 genres différents ont pu être identifiées. Au Brésil, 6 carpophores ont été récoltés dont 5 sont du genre *Pisolithus* et de l'espèce *microcarpus*, ce qui paraît original, cette espèce étant plutôt de milieu méditerranéen (l'espèce classiquement rencontrée avec *A. mangium* est *P. albus*). En Malaisie, les carpophores récoltés appartiennent aux genres *Telephora* et *Pisolithus*. Aucun carpophore n'a été trouvé au Sénégal. Dans l'ensemble des zones d'introduction, les carpophores échantillonnés représentent 3 genres différents représentant 4 espèces identifiées ou nouvelles. On n'a pas retrouvé le genre *Pisolithus* en Australie alors qu'il est relativement fréquent en zone d'introduction ; ce genre a pourtant déjà été rapporté comme partenaire d'*A. mangium* en Australie. Une analyse moléculaire des partenaires fongiques présents dans les apex ectomycorhiziens permettrait de confirmer ces niveaux de diversité entre zones d'origine et d'introduction.

Si les essais d'inoculation au champ, en zone d'introduction, avec des souches sélectionnées de champignons ectomycorhiziens, restent encore relativement peu nombreux chez les acacias australiens, les résultats sont toujours très convaincants du point de vue de la productivité végétale que ce soit chez *A. holosericea*, *A. mangium* ou *A. crassicarpa* (Ducouso et al., 2004 ; André et al., 2005 ; Duponnois et Ba, 1999). Il serait donc très intéressant d'isoler d'une part des souches ectomycorhiziennes d'origine australienne et de tester d'autre part la réponse d'*A. mangium* à l'inoculation avec ces souches en zones d'introduction.

Conclusions - perspectives

Que l'on se situe dans l'aire d'origine ou en zone d'introduction c'est bien le genre *Bradyrhizobium* qui est sélectionné par *A. mangium*. Les rapports de nodulation par d'autres genres bactériens (Clapp et al., 2001, Nuswantara et al., 1997, Ngom et al., 2004) correspondraient bien à des situations exceptionnelles, tant aux niveaux environnemental qu'expérimental. Au niveau infragénérique, par contre, les analyses en cours semblent aller dans le sens d'une diversité supérieure en zone d'origine (à confirmer au vu des derniers lots de séquences acquises et des courbes de raréfaction). Dans l'aire d'origine, les analyses de diversité dans un site donné, sur les différentes dates d'échan-

tillonnage, semblent plutôt rebrasser que confirmer les clusters qui pouvaient sembler se profiler sur les souches isolées en 1986 : il semble que la diversité soit en constante évolution ou qu'elle soit encore loin de la saturation. Il ne semble pas y avoir de structuration géographique au sein même de l'aire d'origine. Il ne semble également pas y avoir de structuration géographique à une plus large échelle, incluant les différentes zones d'introduction. Concernant les champignons ectomycorhiziens, la diversité générique, et spécifique des carpophores associés à *A. mangium* semblent beaucoup plus élevées dans l'aire d'origine que dans les zones d'introduction. L'analyse de la diversité moléculaire fongique présente au sein des apex racinaires ectomycorhiziens permettrait de confirmer cette tendance.

II. Acquis en termes de transfert

Acacia mangium fait l'objet de plantations industrielles sur toute la zone intertropicale avec des surfaces de plantation atteignant globalement des centaines de milliers d'hectares. Lorsqu'elles se limitent à des terrains abandonnés par l'agriculture du fait de l'épuisement de sols, de telles plantations peuvent être extrêmement intéressantes, limitant les prélèvements de bois sur les forêts naturelles.

S'agissant d'un ligneux les pratiques sylvicoles passent systématiquement par un stade en pépinière où sont concentrés pendant quelques semaines les jeunes plants, avant leur transfert au champ. Cette phase de pépinière facilite beaucoup les pratiques d'inoculation, réduisant considérablement les volumes d'inoculum nécessaires par rapport à des espèces de grande culture (soja, luzerne...) utilisées en semis direct. Dans ce cadre, de nombreux travaux ont été réalisés, testant l'effet d'inoculums bactériens diversifiés dans des situations géographiques également diversifiées. Des essais de mycorhization des plants avec des champignons arbusculaires et des champignons ectomycorhiziens ont également été réalisés. Systématiquement, les effets promoteurs de la croissance ont été très marqués. Cependant, les inoculations industrielles restent l'exception et s'arrêtent dès que les projets ou les financements extérieurs arrivent à leur terme. Ceci est imputable à plusieurs causes, entre autres la non disponibilité sur le marché d'inoculums dédiés à ces essences, la nodulation et la mycorhization spontanée quasi systématique (parfois, mais pas toujours, efficace) des plants, le surcoût (en temps, en formation, financier) lié à ces pratiques relativement « étrangères » au monde forestier, les législations sur les ressources biologiques et microbiologiques, etc.

Notre travail montre l'intérêt de retourner dans l'aire d'origine de l'espèce pour y explorer le potentiel de souches microbiennes, bactériennes et mycorhiziennes, naturellement associées à *A. mangium*. L'utilisation de souches obtenues par isolement direct de nodules récoltés sur arbres âgés est à explorer pour être en mesure de fournir en inoculum des populations capables de se maintenir tout au long de la vie de l'arbre (qui est assez courte, 7 à 10 ans, en plantation). Ces pratiques devraient être testées préalablement, tant aux niveaux méthodologique qu'économique. L'adaptation des législa-

tions est toutefois un frein à ces pratiques et pose le problème de l'utilisation d'essences exotiques au dépend d'essences locales.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation

Le Roux C., Tentchev D., Prin Y., Goh D., Japarudin Y., Perrineau M. M., Duponnois R., Domergue O., de Lajudie P., and Galiana A.. Bradyrhizobia nodulating the Acacia mangium x A. auriculiformis interspecific hybrid are specific and differ from those associated to both parental species. *Appl. Environ. Microbiol.* Sous presse.

Perrineau M. M., Le Roux C., de Faria S. M., de Carvalho Balieiro F., Galiana A., Prin and Y., Béna G. Genetic diversity and structure of Bradyrhizobium elkanii populations recovered from inoculated and non-inoculated Acacia mangium field trials in Brazil. *Appl. Environ. Microbiol.* Soumis.

Perrineau M. M., Ducouso M., Weber J., Galiana A., Reddell P., Duponnois R., Lee S.K., Bâ A. M., and Prin Y. Ectomycorrhizal symbioses of the nitrogen-fixing tree legume Acacia mangium Wild. *Mycorrhiza*. En préparation.

Perrineau M. M., Galiana A., de Lajudie P., Duponnois R., Béna G., Dreyfus B. and Prin Y. Rhizobia nodulating acacias, in the light of plant molecular phylogeny. Article de synthèse. En préparation.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Perrineau M. M. , Le Roux C., de Faria S., Galiana A., Duponnois R., Béna G. et Prin Y. 2010. Les bactéries symbiotiques associées à Acacia mangium en populations naturelles et introduites, au Brésil. 9^{èmes} Rencontres Plantes-Bactéries – Aussois 2010. 18 - 22 janvier 2010.

Perrineau M. M., Le Roux C., de Faria S., Béna G. and Prin Y. 2010. From spontaneous to inoculant symbiotic nodulation of legume trees : the example of Acacia mangium. *The 13th International Symposium on Microbial Ecology*, Seattle USA.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Mora F. 2007. Diversité des rhizobiums symbiotiques d'Acacia mangium en zone d'origine, évolution et adaptation en zone d'introduction. Stage de 4^{ème} année IUP, UM2, 21 pp.

Taschen E. 2009. Diversité des bactéries symbiotiques associées à Acacia mangium au Brésil. Stage deM1, fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés, UM2, 18 pp.

Corridors de végétation et conservation d'un groupe clé de voûte de la biodiversité au centre d'un réseau d'interactions : le cas des *Ficus* et des communautés associées

Responsable scientifique

Finn KJELLBERG, CNRS

Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive – CEFE, UMR, 1919, route de Mende,
34293 Montpellier Cedex 5

Mél. : finn.kjellberg@cefe.cnrs.fr

Autres participants

Université Antananarivo, Madagascar : Rakouth Bakolimalala, Roger Edmond,
Verohanitra Rafidison

Centre national de recherche appliquée au développement rural – FOFIFA,
Madagascar : Raymond Rabevohitra.

Université de Montpellier II : Julien Renoult, Catherine Soler.

CEFE, UMR, Montpellier : Yildiz Aumeeruddy-Thomas (CNRS), Martine Hossaert
(CNRS).

Laboratoire Dynamiques socio-environnementales et gouvernance des ressources,
UR IRD, Montpellier : Stéphanie Carrière.

Mots-clés

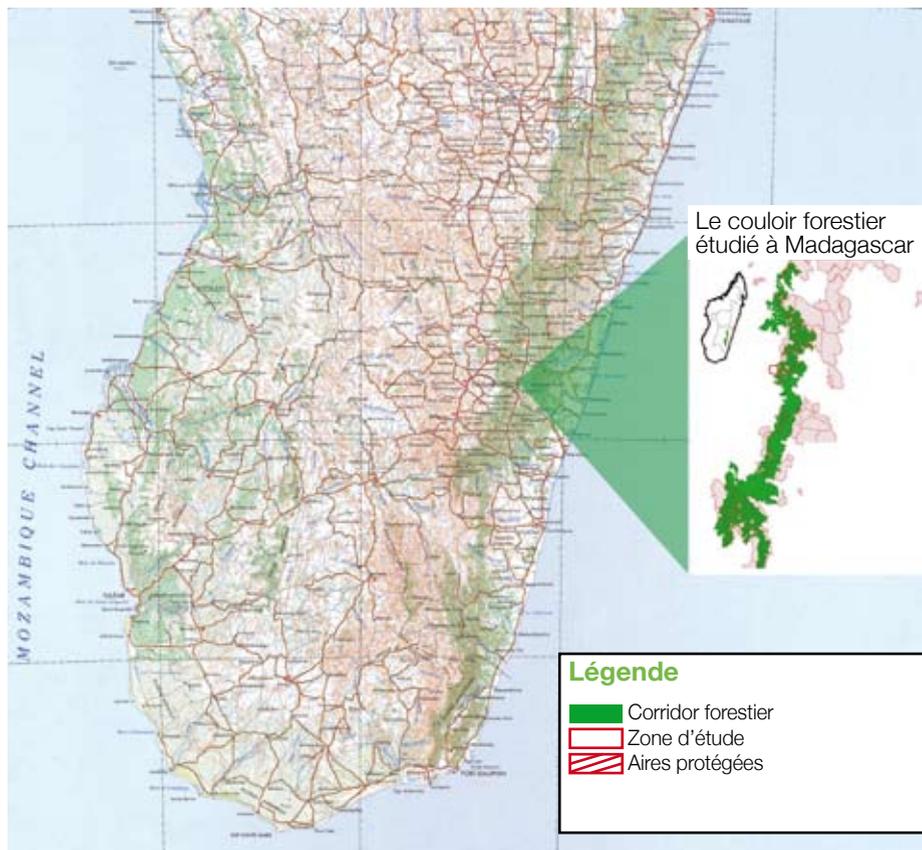
biodiversité, *Ficus*, ethnobiologie, Madagascar, espèce clé de voûte, interactions
interspécifiques, structuration génétique, représentations et usages

Objectifs des recherches

Les aires protégées et leurs projets d'extension jouent un grand rôle dans la gestion
environnementale à Madagascar. Notre projet portait sur la finalité biologique et so-
ciale des corridors de forêt comme outil de gestion des espaces protégés. Les figuiers
sont des marqueurs de l'espace social dans le corridor qui relie les parcs nationaux
de Ranomafana et Andringitra. Les *Ficus* sont au centre de réseaux d'interactions en-
tre des communautés d'insectes associés aux figes, notamment les pollinisateurs. Ils
constituent une ressource clé pour les animaux frugivores assurant la dispersion des
graines de très nombreuses espèces d'arbres. La présence des figuiers dans les corridors

forestiers et dans les territoires agraires, pourrait jouer un rôle important dans le maintien des populations animales et végétales. Par ailleurs, ils sont souvent les seuls arbres à être sauvegardés lors de défrichements en raison de leur rôle symbolique (pouvoir, fécondité, religieux) rôle matériel. Ils ont en effet des usages multiples, techniques (fertilisation des sols, rôle anti-érosif), médicinaux et alimentaires dans les sociétés humaines. Les données empiriques légitimant le concept et le maintien de corridors forestiers pour la conservation sont très limitées et généralement centrées espèces. Bien que les zones corridors soient très souvent habitées, l'impact des pratiques humaines sur les interactions biologiques est pourtant peu connu. Nous avons étudié, sur un site donné, les interactions bioculturelles entre pratiques sociales et culturelles autour des figuiers et interactions biotiques (pollinisation et frugivorie). Ce cadre d'interactions serait à prendre en compte dans les approches de conservation de corridors forestiers.

Figure 1 : Carte du couloir forestier reliant les parcs de Ranomafana et d'Andringitra.



I. Présentation des travaux

Introduction

L'objectif du projet était d'essayer d'analyser comment peut fonctionner un corridor de végétation dans le cadre d'un groupe clé pour la biodiversité, les *Ficus*. Pour ce faire nous souhaitons :

- évaluer le degré d'importance de la mise en place ou du maintien de corridors de végétation pour la conservation des *Ficus* ;
- déterminer, à travers une analyse à la fois biologique et anthropologique, le degré d'importance des systèmes d'exploitation traditionnels associés à un corridor dans le maintien de cette ressource clé, en assurant en particulier la connectivité entre réserves pour les espèces frugivores ;
- fournir des éléments aux organisations gouvernementales et non gouvernementales travaillant sur la zone d'étude pour leur permettre de prendre en compte les points précédents.

Matériel et méthodes

Un échantillonnage de l'ensemble des espèces de figuiers des deux terroirs étudiés et du corridor a été effectué afin d'avoir une première vue d'ensemble de la distribution des figuiers dans un contexte de forêt présentant divers degrés d'anthropisation (forêt âgée, jachères forestières, paysage de terroirs agricoles ouverts comprenant des lambeaux forestiers). Deux terroirs agraires, en pays Betsileo, ont été choisis pour une étude approfondie des volets ethnobiologiques et de génétique des populations : le premier, Ambendrana, est situé à proximité du Parc National Ranomafana et le deuxième, Sahabe, est situé plus au Sud en direction du Parc National d'Andringitra. Par ailleurs, des travaux d'ethnobiologie ont aussi été menés dans le cadre de ce projet à Antananarivo, notamment dans les anciens jardins royaux (Rova) des rois Merina de Madagascar afin de resituer les observations en pays Betsileo à une échelle plus vaste. L'ensemble des figuiers rencontrés a été cartographié (GPS) et les échantillons d'herbier prélevés ont été déposés à Madagascar dans les herbiers de Tzimbazaza (TAN), du Fofifa (TEF) ainsi qu'au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Nous avons entrepris, à la lumière de nos observations de terrain, de réévaluer la taxonomie des *Ficus* de Madagascar en reprenant toutes les descriptions déjà faites de ces espèces et en examinant tous les échantillons d'herbier disponibles - ce travail s'est avéré indispensable pour cerner la réalité des espèces de *Ficus* et leurs limites précises.

Trois espèces à forte valeur socioculturelle (*Ficus lutea*, *tiliifolia*, *reflexa*) et une quatrième (*F. politoria*) espèce de sous bois très liée à la forêt et aux conditions très humides ont ensuite fait l'objet d'un échantillonnage en fonction de critères à la fois sociaux et biologiques. Les critères sociaux distinctifs retenus sont les suivants :

- 1) la présence exclusive de *F. lutea* dans les villages et aux pieds des falaises éloignées du corridor ainsi que l'absence de cet arbre dans les forêts du corridor adjacentes aux deux sites étudiés ;
- 2) le fait que *F. reflexa* soit planté par bouture pour marquer des espaces à forte valeur socioculturelle, notamment les parcs à bœufs ;

3) le fait que *Ficus tiliifolia* soit très répandu dans le terroir, ce qui suggérerait une pratique de maintien de l'arbre après déforestation.

Les zones de terroirs ont été cartographiées finement en prenant en compte les unités paysagères de gestion locale, à savoir la colline avec ses champs secs, sa rizière de bas-fonds et sa forêt recouvrant le sommet, unité de gestion répétitive dans l'ensemble du terroir. Nous avons prélevé des échantillons géo-référencés de l'ensemble des *Ficus* de ces trois espèces dans les terroirs, dans la forêt adjacente et à travers le couloir forestier afin de les analyser génétiquement pour :

1) détecter la présence d'une éventuelle structure génétique spatiale le long du corridor (isolement génétique par la distance).

2) détecter si les individus présents dans les terroirs présentaient une originalité génétique par rapport à ceux de la forêt.

Nous avons inventorié les ligneux se développant sous les *Ficus* isolés (56 relevés dont 22 à Ambendrana et 34 à Ambohimahasina) et des analyses statistiques ont été menées pour évaluer l'effet potentiel de nucléation induit par les *Ficus* - les animaux venant consommer des figues amèneraient des graines qu'ils auraient absorbé en consommant des fruits sur d'autres arbres, notamment en forêt.

Une étudiante en thèse de l'Université d'Antananarivo, Mme Verohanitra Rafidison, a mené des travaux concernant à la fois la prospection des échantillons de *Ficus* en vue des analyses de biologie moléculaire (encadrement assuré par Finn Kjellberg) et des enquêtes ethnobiologiques. Elle a également mené les travaux de terrain sur la nucléation (encadrement assuré par Stéphanie Carrière de l'UR 199 IRD). Sa soutenance est prévue en janvier 2011. Elle est actuellement en poste au Département d'Écologie végétale de l'Université d'Antananarivo.

Des entretiens ont été menés *in situ* auprès des habitants afin de recueillir les éléments nécessaires à l'évaluation de la place, des usages et des fonctions remplies par ces arbres. Ces éléments d'enquêtes ont été complétés par une étude détaillée des savoirs ethnécologiques locaux, des aspects diachroniques des usages, des fonctions, des terminologies et processus de classifications, des discours et des pratiques matérielles et rituelles. Les travaux en sciences sociales ont été complétés par une analyse des rapports des Betsileo à leur territoire et en particulier avec les éléments pérennes (arbres, pierres), forestiers ou inertes grâce à une approche d'anthropologie sociale. Ces études complémentaires ont été menées par Louise Lhoutellier dans le cadre d'un stage de Master 2 en Ethnologie à l'Université Paris Ouest de Nanterre, stage encadré par Sophie Blanchy (Laboratoire d'ethnologie et de sociologie comparative, CNRS, Université de Nanterre) et Yildiz Aumeeruddy-Thomas (CEFE).

Résultats

■ Bases taxonomiques

Nous avons mis à jour et corrigé les étiquettes de tous les échantillons de l'herbier du Fofifa (TEF), presque la totalité de l'herbier de Tzimbazaza (TAN), et une bonne part des indéterminés de Wageningen. Nous avons également identifié des échantillons du Missouri Botanical Garden. Ces herbiers de référence correctement étiquetés permettront d'éviter les problèmes d'identification qui limitent la portée de nombreux travaux récents à Madagascar. Il reste aujourd'hui à mettre de l'ordre dans le groupe de *Ficus*

politoria. Pour ce groupe, notre analyse tant des plantes que des insectes pollinisateurs suggère qu'il y a probablement deux espèces (Rafidison *et al.*, 2010). L'étude morphologique des figuiers et celle des insectes qui leurs sont associés nous permet d'affirmer que le micro-endémisme, pourtant fréquent chez les plantes malgaches, est absent chez les *Ficus*.

■ Génétique des populations

Nous avons génotypé 332 individus de *F. lutea* (8 loci polymorphes), 450 de *F. tiliifolia* (7 loci) et 275 de *F. politoria* (8 loci). Nous ne sommes pas parvenus à transposer nos marqueurs sur *Ficus reflexa*. Les individus ont été récoltés à Ranomafana, Tolongoina, Ikongo, Ikarimbelo et Vondrozo et dans les terroirs de Sahabe et d'Ambendrana. Nous avons aussi analysé des individus à Antananarivo et entre Antananarivo et Tamatave pour disposer de points de calibrage de la différenciation génétique.

Chez toutes les espèces, nous constatons une micro-différenciation génétique locale, forte chez *F. politoria*, moindre chez *F. tiliifolia* et très faible chez *F. lutea* : dans de nombreuses situations, il y a eu recolonisation rapide d'un milieu après abandon culturel (par exemple par *Ficus tiliifolia* dans la forêt jeune du parc de Ranomafana). À plus large échelle (environ 400 km), on constate une absence de différenciation génétique chez *F. lutea*, une différenciation faible chez *F. tiliifolia* et un peu plus marquée chez *F. politoria*. C'est la signature de flux de gènes longue distance. Les résultats sont conformes à l'attendu, plus importants chez le *Ficus* étrangleur (*F. lutea*) et les plus faibles chez le *Ficus* dioïque de sous bois (*F. politoria*). Dans les terroirs, nous n'avons pas observé la présence de clones, ce qui exclut *a priori* la présence d'une multiplication des figuiers par bouturage. Une telle signature est attendue chez *F. reflexa*. Le développement en cours de marqueurs pour cette espèce devrait nous permettre de valider cette prédiction mais aussi d'affiner notre lecture de la pratique du bouturage en observant comment sont distribués les clones en liaison avec les structures sociales. Les enquêtes ethnobiologiques suggèrent que les individus de *Ficus tiliifolia* du terroir sont les survivants des déboisements. Ceci est en accord avec la continuité génétique observée entre terroir et forêt adjacente.

■ Frugivorie, dispersion des graines et effets de nucléation

Les circonstances politiques troublées ont perturbé le déroulement de ce volet du projet. Nos résultats portent de ce fait principalement sur les effets de nucléation. Nous souhaitons savoir d'une part si les animaux consommateurs de figues dans les terroirs amenaient avec eux des graines issues d'autres espèces de plantes et d'autre part dans quelle mesure ce phénomène contribuait à l'implantation de ces dernières sous les *Ficus*. Nous constatons un effet de nucléation bien plus fort à Ambendrana qu'à Sahabe qui pourrait être dû à la présence d'une mosaïque de friches et de cultures. Une analyse plus poussée est en cours pour établir si la proximité de la forêt a un effet déterminant.

■ Ethnobiologie : rôle des espèces de figuiers des terroirs et du corridor dans la société Betsileo

Les données d'ethnobiologie montrent que les figuiers sont des arbres à forte valeur socioculturelle qui constituent des réseaux, reliant le monde des hommes et celui des

ancêtres et des esprits. Ils sont par ailleurs des marqueurs d'histoire, celle des Betsileo et de leur relation aux autres groupes sociaux malgaches. À cause de leur caractère trans-générationnel, leurs usages multiples, concrets et symboliques, les figuiers sont préservés, dans une certaine mesure, dans les terroirs agraires. Les espèces choisies parmi les 10 espèces de figuiers trouvées dans les sites d'études sont 'nonoka' (*Ficus reflexa*), 'voara' (*Ficus tiliifolia*) et 'amontana' (*Ficus lutea*), car une analyse préliminaire a permis de montrer qu'ils représentaient trois grands archétypes du point de vue de leurs usages et de leur histoire sociopolitique.

L'analyse des représentations et des usages de l'ensemble des espèces de *Ficus* sur les 2 sites d'études montre qu'une relation d'analogie relie les hommes et les figuiers, analogie qui découle en partie du latex blanc qui caractérise ces arbres mais également parce que ces arbres peuvent suivre les hommes via les pratiques de bouturage et se lient à la vie des hommes par diverses pratiques rituelles. Les hommes de rang, mais également les roturiers, en faisant pousser ces arbres sur leurs parcs à zébus, entretiennent un lien de proximité avec le surnaturel et le divin. Ainsi, les rituels pratiqués par les guérisseurs locaux - en particulier sur *F. reflexa* - confèrent au figuier un rôle protecteur des hommes et des zébus. Dans ce contexte, *F. reflexa* a un rôle de médiation entre les hommes, les esprits et les ancêtres défunts. Ce rôle de médiation des figuiers ainsi que leur position intermédiaire entre deux éléments des paysages (forêt et rizières, champs et rizières, tombeaux et champs, etc.) tel qu'il a été démontré par Rafidison *et al.* (en préparation) en font ce que nous appelons des espèces « frontières ».

L'analogie Hommes-Figuiers a des conséquences pratiques car ces arbres sont protégés. En effet, toute action sur l'arbre entraînerait des effets pervers immédiats sur les hommes (par exemple assèchement du lait des femmes). Par ailleurs, certaines espèces de figuiers, en particulier *F. tiliifolia* revêtent un caractère identitaire fort. Cette espèce a été sauvegardée lors des défrichements pour l'ouverture de nouveaux espaces agraires au cours de l'histoire du territoire Betsileo, du fait de ses usages multiples : le fruit est mangé, les feuilles fertilisent les sols, il a des usages médicaux pour les maladies les plus importantes de la région et il est pensé comme un élément attirant l'eau dans les sols. Il a donc accompagné la vie des Betsileo dans ce qui constitue localement un élément civilisateur, la transformation du domaine forestier en domaine cultivé. Comme l'évoque un ancien guérisseur, « il n'y a pas de Betsileo sans Voara [*F. tiliifolia*] ». *F. tiliifolia* n'est cependant jamais planté dans le terroir et montre de ce fait des signes forts de vieillissement. Il est par ailleurs parfois coupé lorsqu'il gêne les récoltes. Ainsi, de même que les autres espèces de *Ficus* des terroirs, il occupe essentiellement une position intermédiaire ou frontière entre facettes socioécologiques (entre les champs et la forêt, les jachères et les rizières, etc.).

Ficus reflexa est distribué dans les deux terroirs étudiés, essentiellement dans les villages les plus anciens (pré-Merina) et les villages les plus récents issus du regroupement des villages Betsileo lors de l'annexion de la région par les Merina à la fin du 19^{ème} siècle. Autour des hameaux, il constitue aussi les haies qui empêchent les zébus de piétiner les jardins. Les racines (forotra) du 'nonoka' sont fortes et s'insèrent entre les pierres assurant ainsi la solidité et la durabilité des parois. Planté en même temps que le parc à zébus, l'arbre permet d'établir une relation de continuité entre des lieux de résidence actuels et passés. Contrairement à *F. tiliifolia*, la présence de *F. reflexa* est largement favo-

risée par les hommes alors qu'il est rare dans la forêt sur le versant Ouest du corridor. Enfin, *F. lutea* ('amontana') est essentiellement lié aux espaces anthropisés de longue date situés le plus loin du corridor. Il est plus fréquent dans les sites de résidence des anciens rois Betsileo ou des nobles actuels (Hova). Comme l'évoque un noble d'Ananalava « Venez ! (Avia e !). Viens, Eau ! Et ne tarie plus ! Viens, richesse ! ». Les classes princières marquent les villages de leur présence en plantant l'amontana. Il est transporté par les nobles au cours de leurs migrations, formant progressivement un réseau composé de lieux de prospérité et de pouvoir. À ce jour, nous n'avons cependant pas détecté de clone répandu chez cette espèce : les boutures d'amontana - mode de plantation majoritaire - ont probablement été prélevées sur des individus issus de semis naturels, c'est-à-dire ayant poussé localement et naturellement.

Discussion

Les résultats taxonomiques et génétiques sont concordants. Les *Ficus* sont un groupe de plantes atypiques à Madagascar dans le sens où ce groupe n'est pas différencié en micro-espèces locales : les flux de gènes sont trop forts pour permettre la différenciation. Ce type de plante est particulièrement approprié pour des projets de reforestation ou de mise en place de connectivité entre habitats (effet corridor) car l'homogénéité traduit à la fois de forts flux génétiques (facilité de fonctionnement des populations même à densité faible) et une spécialisation limitée (plantes à habitat plutôt généraliste). De plus l'absence de différenciation permet de limiter les problèmes de pollution génétique de formes locales si on plante des individus issus de pépinières.

Dans les terroirs étudiés, *Ficus tiliifolia* est l'espèce la plus abondante en dehors des zones les plus densément habitées. Les travaux ethnobiologiques et la génétique convergent pour dire que les individus présents en dehors des bosquets de forêt sont les individus qui ont été épargnés lors de l'abattage de la forêt. Ce sont donc des témoins d'un état antérieur, et ils sont voués, à terme, à disparaître si le cycle déforestation/friche est rompu. Ces arbres fructifient régulièrement et peuvent agir comme foyer de nucléation s'ils restent suffisamment proches de la forêt.

En revanche, les travaux d'ethnobiologie montrent que *F. reflexa* sera maintenu dans le paysage. La distribution de chaque espèce sur les territoires obéit à des logiques sociales et symboliques différentes. Ainsi leur usage éventuel comme élément de connectivité entre terroirs agraires et corridors écologiques ne pourrait être envisagé que dans le respect de ces logiques. Du fait de leur caractère socioculturel très chargé, ces espèces ne pourront en effet pas faire l'objet d'un programme de plantation aveugle.

Conclusions - Perspectives

En conclusion, ce projet montre l'intérêt du *Ficus* comme outil de renforcement de la connectivité des milieux ainsi que ses limites. Si les populations locales ont souvent un intérêt pour les *Ficus*, notre enquête montre qu'ils sont cantonnés à des emplacements spécifiques dans le terroir et que les pratiques vis-à-vis des *Ficus* varient au sein d'une région donnée.

II. Acquis en termes de transfert

L'activité de transfert a essentiellement consisté à sensibiliser différents acteurs à l'interface entre réalités biologiques et réalités socioculturelles. Cette activité va se poursuivre à travers la publication des résultats acquis.

L'activité de publication-transfert avait vocation à s'intensifier durant la deuxième moitié du projet. Cette activité a été fortement perturbée par l'interdiction qui a été faite aux chercheurs et étudiants gérés par le CNRS de se rendre à Madagascar pendant 2 ans du fait des incertitudes politiques.

Les acquis en termes de transfert s'organisent également autour de la formation. Le projet aura permis la réalisation de la thèse de Verohanitra Rafidison, assistante au département d'écologie végétale de l'université d'Antananarivo. Il y a là une retombée immédiate en termes de sensibilisation des étudiants malgaches au rôle des sciences de l'homme et des sociétés dans la mise en œuvre de politiques de conservation.

Notre objectif annoncé était de profiter de l'existence de réseaux d'organisations gouvernementales et non gouvernementales denses dans le domaine de la protection de la biodiversité pour les utiliser comme outil de transfert. À Madagascar, nous avons profité de l'existence d'acteurs de la conservation et de la formation sensibilisés à l'intérêt des *Ficus* pour assurer la dynamique de régénération de la forêt et pour la survie d'espèces phares. Nous avons de ce fait pu nous focaliser sur l'acquisition de résultats scientifiques en amont de l'action de ces organisations. Ainsi, par exemple, si des acteurs de la conservation tels que la station de recherche ValBio basé à Ranomafana, l'Organisation Non Gouvernementale Vahatra et le Missouri Botanical Garden sont pleinement convaincus de l'importance des *Ficus* pour les questions de maintien de la biodiversité, ils n'imaginaient pas qu'il pouvait y avoir une quasi absence de micro-endémisme.

Par ailleurs, les acquis scientifiques obtenus nous permettent de participer à la direction de la thèse de Kuaraksa Cherdak (université de Chiang Mai), qui travaille, dans le cadre du FORRU (The Forest Restoration Research Unit), sur des travaux pilotes de reforestation, notamment à partir des *Ficus* et dans le prolongement naturel du projet.

De même, aux Philippines, nous jouons un rôle d'expertise pour Northern Negros Geothermal Project, en liaison avec l'université des Philippines, Diliman (à Quezon City).

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation

Verohanitra Miarivelomalala Rafidison V.M., Raymond Rabevohitra R., Aumeeruddy-Thomas Y., Hossaert-McKey M., Rasplus J.-Y., Kjellberg F. 2010. Notes taxonomiques et identification des *Ficus* malgaches. Accepté dans *Acta Botanica Gallica*.

Cornille A., Rafidison V.M., Bain A., Garcia M., Hossaert-McKey M., Aumeeruddy-Thomas Y., Kjellberg F. Micro-endemism in Madagascar : *Ficus* escape the rule. En préparation pour *Molecular Ecology*.

Rafidison V.M., Bakolimalala R., Carrière-Buchenschutz S., Hossaert-McKey M., Kjellberg F., Aumeeruddy-Thomas Y. *Ficus* trees as frontier species within the agrarian and forest territories of the Betsileo in Madagascar : history, spatiality, local practices and implications for biodiversity management. En préparation pour *Ecology and Society*.

Verohanitra Miarivelomalala Rafidison V.M., Raymond Rabevohitra R., Aumeeruddy-Thomas Y., Hossaert-McKey M., Rasplus J.-Y., Kjellberg F. 2010. Notes taxonomiques et identification des *Ficus* malgaches. Accepté dans *Acta Botanica Gallica*.

Cornille A., Rafidison V.M., Bain A., Garcia M., Hossaert-McKey M., Aumeeruddy-Thomas Y., Kjellberg F. Micro-endemism in Madagascar : *Ficus* escape the rule. En préparation pour *Molecular Ecology*.

Rafidison V.M., Bakolimalala R., Carrière-Buchenschutz S., Hossaert-McKey M., Kjellberg F., Aumeeruddy-Thomas Y. *Ficus* trees as frontier species within the agrarian and forest territories of the Betsileo in Madagascar : history, spatiality, local practices and implications for biodiversity management. En préparation pour *Ecology and Society*.

Colloques/ présentations

Aumeeruddy-Thomas Y., Rafidison V.M., Carrière-Buchenschutz S., Martin E., Hossaert-McKey M., Kjellberg F. 2008. La vie sociale des figuiers de Madagascar : des arbres au cœur de réseaux de connectivité biotiques et sociales. Colloque du Dodo III, Journées francophones des Sciences de la Conservation de la Biodiversité 17 - 19 mars 2008.

Rafidison V.M., Rakouth B., Rajeriarison Ch., Edmond R., Cornille A., Hossaert-McKey M., Kjellberg F., Aumeeruddy-Thomas Y. 2010. Les figuiers (*Ficus* spp.) des terroirs Betsileo et du corridor reliant les parcs nationaux Ranomafana et Andringitra (Madagascar) : pratiques socioculturelles et interactions biotiques. Poster présenté au 19^{ème} congrès de l'AETFAT, 25 - 30 avril 2010, Antananarivo.

Rafidison V.M., Roger E., Rakouth B., Hossaert-McKey M., Aumeeruddy-Thomas Y., Chevallier M.H., Kjellberg F. 2008. Recherches sur les *Ficus* à Madagascar. Présentation orale au Comité de direction de VALBIO, Centre de Formation International pour la Valorisation de la Biodiversité, Ranomafana.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Rafidison V.M. Etudes ethnobiologiques et écologiques des espèces de *Ficus* du corridor Andringitra - Ranomafana : représentations, pratiques, usages et interactions bioculturelles. Thèse de l'université d'Antananarivo, soutenance prévue fin 2010 début 2011.

Cornille A., 2009. Structure spatiale de la diversité génétique neutre chez quatre espèces de figuiers à Madagascar : influence des caractéristiques de dispersion et conséquences en termes de biologie de la conservation. Mémoire de stage de Master 2, Université des Sciences d'Orsay-Paris XI et Ecole normale supérieure de Paris, 29 p.

Lemarchand C. 2008. Evolution des traits des fruits charnus impliqués dans les relations plantes/frugivores à Madagascar. Mémoire de stage de Master 1. Master BGAE, Spécialité Biologie Ecologie Evolution, Université de Montpellier 2.

Lhoutellier L. 2008. Evolutions de marquage et des délimitations de la terre chez les Betsileo de la bordure forestière Sud-Est des hautes-terres de Madagascar. M2 Anthropologie Sociale, Université de Paris X-Nanterre.

Conférences

2009 *Evolutionary consequences of an unusual reproduction system ? Genomic clues to an habitat transition in the Little Fire Ant.* Poster contribution. *Biannual meeting of the ESEB*, Turin, Italie.

2008 *The non-paradoxical invasion of the World tropics by the little fire ant : introduction routes and evolutionary paths.* Oral contribution. *Neobiota : Towards a synthesis. 5th European Conference on Biological Invasions*, Prague, République Tchèque.

Sex and clonality in the little fire ant, Wasmannia auropunctata. Poster contribution. *XXXth PPD Annual Congress of the French Genetical Society*, Rennes, France. Winner of the 3rd poster prize.

Sex and clonality in the little fire ant, Wasmannia auropunctata. Poster contribution. *Annual Meeting of the Society of Molecular Biology and Evolution (SMBE)*, Barcelona, Spain.

2007 *Factors of the little fire ant invasiveness in its native range.* Oral contribution. *IInd French Congress on Biological Invasions & Life-History Traits*, Rennes, France.

Sex and clonality in the little fire ant, Wasmannia auropunctata. Oral contribution. *Colloquium of the French Section of the International Union for the Study of Social Insects*, Toulouse, France.

2006 *Genetic structure and reproductive modes in invasive populations of the little fire ant.* Oral contribution. *XVth Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, Washington D.C., U.S.A.

Expertises/enseignements/autres

Expertise auprès du Missouri Botanical Garden, en vue de la mise à jour du volet *Ficus* de Madagascar du site internet Tropicos.

Expertise (avec co-encadrement d'une thèse) auprès de The Forest Restoration Research Unit (FORRU), basé à Chiang Mai, et qui utilise notamment des *Ficus* dans le cadre de projets de restauration de la forêt.

Enseignements réalisés à l'université d'Antananarivo et à l'université de Montpellier 2 sur la biologie, l'ethnobotanique et la conservation.

Les gorilles : un maillon dans le cycle du virus Ebola en forêt tropicale. Du réservoir à l'homme, mécanismes et conséquences de la maladie

Responsable scientifique

Nelly MENARD, Université de Rennes 1

Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution, ECOBIO, UMR,
Station Biologique de Paimpont, 35380 Paimpont
Mél. : nelly.menard@univ-rennes1.fr

Autres participants

ECOBIO, UMR, Rennes : Pascaline Le Gouar (Université de Rennes 1), Dominique Vallet (CNRS), Eric Petit (Université de Rennes 1), Céline Genton, Peggy Motsch, Quentin Gautier, Guillaume LeFlohic, Audrey Lavandier.

Université de Barcelone, Département de biologie animale, Espagne : Magdalena Bermejo Espinet, José Domingo Rodríguez Teijeiro, Roser Farrés Corell, Víctor Bonet Arbolí.

Université de Brazzaville, République du Congo : Elvis Rodrigue Gabikiny Gambou, Université de Cambridge, Département d'anthropologie biologique, Royaume-Uni : Leslie Knapp.

Mots-clés

Zoonoses, Ebola, gorilles, conditions écologiques, dynamique des populations, génétique des populations.

Objectifs des recherches

- Maintenir une veille épidémiologique sur les populations étudiées dans l'aire des épidémies Ebola du nord-Congo (Parc d'Odzala et sanctuaire de Lossi) ;
- Préciser les facteurs écologiques susceptibles de favoriser l'émergence de la maladie chez les gorilles ;
- Mesurer l'effet des épidémies Ebola sur le potentiel reproducteur des gorilles et la dynamique des populations ;

■ Estimer l'impact de l'effondrement démographique des populations de gorilles en cas d'épidémie sur la diversité génétique de ces dernières et préciser l'effet de ce phénomène sur la redistribution des gènes.

I. Présentation des travaux

Introduction

En forêt tropicale, les variations de densité des populations de gorilles sont liées aux variations naturelles des ressources mais également aux pressions anthropiques comme la chasse ou la déforestation. Phylogénétiquement proches de l'homme et particulièrement sensibles aux maladies qui touche, les grands singes sont menacés par la colonisation anthropique croissante des espaces forestiers. Les gorilles se sont ainsi montrés aussi vulnérables que l'homme au virus Ebola avec plus de 95% de mortalité dans le sanctuaire de Lossi en 2002 et 2003 et dans le Parc d'Odzala-Kokoua en 2004, en République du Congo. Les épidémies ont touché préférentiellement les individus vivant en groupes, c'est-à-dire les femelles et les individus immatures. Les mâles, qui vivent majoritairement en solitaire du fait d'une organisation sociale en harems, ont été mieux préservés. Dans notre projet, nous avons donc voulu préciser :

- 1) les conditions écologiques de la diffusion de la maladie dans les populations de gorilles,
- 2) l'impact du passage de la maladie sur la démographie et la dynamique des populations et leurs capacités de récupérations,
- 3) les conséquences sur la diversité et la distribution des gènes dans ces populations.

Matériel et méthodes

■ Zone d'étude

Les sites étudiés sont le Parc national d'Odzala-Kokoua et le sanctuaire de Lossi en République du Congo. Des études sur des populations de gorilles y sont menées respectivement depuis 2001 et 1995. Ces populations ont été affectées par des épidémies Ebola en 2004 pour Odzala et en 2002 et 2003 pour Lossi. Le sanctuaire de Lossi est composé d'une forêt relativement continue tandis que le Parc d'Odzala est caractérisé par la présence de clairières salifères incluses dans la forêt. Sur ces deux sites, deux populations de gorilles étaient intensivement étudiées et leur dynamique connue au moment des épidémies qui ont décimé plus de 95% de leurs effectifs. Il s'agit de la population visiteuse de la clairière de Lokoué à Odzala et de la population de Lossi implantée à l'ouest de la rivière Ambambara. Parmi les populations de grands singes, ces deux populations sont les seules dont le phénomène brutal d'effondrement démographique a été étudié avant, pendant et après les épisodes épidémiques. Après les épidémies, nous avons étendu nos

observations à deux autres populations périphériques (Romani à Odzala et Lossi à l'est de la rivière Ambambara).

■ Démographie et dynamique des populations

À Lokoué et Romani, l'étude démographique a été abordée par l'observation au mirador des gorilles qui viennent consommer les végétaux riches en minéraux des clairières. Leur composition globale et celle des groupes sociaux a été établie sur la base d'une identification de tous les individus. Tous les événements démographiques ont été notés. À Lossi, en l'absence de clairières, il est impossible d'obtenir des informations de démographie et de dynamique en méthode directe à l'échelle individuelle. Sur ces sites, les données démographiques ont donc été obtenues de façon indirecte par la méthode des transects : la localisation des nids a été relevée, de même que le nombre de nids (indicateur de la taille des groupes). Ces méthodes nous permettent notamment de comparer les différentes populations en termes d'effectifs, de proportion de mâles solitaires et de taille de groupes, des paramètres clés dans le contexte post épidémique.

■ Conditions écologiques favorisant la diffusion de la maladie

Pour apprécier les conditions écologiques favorisant la diffusion de la maladie, une étude comparée de la densité des arbres à fruits dans les deux secteurs de Lossi a été menée : trois transects de 4 km ont été tracés le long desquels la présence des arbres de 35 espèces dont les fruits sont réputés faire partie du régime alimentaire des gorilles a été relevée et leur phénologie décrite.

■ Caractéristiques génétiques des populations

Des fèces fraîches ont été collectées avant et après Ebola dans les quatre populations, soit lors de pistages des groupes ou des solitaires, soit sur les sites de nids lorsqu'il était possible de les localiser tôt le matin (fig. 1). Les extractions d'ADN ont été réalisées à l'aide d'une méthode (2CTAB/PCI) mise au point par notre laboratoire (Vallet *et al.*, 2008). Après avoir génotypé 17 marqueurs microsatellites, nous avons calculé les estimateurs de diversité génétique, les tailles efficaces, les différenciations génétiques entre populations, testé l'existence de signes de sélection et testé la présence d'immigrants.

Résultats

■ Impact démographique de la maladie et modalités de récupération des populations

L'étude démographique réalisée dans les populations de Lokoué et du sanctuaire de Lossi dans lesquelles les effets des épidémies Ebola ont pu être analysés en période post-Ebola montre des caractéristiques communes : des effectifs extrêmement réduits, suite à un effondrement démographique de plus de 95% et une densité très faible (0,2 individus/km²) comparée aux densités connues de ces populations avant épidémies ou d'autres populations de gorilles de plaine (5-10 ind. km²). La proportion de mâles solitaires est élevée (supérieur à 30%) et la taille des groupes reproducteurs très réduite (4 individus en moyenne). De plus, aucun des groupes en période post épidémique ne comprend toutes les classes d'immatures (enfant, juvéniles, subadultes et adolescents à « dos noirs ») caractéristiques d'un groupe social à maturité. Cette signature du passage d'une épidé-

Figure 1 : Localisation des échantillons de fèces collectées



Légende : Les analyses actuellement terminées concernent les échantillons de Lokoué et Lossi-Ouest avant et après épidémie. Celles des échantillons de Romani sont en cours.

mie Ebola est encore décelable pendant 4 à 7 ans selon la population étudiée. A Lokoué, 6 ans après l'épidémie, les effectifs stagnent mais on note une récupération progressive de la structure démographique avec une diminution de la proportion des solitaires et une augmentation de la taille des groupes, dues au départ de quelques mâles, à l'arrivée de quelques femelles et à la reprise de la reproduction. A Lossi par contre, tous les effets de l'épidémie persistent encore 7 ans après, ce qui peut-être du au passage de deux épisodes épidémiques successifs au lieu d'un seul. La récupération des populations est donc très lente comme on pouvait s'y attendre compte tenu du temps de maturation des gorilles.

Les deux autres populations étudiées à Romani et à Lossi (est de la rivière Ambambara), voisines des deux premières, ne présentent aucune des caractéristiques de populations post-Ebola. Plus de 100 gorilles par exemple visitent la clairière de Romani. Les proportions de mâles solitaires, qui varient de 10 à 20%, sont significativement plus faibles que dans des populations ayant subi les épidémies. Les tailles de groupes correspondent à ceux d'autres populations saines (7,5 à 8,9 individus en moyenne). Par ailleurs, tous les types de groupes y sont observés, groupes naissants (harems nouvellement formés avec 1 ou 2 femelles et enfants), groupes à maturité (harems avec un grand nombre de femelles et toutes les classes d'immaturs, enfants, subadultes, juvéniles et dos noirs) et groupes sénescents (harems dont les femelles quittent progressivement le mâle, présence surtout de dos noirs et subadultes). Notre étude précédente à Lokoué en phase pré-épidémique et sur de grands effectifs avait montré une certaine dynamique avec quelques migrations intergroupes de femelles et immatures ainsi que la désintégration de groupes reproducteurs. Cependant, dans l'ensemble, ces groupes restaient assez stables pendant les deux années de suivi. Notre étude sur une période de 6 ans (2005-2010) permet de mettre en évidence une dynamique insoupçonnée des populations à Lokoué et à Romani et une instabilité de la composition des populations. Quelques groupes n'ont pas été revus entre 2006 et 2008 tandis que de nouveaux groupes sont arrivés. Une telle instabilité n'a pas été observée dans des forêts continues et dépourvues de clairières comme celle de Lossi, où les domaines vitaux des groupes étaient stables entre 1995 et 2002. La variabilité des caractéristiques écologiques des sites pourrait expliquer ces différences. Dans les forêts avec clairières, jusqu'à 45 groupes peuvent inclure la même clairière dans leur domaine vital, ce qui peut provoquer une exploitation spatio-temporelle des habitats beaucoup plus instable. Un chevauchement important des domaines vitaux peut entraîner de fortes conditions de compétition et le départ progressif de certains groupes vers d'autres secteurs. A l'inverse, en forêt de Lossi, le domaine vital d'un groupe est à cheval sur seulement 3 - 4 autres domaines.

■ Contexte écologique des épidémies

L'étude démographique met en évidence l'hétérogénéité spatiale de l'émergence et de la diffusion des épidémies Ebola. A Lossi, le secteur est du sanctuaire n'a pas été touché par l'épidémie contrairement au secteur ouest limitrophe. A Romani, dans le Parc d'Odzala, la population ne montre aucun signe du passage de l'épidémie qui a sévit à Lokoué, 20 km au nord-est. L'analyse écologique menée dans les deux secteurs de Lossi montre que le secteur à l'est de la rivière Ambambara est principalement composé d'une forêt marécageuse à sous-bois dense de lianes avec des petites extensions de forêt

mature et de forêt à sous-bois dense de marantacées. Dans le secteur ouest de la rivière, le terrain descend de façon abrupte ce qui empêche la formation de grandes zones marécageuses. La forêt est composée d'un sous-bois dense de marantacées et comprend des petites portions de forêt mature (avec faible sous-bois) et de forêt marécageuse. Chacun des transects réalisés à Lossi comprend une majeure partie de la diversité spécifique globale d'arbres à fruits consommés par les gorilles. Les deux transects réalisés dans la partie ouest de Lossi sont caractérisés par une plus grande richesse spécifique que la partie est et un plus grand nombre d'individus (207 et 234 vs 136). Il semblerait donc que la population de gorilles qui n'a pas été touchée par l'épidémie, à l'est du sanctuaire de Lossi, vit dans une forêt potentiellement moins riche en arbres fruitiers que la population qui a subi l'épidémie. Par ailleurs, nous avons montré une augmentation sensible de la disponibilité en fruits entre la période des pluies et la grande saison sèche, considérée la plus sensible pour l'émergence du virus.

■ Impact de la maladie sur les caractéristiques génétiques des populations

Malgré une importante baisse de la taille efficace* des deux populations suivies à Lokoué et à Lossi (53 à 87% de diminution), les analyses génétiques ne révèlent pas de perte de diversité génétique ou d'augmentation de la consanguinité à court terme après l'épidémie. Ce résultat pourrait s'expliquer par l'immigration de nouveaux individus colonisant les territoires laissés vacants après l'effondrement démographique ou par le fait que le temps entre les échantillonnages pré et post épidémies est trop court pour détecter un signal génétique. La première hypothèse n'a certes pas été confirmée par les tests génétiques mais ces derniers s'avèrent efficaces uniquement pour la détection d'individus migrants de populations bien différenciées génétiquement. L'analyse des derniers échantillons, 6 ans après l'effondrement, permettra d'étudier la seconde hypothèse. Nous avons détecté pour la population de Lossi un changement de structuration génétique de la population post épidémique pour deux loci qui ne peut s'expliquer par une erreur d'échantillonnage ou la dérive génétique. Ce changement de structuration génétique s'explique par une mortalité non aléatoire induite par Ebola dans les populations. Deux processus peuvent expliquer les patrons observés : le premier concerne la mortalité plus importante des individus dans les groupes sociaux que des individus solitaires avec une immigration de mâles solitaires, ceux-ci ayant des capacités de dispersion élevées. Cette hypothèse est en partie confirmée par le changement de composition des échantillons post épidémiques (plus de mâles et de solitaires dans les échantillons post épidémiques de Lossi et Lokoué). Le second processus est la potentielle sélection exercée par le virus dans les populations ; en effet un locus (lié à un gène impliqué dans la coagulation) présente des changements de fréquences alléliques après Ebola, signant ainsi la pression de sélection exercée par le virus.

Pour étudier cette hypothèse, nous avons mis en place un nouveau protocole d'étude de la variabilité de marqueurs génétiques sélectionnés (du complexe d'histocompatibilité majeur) avant et après Ebola à partir d'extraits d'ADN faiblement concentrés.

* Paramètre de mesure des caractéristiques génétiques qui représente un nombre d'individus d'une population contribuant réellement à la diffusion des gènes compte tenu des variances de reproduction entre individus, entre sexes, etc.

Discussion

Certaines conditions écologiques telles que la structure forestière et la disponibilité en arbres fruitiers semblent être de bonnes candidates pour expliquer l'émergence des épidémies Ebola. Par la suite, l'ampleur de la propagation au sein des populations de gorilles (par diffusion intergroupes) dépend probablement de la densité des populations et de la probabilité de rencontre entre les groupes. Nos résultats ne supportent pas l'hypothèse d'un front de diffusion de la maladie auquel les rivières pourraient faire barrière. L'hétérogénéité spatiale d'impact de la maladie observée suggère que les deux hypothèses de propagation, l'existence de foyers épidémiques multiples et un front de propagation par diffusion intergroupes, ne sont sans doute pas exclusives. A un niveau régional, cela conduit à une fragmentation certaine de la population. On peut penser que l'organisation socio-spatiale de la population à une échelle régionale en a été profondément affectée. Les changements de composition des populations de Lokoué et Romani entre 2005 et 2010, qui indiquent que les groupes ne sont pas spatialement stables, pourraient être la conséquence de cette fragmentation. Les mâles solitaires des zones affectées peuvent partir à la recherche de femelles dans les zones peuplées tandis que les groupes peuvent être attirés par des secteurs de moins grande densité. Nous ne pouvons pas non plus exclure que la composition des populations de forêts avec clairières soit plus instable que celles des forêts plus continues en raison de chevauchements des domaines vitaux par de nombreux groupes, entraînant ainsi une plus forte compétition intergroupes comme évoqué plus haut. Seules les comparaisons avec d'autres populations de clairières suivies pendant plusieurs années (Mbeli bai, Wildlife Conservation Society) nous permettront de trancher. Concernant l'effondrement démographique causé par les épidémies Ebola, on observe plusieurs effets similaires dans les populations de Lokoué et Lossi-Ouest : effectifs réduits, proportion anormale de mâles solitaires, petites tailles des groupes et présence de groupes naissants uniquement. Les effets persistent plusieurs années. La combinaison de ces critères pourrait être une piste intéressante pour détecter des signes d'épisodes épidémiques récents dans des populations inconnues. Les effets de l'effondrement démographique sur les caractéristiques génétiques sont probablement « tamponnés » par l'organisation sociale des gorilles avec dispersion partagée des sexes et flux de gènes élevés à une échelle régionale. De ce fait, malgré une réduction de taille efficace, on ne note pas de perte de diversité génétique à court terme. Les effets à plus long terme restent à analyser, notamment du fait de la fragmentation de la population à l'échelle régionale. On peut s'attendre par exemple à une dynamique importante chez les mâles solitaires en âge de créer un harem, avec des migrations des zones touchées par l'épidémie vers des zones non affectées comme celles de Romani et Lossi-Est.

Conclusions - Perspectives

Cette étude montre que la disponibilité en fruits peut être un facteur explicatif pertinent des émergences des épidémies Ebola et conforte l'hypothèse d'une transmission entre mégachiroptères et gorilles. Cela mériterait une étude écologique plus élargie incluant les sites de forêts avec clairières incluses comme Lokoué et Romani. La restauration des populations après un effondrement démographique dû au passage de maladies aussi virulentes qu'Ebola est très lente chez les gorilles. Les effets dans la structure démogra-

phique sont encore visibles 7 ans après et les effectifs stagnent. Compte tenu de l'hétérogénéité spatiale de l'impact d'Ebola et de la fragmentation induite, la dynamique sociale et la dynamique des gènes mériteraient d'être suivies à une échelle régionale, en prenant comme référents les sites affectés et non affectés connus. Par ailleurs, dans la mesure où les épidémies Ebola représentent une forte pression de sélection, l'exploration des loci soumis à sélection est nécessaire pour étudier l'impact de la maladie sur le potentiel évolutif des populations gorilles, en comparaison avec l'étude des loci neutres.

II. Acquis en termes de transfert

Nos résultats sur le fonctionnement dynamique des populations de gorilles permettent de proposer des recommandations en termes de gestion. Ebola s'est propagé de façon très hétérogène dans le parc comme le montrent nos résultats comparés sur deux populations. La population était de forte densité. Dans la mesure où le signal démographique du passage d'une épidémie persiste quelques années, il est donc fortement recommandé aux gestionnaires de planifier des missions régulières de surveillance et de mesure (monitoring systématiques) dans le parc de façon à constituer une base qui permettrait d'y appréhender l'évolution des populations de gorilles. Les populations étudiées étaient les seuls « points zéros* » très bien documentés du parc. La reconstitution d'une population après un crash démographique dû à Ebola est très lente, compte tenu de la durée de maturation des animaux. A ceci se superposent probablement des effets de dynamique sociale qu'il convient de prendre en compte. Dans la mesure où la maladie touche préférentiellement les groupes (donc femelles adultes et immatures), les mâles solitaires en âge de constituer leur harem se trouvent en sureffectifs immédiatement après l'épidémie. Cette situation les a probablement conduits à quitter la zone affectée vers des secteurs non affectés. Donc, contrairement à ce qu'on aurait pu attendre, dans un premier temps, les zones vacantes ont plutôt tendance à se vider qu'à être recolonisées. Ces mouvements de mâles, sur des distances encore inconnues, peuvent contribuer à de forts changements de la distribution des gènes à une échelle régionale. Ils peuvent partiellement expliquer la recrudescence de mâles dans la population de Romani, non affectée par les épidémies.

On peut penser que l'impact de l'épidémie Ebola a été d'autant plus fort que les populations affectées présentaient une forte densité (l'une des plus fortes densités connues). Par ailleurs, les populations de gorilles du parc sont nettement fragilisées vis-à-vis d'autres menaces comme le braconnage. Compte tenu de la lenteur de reconstitution des populations, il y a donc lieu de continuer d'assurer leur surveillance renforcée. Dans la réalité, le développement du parc reposant en partie sur le tourisme de vision, l'intérêt des gestionnaires pour les sites qui ont subi Ebola s'est nettement réduit et des tentatives d'obtention de concessions forestières ont même été faites dans le sanctuaire

* Il s'agit d'un état initial connu à partir duquel il est possible de préciser des modifications démographiques, écologiques ou tout autre aspect. Dans le cas qui nous occupe : démographique.

de Lossi, qui présente la forêt la mieux préservée. La mise en place de gestions participatives avec les villages du sanctuaire de Lossi par l'équipe de M. Bermejo (Cf. liste des participants) a permis de préserver ce site.

Les aires protégées sont importantes pour la conservation des grands singes et le maintien d'un potentiel touristique (lui-même essentiel comme moteur de la conservation du territoire). Leur efficacité pour maintenir des populations viables passe également par la protection des animaux dans les aires périphériques des parcs pour garantir la connectivité des populations au sein de la région. M. Bermejo et son équipe ont mis en place un contexte de conservation communautaire dans la zone d'intervention de notre programme. Il s'agira d'assurer une gestion participative des ressources par les villages, notamment à travers le tourisme de vision des gorilles.

Le développement de la région d'Odzala et du sanctuaire de Lossi dépend en partie de ce type de tourisme de vision des grands singes et des éléphants. Il s'agit d'un tourisme de luxe. Dans le sanctuaire de Lossi, dépourvu de clairières salifères, cinq groupes étudiés par M. Bermejo depuis plusieurs années étaient habitués à l'observateur et constituaient des cibles de prédilection pour les touristes. Les animaux étaient tous connus individuellement, l'histoire démographique des groupes était connue et il était possible de suivre les gorilles en forêt sans les perturber. La clairière salifère de Lokoué constituait un autre pôle très attractif complémentaire dans la mesure où ce site attirait pratiquement chaque jour une communauté d'espèces phares telles les gorilles et les éléphants. Les épidémies d'Ebola qui ont frappé ces deux sites à des périodes différentes montrent clairement la fragilité d'un développement de la région basé sur le tourisme de vision des gorilles. Le glissement de ce tourisme vers d'autres sites actuellement encore épargnés par la maladie reste de toute façon très aléatoire. Nous recommandons plutôt une solution alternative, à savoir la mise en place d'un tourisme de vision intégrant les connaissances des autres espèces et du fonctionnement de l'écosystème forestier et des clairières. En l'absence de gorilles sur les clairières, celles-ci accueillent quotidiennement un grand nombre d'autres espèces de mammifères tels les buffles de forêts, les sitatungas, les antilopes, les potamochères et hylochères, les bongos ainsi qu'une avifaune très riche qui devrait être mise en valeur.

Parallèlement à notre étude sur les gorilles et en concertation avec les gestionnaires du parc, nous avons formé les assistants congolais qui nous accompagnaient à l'acquisition de données sur la fréquentation des salines par les autres espèces de mammifères. L'analyse de ces données s'est avérée cruciale pour l'organisation d'un tourisme de vision (taux de fréquentation des salines par espèce, les périodes de l'année les plus favorables pour les observations, les meilleurs moments de la journée en fonction des périodes de l'année, etc.).

Quatre auxiliaires de recherche ont été formés à la prise de données sur la composition des groupes de gorilles, à l'identification des gorilles, à la connaissance de leur biologie et de leur vie sociale, au suivi des événements démographiques, à l'analyse de la fréquentation des clairières par les animaux, au pistage des gorilles et aux prélèvements d'échantillons de fèces pour les analyses génétiques. Le but était, entre autres, de leur apporter des connaissances qu'ils pourraient mettre à profit lors des missions de monitoring planifiées par les gestionnaires du parc ou en tant que guide touristique (visites organisées par le parc ou en association avec les villageois).

Suite à la présence d'inhibiteurs de PCRs (lors des amplifications d'ADN), nous avons été amenés à développer notre propre méthode d'extraction d'ADN. Nous obtenons désormais une bonne conservation des extraits dans la durée, ce qui posait parfois problème avec les kits Qiagen.

Une méthode mise au point pour les analyses de séquences CMH* (complexe majeur d'histocompatibilité) constitue un bon atout pour estimer le niveau de défenses immunitaires des populations face aux maladies. Une cartographie de la diversité des CMH serait un bon atout de gestion, couplé à des recensements à travers le parc et à des analyses de parasitologie.

Nous avons présenté nos travaux lors d'un séminaire auprès des autorités concernées par la conservation, la gestion des parcs, le développement du tourisme de vision, la formation universitaire. Au total, 20 personnes (ministères, gestionnaires de parcs, universitaires) étaient présentes. Ce séminaire visait à diffuser les connaissances acquises sur la dynamique des populations de gorilles, sur la fragilité de ces populations au regard des épidémies d'Ebola, sur la nécessité de veiller à ce que d'autres menaces (braconnage par exemple) ne se superposent pas aux effets Ebola. Nous souhaitons sensibiliser ces instances à la nécessité d'assurer un suivi de la dynamique des populations et de l'intérêt que représentaient les résultats acquis en termes de gestion et de développement pour les régions concernées par la présence des gorilles.

Nous assurons la formation d'un étudiant congolais en thèse, Monsieur Elvis Rodrigue Gabikiny Gambou qui travaille sur les « Relations entre la fréquentation des salines par les gorilles et les variations des disponibilités en fruits dans la forêt avoisinante ».

M. Bermejo s'est investi dans la formation de pisteurs de haut niveau. Chaque personne formée est bien entendu sensibilisée aux risques liés aux épidémies Ebola et connaît les comportements adaptés en cas de suspicions d'épidémie (signaler au camp central la présence et la position GPS de toute carcasse de grand singe sans approcher, celle-ci est en général détectée par l'odeur, etc.).

Le Parc d'Odzala a souhaité mettre en place une bibliothèque informatisée sur site. Nous avons contribué à cette bibliothèque avec les documents que nous possédions sur le parc (rapports, thèses, publication, etc.).

Dans le cas d'un suivi démographique d'une population de gorilles, nous nous plaçons obligatoirement à un niveau individuel. Nous avons donc mis en place une banque de données de photos d'identifications aisément utilisables par les agents du parc et permettant un suivi des populations étudiées. Ces documents sont par ailleurs utilisés par les gestionnaires lors de la présentation aux différentes instances des objectifs et travaux envisagés sur le parc.

* Désigne en immunologie un système de reconnaissance du soi présent chez la plupart des vertébrés.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation

Le Gouar, P., Vallet D., David L., Bermejo M., Gatti S., Levréro F., Petit E., Ménard N. (2009) How Ebola Impacts Genetics of Western Lowland Gorilla Populations. *PlosOne*. 4(12)E, 8375 1-12.

Vallet D., Petit E., Gatti S., Levréro F., Ménard N. (2008). A new 2CTAB/PCI method improves DNA amplification success from faeces of Mediterranean (Barbary macaques) and tropical (lowland gorillas) primates. *Conserv. Genet.*, 9 :677-680.

Genton C., Bermejo M., Pierre J-S, Le Gouar P., Ménard N., Gorilla population dynamics after an Ebola outbreak. En préparation.

Genton C., Pierre J-S, Le Gouar P., Ménard N. Modelling the recovery capacity of gorilla populations after a demographic crash due to an Ebola outbreak. En préparation.

Bermejo M., Rodriguez DJ., Bonet, V. Farrés, R. Ecological conditions of gorilla populations and Ebola outbreaks. En préparation.

Le Gouar P., Ménard N., Vallet D., Knapp L. A new method for MHC study with non invasive DNA sampling. En préparation.

Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation

Ménard N. (2009) « Les gorilles vont-ils disparaître ? » *Pour la Science* : 384 : 18-19.

Ménard N. (2010). Quel avenir pour les populations de gorilles d'Odzala ? *Canopée*. Sous presse.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Le Gouar P., David L., Bermejo M., Gatti S. Levréro F., Vallet D., Petit E., Ménard N. (2008). Impacts of Ebola on genetic diversity and structure of western lowland gorilla populations in the Republic of Congo. Communication orale au *XXII Congrès International de Primatologie*. Edinburgh, Ecosse 3 - 8 août.

Le Gouar P., David L., Bermejo M., Gatti, S. Levréro F., Vallet D., Petit E., Ménard N. (2008). Impact des épidémies à virus Ebola sur la diversité et la structure génétique

des populations de gorilles de plaine de l'ouest en république du Congo.
Communication orale à la 30^{ème} Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des
Populations. Rennes 25 - 28 août 2008.

Genton C, Gatti S., Levréro F., Cristescu R., Bigot E., Pierre J-S, Ménard N. (2010).
Gorilla population dynamics after an Ebola outbreak. Communication orale au
XXIII Congrès International de Primatologie. Kyoto, Japon 12 - 18 septembre.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Céline Genton : Capacités de récupération et variabilité génétique de populations de
gorilles de plaine de l'ouest après un crash démographique. Thèse d'Université, Ren-
nes1. (soutenance 2011). Encadrement N. Ménard & J-S Pierre.

Audrey Lavandier : Caractéristiques démographiques des populations de gorilles
visiteuses des salines de Lokoué et Romani (Parc d'Odzala, république du Congo).
Rapport de stage, Univ. Montpellier.

Risques entomologiques associés à l'extension de la monoculture de pomme de terre en zone nord-andine

Responsables scientifiques

Stéphane DUPAS, IRD

Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation – LEGS, UMR,
1 av. Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette

Biodiversité et évolution des complexes plantes-insectes ravageurs-antagonistes –
BEI, UR, Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) 12 de Octubre, Quito,
Equateur

Mél. : stephane.dupas@legs.cnrs-gif.fr

Jean-Francois SILVAIN, IRD

UMR LEGS et UR BEI, 1 av. Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette

Mél. : jean-francois.silvain@legs.cnrs-gif.fr

Autres participants

Institución estatal de investigación, certificación y acompañamiento al sector agropecuario nacional, département « Control biológico de plagas agrícolas », Tibaitata (Colombie) : Laura Villamizar, Aristobulo Lopez Avilla, Alba Marina Cotes Prado

BEI, UR IRD, Quito (Equateur) : Jean-Louis Zeddani, Olivier Dangles, Cristián Samaniego, Mauricio, Cáceres, Cristián Changoluisa, Paulina Rosero
Laboratorio de Entomología - QCAZ, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito (Equateur) : Cristián Samaniego, Jalil Manguashca, Romel Montufar.

Mots-clés

Risque entomologiques, invasions biologiques, gestion des habitats, biodiversité, sécurité alimentaire

Objectifs des recherches

Caractériser, à l'aide de l'outil moléculaire, les faunes d'insectes associées aux pommes de terre sauvages et cultivées, ainsi que leurs virus et parasitoïdes antagonistes en zone nord-andine afin de prédire les risques entomologiques associés à l'extension altitudinale de la culture de pomme de terre.

I. Présentation des travaux

Introduction

D'un point de vue économique, la pomme de terre est la quatrième culture mondiale destinée à l'alimentation humaine. En Asie et en Amérique latine, sa consommation est en augmentation (FAOSTAT, 2010). En zone nord-andine, la culture s'étend en altitude sous la pression démographique et la demande citadine. Ainsi, les zones de bosquet sempervirent de montagne (3 000 - 3 400 mètres d'altitude) et de *páramo* (végétation arbustive à herbacée, située entre la forêt et les neiges éternelles entre 3 400 à 4 000 mètres d'altitude) (Sierra, 1999) sont progressivement mises en culture (Robineau *et al.*, 2010). La majorité des 199 espèces de pommes de terre sauvages à tubercule est endémique des régions d'altitude (entre 1 800 et 3 500 mètres) situées entre le Pérou et la Colombie (Hijmans and Spooner, 2001). Avec l'extension de la culture, la croissance du commerce et l'homogénéisation variétale de la pomme de terre, de nouveaux insectes ravageurs d'origine exotique sont apparus aux premiers rangs desquels les espèces des quatre familles suivantes : les lépidoptères Gelechiidae (*Phthorimmaea operculella* (Zeller), *Tecia solanivora* (Povolny) et *Symmetrischema tangolias* (Gyen)), les coléoptères Chrysomelidae (*Epitrix cucumeris*), les homoptères Aphidae et les Thysanoptera Tripidae (*Frankliniella spp.*, *Thrips palmi*).

Les espèces invasives ravageuses des cultures sont en général étudiées pour leur impact direct sur les productions agricoles mais rarement pour leurs impacts indirects sur la biodiversité des zones envahies. Or, les pullulations des ravageurs des cultures ne doivent pas manquer d'interférer avec les plantes sauvages apparentées aux cultures. Des phénomènes de compétitions indirectes entre plantes cultivées et sauvages engendrés par les phytophages invasifs s'attaquant aux deux compartiments se mettent en place. L'objectif premier de ce travail est de caractériser génétiquement, de quantifier et de cartographier les populations de phytophages s'attaquant aux pommes de terre cultivées et sauvages. Le second objectif consiste à caractériser les espèces antagonistes (virus et parasitoïdes) pouvant s'attaquer aux phytophages dans leur aire d'invasion, et à comprendre leur dynamique populationnelle, en relation avec la plante-hôte. Le dernier objectif de cette étude est de déterminer, par une approche semi-expérimentale, si le maintien *in situ* de la diversité des espèces de pommes de terre cultivées et sauvages de la région Nord-andine.

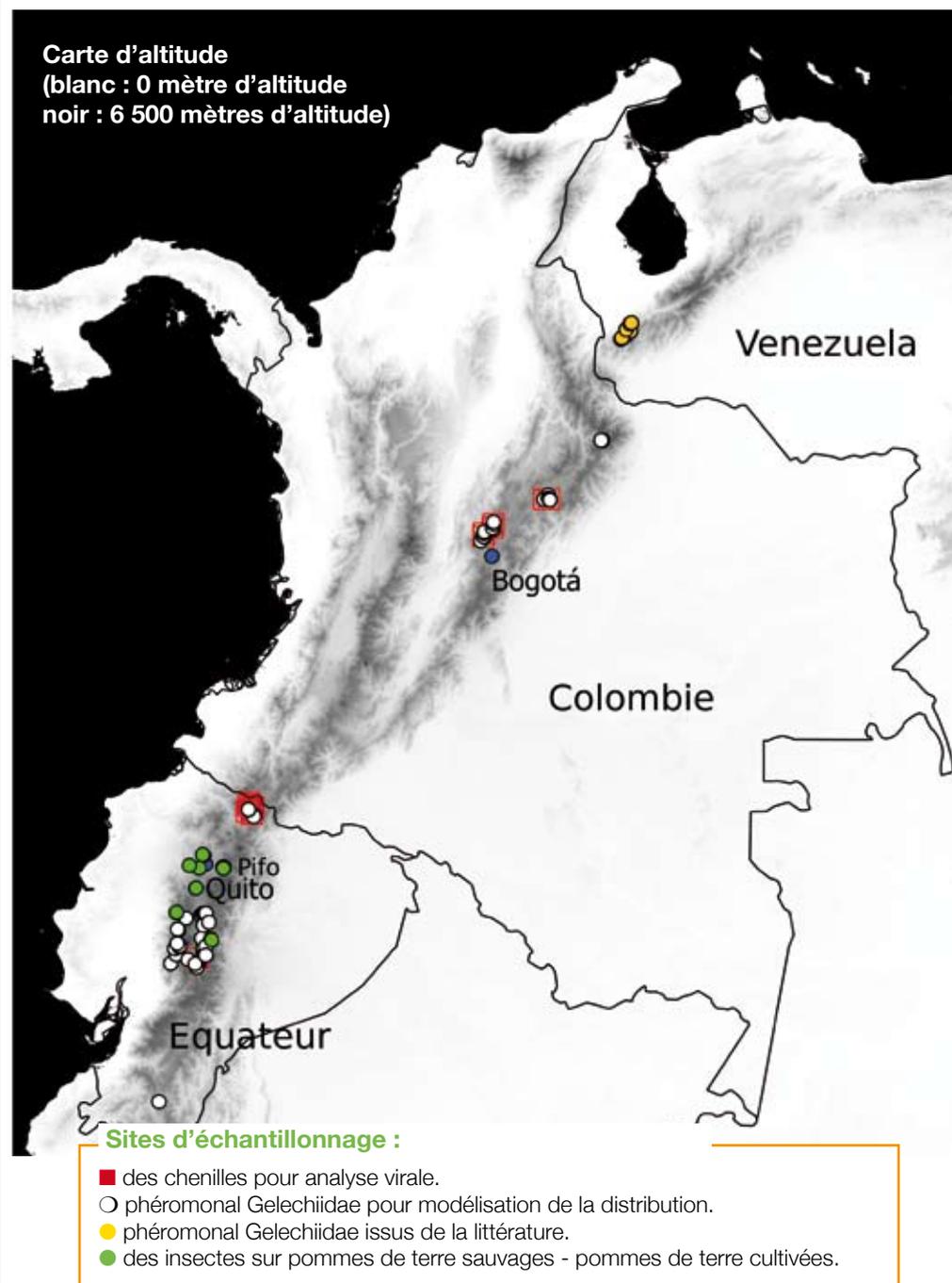
Matériel et méthodes

■ Zone d'étude pour les ravageurs

Les travaux de recherche se sont déroulés dans trois pays différents : Guatemala, Colombie et Equateur.

Au Guatemala (Amérique centrale). Une étude a été menée dans la zone d'origine de *Tecia solanivora* (une espèce de teigne de la famille Gelechiidae), afin d'identifier la

Figure 1 : Sites d'étude des interactions insectes / pommes de terre sauvages et cultivées



plante-hôte sauvage originelle à laquelle elle est associée et ainsi mieux comprendre la nature de sa relation aux plantes sauvages en zone invasive. L'étude s'est, entre autres, portée sur le site de Huehuetenango (département situé à l'ouest du Guatemala), où la culture des tubercules suit encore une forme de culture traditionnelle : celles-ci ne sont pas stockées mais sont laissées enfouies en terre entre les saisons, dans le respect de leur cycle naturel. Les tubercules de pommes de terre sauvages infestés ont été prélevés et ramenés au laboratoire pour l'élevage et l'identification des insectes. Des pièges à phéromones de 4 espèces de Gelechiidae ravageurs de la pomme de terre ont été installés dans les sites de pommes de terre sauvages, à une distance de plus de 500 mètres de toute culture de pommes de terre.

En Colombie (départements du Cundinamarca et de Boyaca). 12 sites ont été définis sur 4 gradients altitudinaux compris entre 2 600 et 3 200 mètres. Des pièges à phéromones des mêmes espèces de Gelechiidae invasifs ont été installés dans les cultures pour mesurer les abondances adultes ; des échantillons de larves ont été prélevés sur tubercule pour l'analyse des virus ; et des pièges à parasitoïdes ont été déposés.

En Equateur. 49 sites répartis sur l'ensemble du pays entre 2 550 et 3 650 mètres d'altitude (42 dans les régions centrales, de 2 550 à 3 650 mètres, 6 à l'extrême nord dans la région du Carchi, de 2 760 à 3 340 mètres et une au sud du pays à Loja, à 2 270 mètres) ont été définis. Des pièges à phéromones des espèces de Gelechiidae invasifs ont été installés et des échantillons d'insectes Gelechiidae, Thripidae, Aphidae et Chrysomelidae (*Epitrix spp.*) ont été collectés sur pommes de terre cultivées et dans les haies avoisinantes, sur l'espèce sauvage *S. nigrescens* (espèce commune sans tubercule). Six autres stations « binôme sauvage et cultivé » ont été définies au centre du pays (Provinces du Pichincha, Cotopaxi et Tungurahua). S'y confrontent en effet, à des distances de l'ordre du kilomètre, des champs récemment issus de la déforestation et des bosquets hébergeant des pommes de terre sauvages.

■ Espèces étudiées

- Pomme de terre sauvage

Au Guatemala, *Solanum agrimonifolium* et *S. morelliforme* ont été recherchées parce que ce sont les deux espèces de *Solanum* à tubercules les plus communes au Guatemala, potentiellement hôtes sauvages d'origine de *T. solanivora*.

En Equateur, les pommes de terre sauvages à tubercule *S. colombianum*, *S. minutifolium*, *S. tuquerrense*, *S. juglandifolium*, *S. ochrantum*, *S. paucijugum*, et sans tubercule *S. patulum* et *S. nigrescens* ont été identifiées et échantillonnées. En Colombie deux plants de pommes de terre sauvages non identifiés ont été collectés.

- Pommes de terre cultivées

Les pommes de terre cultivées commerciales. *S. tuberosum sect. andigenum* ont été échantillonnées. Les pommes de terre cultivées natives (variétés et espèces indigènes *S. phureja* et *S. andigenum*) non commerciales ont été étudiées en serre pour leurs interactions avec les *T. solanivora* et *S. tangolias*.

- Insectes

Les espèces issues des quatre familles suivantes ont été identifiées et quantifiées sur chaque plante sauvage ou cultivée : les Gelechiidae (*Phthorimmaea operculella* (Zeller), *Tecia solanivora* (Povolny) et *Symmetrisch ema tangolias* (Gyen)), les Chrysomelidae du Genre *Epitrix* (*Epitrix cucumeris*), les Aphidae et les Thrips ou Thysanoptères (*Frankliniella spp.*, *Thrips palmi*). Les parasitoïdes d'œufs et larvaires des Gelechiidae et le virus PhoGV, utilisés en lutte biologique contre les insectes ravageurs Gelechiidae, ont été recherchés par piégeage ou échantillonnage larvaire.

■ Protocoles

- Echantillonnages quantitatifs

Lépidoptères adultes. A l'aide de pièges à phéromones (pièges à eau savonneuse), l'abondance des trois espèces de Gelechiidae ravageurs est mesurée sur tous les sites d'Equateur et de Colombie à intervalle régulier (2 à 3 semaines) pendant trois mois. Pour faire face à la faible taille des populations de pommes de terre sauvages et d'insectes Gelechiidae associés, les pièges ont été disposés à distance croissante des champs pour étudier la pénétration des insectes dans les bosquets hébergeant des pommes de terre sauvages. Sur les localités « sauvage-cultivé », les plants de pommes de terre cultivés et sauvages ont été identifiés, leur taille mesurée et les insectes phytophages associés ont été échantillonnés dans l'alcool. Sur le site de Pifo (région centrale de l'Equateur, 3 600 mètres), des pièges collants (cylindres de plastique enduits de colle) ont été disposés autour des tiges de plantes sauvages (5 *S. nigrescens*, 2 *S. patulum*, 8 *S. tuquerrense*) afin de piéger les volveurs Gelechiidae.

Chenilles. Des pommes de terre infestées ont été collectées et disséquées sur 6 sites colombiens et 6 les sites équatoriens (« binôme sauvage-cultivé ») pour les analyses virales sur les chenilles en fonction du site, du sac et du tubercule d'origine de l'insecte afin de comprendre l'épidémiologie des virus.

■ Expérimentation en serre/cage à populations

En Equateur, une serre hermétique a été construite afin d'étudier expérimentalement les interactions de deux espèces de Gelechiidae (*T. solanivora* et *S. tangolias*) sur 405 plants de 12 variétés natives de pommes de terre, 2 variétés commerciales, une pomme de terre sauvage, une solanacée sauvage du genre *Physalis* et 4 espèces de *Solanum* cultivées sans tubercules. Après l'infestation, les plants ont été isolés individuellement dans des sacs de toile pour identifier et compter les émergences d'insectes.

■ Identification moléculaire

Les insectes des 4 familles Gelechiidae, Aphidae, Thripidae et Chrysomelidae, échantillonnés sur pommes de terre en Equateur ont été caractérisés génétiquement grâce au marqueur de séquence mitochondriale *COI* (marqueur utilisé actuellement pour l'identification moléculaire des espèces dans le projet du *barcoding*). Les amplifications PCR (Polymerase Chain Reaction) réalisées au laboratoire à Quito (Equateur) ont été séquencées dans le cadre du projet Génoscope BI4I. La présence du virus PhoGV a été détectée par PCR (gène p89 et gène *egt*) sur les adultes de Gelechiidae visitant les

pommes de terre sauvages, et sur les chenilles de Gelechiidae s'attaquant aux tubercules, en champ ou chambre de stockage.

■ Analyses statistiques

Modèle de distribution. En Equateur et au Guatemala, les distributions des pommes de terre sauvages ont été modélisées à partir de nos données et de celles fournies par la littérature. Pour les plantes, la méthode du « maximum d'entropie » (Maxent, Philips *et al.* 2006) a été utilisée et pour les insectes, une méthode quantitative *glm* (generalized linear model) a été développée sur *R* afin de constituer des cartes de probabilités de présence et d'abondance, respectivement.

Facteurs d'abondance en milieu sauvage. L'effet de la distance aux champs de pommes de terre sur l'abondance des insectes ravageurs a aussi été analysé à l'aide de la méthode *glm*, en prenant en compte, pour les teignes de la pomme de terre, l'abondance prédite par le modèle climatique. Pour comprendre l'épidémiologie virale et par là, les autres impacts indirects des invasifs en fonction de leur abondance dans les cultures, la prévalence du PhoGV a été analysée par *glm* en fonction de l'abondance des insectes prédite par le modèle climatique et de facteurs épidémiologiques (transmission intra-tubercule ou intra-sac).

*L'analyse phylogénétique et populationnelle de la relation aux plantes sauvages et cultivées pour les insectes Gelechiidae, Chrysomelidae, et Thripidae ravageurs de la pomme de terre collectés sur plante sauvage et cultivée a été réalisée par inférence phylogénétique Bayésienne (Huelsenbeck et Ronquist, 2001) à partir des séquences COI. L'inertie phylogénétique - empêchant le changement de plante-hôte au cours de la phylogenèse - a été analysée par régression phylogénétique (Pavoine *et al.*, 2010). Les échanges sauvages-cultivés au sein des clades de rang spécifique présents dans les deux compartiments ont été évalués par AMOVA (Excoffier, 1992).*

Résultats

Les Gelechiidae invasifs se développent sur pommes de terre sauvages. Au Guatemala, des chenilles de *T. solanivora* ont été observées sur *S. agrimonifolium*. Il est donc probable qu'il s'agisse de sa plante hôte originelle. En serre, *T. solanivora* et *S. tangolias* (deux Gelechiidae) se développent sur pommes de terre natives et également sur d'autres Solanaceae pour *S. tangolias*. Cependant, sur le terrain, aucun des 78 plants de pommes de terre sauvages échantillonnés n'est apparu infesté par ces deux espèces de Gelechiidae. Sur les 58 Gelechiidae piégés sur pommes de terre sauvages et séquencés pour le fragment du Barcode, aucun n'appartient à *T. solanivora* ou *S. tangolias*. Une forte inertie phylogénétique de la relation à la plante-hôte a été observée chez ces lépidoptères, suggérant une forte spécialisation des lignées d'insectes, induisant de faibles risques de compétition apparente entre espèces de pommes de terre sauvages et cultivées.

A la différence de Gelechiidae, les autres insectes ravageurs de la pomme de terre présentent une forte pénétrance en milieu sauvage et de plus fortes abondances sur les sites d'altitude (notamment, celui de Pifo, 3 660 mètres, suivi pendant plus d'un an). C'est le cas des Chrysomelidae du genre *Epitrix* et des Aphidae que l'on observe autant sur

plantes sauvages que cultivées et qui sont des espèces généralistes à faible inertie phylogénétique vis-à-vis de la plante.

En revanche, les espèces de la famille Thripidae présentent de plus faibles densités sur pomme de terre sauvage et une certaine inertie phylogénétique vis-à-vis de la plante-hôte.

Les espèces d'insectes généralistes Chrysomelidae du genre *Epitrix* et les Thripidae ne semblent pas présenter une structuration génétique (au niveau mitochondrial) fonction de la nature sauvage ou cultivée de la plante-hôte.

Entre 1 500 à 3 500 mètres d'altitude, les modèles bioclimatiques appliqués aux plantes et aux insectes Gelechiidae montrent de fortes interactions potentielles, ainsi qu'au delà pour certaines espèces de pommes de terre situées dans des zones refuges. Les piègeages phéromonaux ont montré une diminution de moitié du nombre de *T. solanivora* capturés par kilomètre de distance aux cultures, et aucune réduction significative pour les autres espèces. Ces capacités de déplacement différentes impliquent de moindres risques entomologiques liés à la culture de la pomme de terre dans les zones protégées pour *T. solanivora* que pour les autres espèces de Gelechiidae.

L'expérimentation en serre a montré que la culture des variétés commerciales en mélange avec les pommes de terre natives (indigènes) atténue le niveau d'infestation par les insectes Gelechiidae.

Deux parasitoïdes Hyménoptères nouveaux s'attaquant à l'espèce *T. solanivora* appartenant aux genres *Copidosoma* (*Encyrtidae*) et *Trichogramma* (*Tychogrammatidae*) ont été piégés dans les pièges à œuf en culture et manuellement en chambre de stockage sans insecticide, en Colombie et en Equateur, respectivement.

Les virus PhoGV n'ont pas été détectés sur les 24 individus Gelechiidae non ravageurs échantillonnés sur plante sauvage. Dans les cultures, l'abondance du virus ne dépend pas significativement de l'abondance des Gelechiidae ravageurs prédit par le modèle bioclimatique. Une autocorrélation significative du statut d'infection virale a été observée à l'intérieur des sacs de stockage au sein des chambres de stockage. L'épidémiologie virale ne semble donc ni dépendre de la densité d'insecte, ni pouvoir passer du cultivé vers le sauvage.

Discussion

L'approche modélisation a montré dans cette étude sa puissance pour traiter de la question des risques liés aux interactions entre espèces.

Les travaux sur les mélanges variétaux et sur la résistance des variétés endémiques cultivées en Equateur vis-à-vis des invasifs renforcent l'hypothèse d'invasions liées à l'homogénéisation variétale et suggèrent des méthodes de contrôle respectueuses de l'environnement.

Si les Gelechiidae sont fidèles évolutivement à leur plante-hôte, on ne peut cependant pas écarter les risques d'apparition de nouveaux ravageurs dans ce groupe. La destruction accélérée des habitats des plantes-hôtes spécifiques sauvages de certaines espèces de Gelechiidae dans le cadre de la déforestation agricole peut augmenter fortement les pressions de sélection pour les changements d'hôte vers les plantes cultivées et favoriser leur adaptation aux milieux domestiqués.

Conclusions - Perspectives

Les résultats combinant écologie quantitative, phylogénie et génétique des populations vont dans le sens d'un faible impact des insectes Gelechiidae invasifs et leurs antagonistes sur les pommes de terre sauvages. D'autres groupes présentant une plus faible inertie phylogénétique de la relation à la plante-hôte peuvent entraîner cependant de la compétition apparente entre pommes de terre cultivées et sauvages et présenter un risque pour la conservation dans les parcs naturels d'altitude si la culture de la pomme de terre y est légalisée comme cela a été proposé. Enfin, l'apparition de nouveaux ravageurs Gelechiidae à partir des populations d'insectes sauvages peut être stimulée par de plus fortes pressions de sélection dues à la disparition des plantes hôtes suite à la déforestation agricole.

II. Acquis en termes de transfert

■ Méthodes

Modélisation. La modélisation est apparue comme un outil puissant pour définir des zones refuges par rapport aux insectes.

Les lépidoptères Gelechiidae invasifs, bien que capables de s'attaquer aux espèces sauvages de pomme de terre en situation expérimentale (serres) ou dans leur zone d'origine (Guatemala), n'ont pas d'impact important sur ces dernières dans la zone d'invasion.

*La localisation des pommes de terre sauvages dans les zones refuges vis-à-vis des Gelechiidae invasifs est liée (1) à la forte spécialisation et à l'inertie phylogénétique de la relation à la plante-hôte observée dans ce groupe, (2) à la non-superposition des niches bioclimatiques des espèces de plantes et d'insectes, et (3) pour *T. solanivora* à la distance aux cultures. La modélisation a permis de cartographier les zones refuges bioclimatiques pour la pomme de terre sauvage, en général au delà de 3 500 mètres d'altitude. Ainsi, la compétition apparente sauvage-cultivé via les phytophages ravageurs Gelechiidae ne semble pas constituer un risque majeur dans le cadre des nouveaux programmes d'autorisation de la culture de la pomme de terre dans les parcs naturels d'altitude, une situation qu'il conviendra de réexaminer à l'avenir afin de tenir compte d'éventuels phénomènes adaptatifs qui pourraient survenir, notamment au niveau des insectes Gelechiidae. Par ailleurs, les virus entomopathogènes ne s'attaquent pas aux lépidoptères associés aux pommes de terre sauvages analysées moléculairement dans cette étude. Et les parasitoïdes sont extrêmement rares, y compris dans les cultures : la compétition apparente n'affecterait probablement pas non plus le deuxième niveau trophique, les lépidoptères Gelechiidae. Les autres groupes de ravageurs de la pomme de terre des groupes Aphidae, Thysanoptera et Chrysomelidae du genre *Epitrix* peuvent néanmoins théoriquement s'attaquer aux pommes de terre sauvages, même en altitude : ils y sont observés aussi fréquemment que sur les cultures et une plus faible inertie phylogénétique de la relation à la plante-hôte caractérise ces groupes.*

Les travaux réalisés vont peut-être dans le sens d'une recommandation de stratégies souples et plus réalistes de conservation de la biodiversité incluant la culture dans les parcs naturels. Notons en effet que les stratégies dures sont inefficaces du fait de la forte demande citadine pour l'extension de la frontière agricole (Robineau *et al.*, 2010). Cependant, les risques d'augmentation des pressions de sélection pour la domestication de nouveaux ravageurs des cultures doivent être considérés dans ce groupe si les habitats sauvages disparaissent avec la déforestation agricole des subparamos. Des travaux similaires sur des groupes d'insectes ravageurs dont la relation à la plante hôte est moins spécifique sont nécessaires pour atténuer ou confirmer ces recommandations. Enfin, pour la lutte contre les ravageurs et le maintien de la biodiversité, la modification des pratiques culturales vers une culture en mélange des variétés de pomme de terre, y compris indigènes, est recommandée. Comme autre application directe de ces travaux, la multiplication à des fins de lutte biologique contre *T. solanivora* du parasitoïde identifié en Equateur est en cours d'étude.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques en préparation

Dupas, S., Cáceres, M., Changoluisa, C., Belmont, P., Ramón, G., Guevarra, D., Rosero, P., Silvain J.-F. Impact of invasive insects on wild potato species in the Ecuadorian Andes.

Samaniego, C., Maiguashca, J., Dupas, S. Molecular structure of insects associated to wild and cultivated potatoes in crops grown in Northern and Central Sierra of Ecuador.

Dupas, S., Zeddani, J.-L., Orbe, K., Villamizar, L.F., Mora, P., Suquillo, J., Dangles, O., Silvain, J.-F., Lopez-Avilla, A., Cotes-Prado, A.-M. Prevalence of potato moth granulovirus in Northern Andes in *Tecia solanivora* (Povolny) in relation to local host density and epidemiological factors, and presence in insects attacking wild plants.

Belmont, P., Cáceres, M., Gallegos, P., Dupas, S. Modeling semi field plant insect interaction between potato moth and *Solanum* species and varietal mixtures.

Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation

Philippe Belmont. Resistancia en nuestras papas nativas : porque conservarlas. Allpa des Guardianes de Semilla.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Philippe Belmont. Université Lyon I – Master 2 Recherche Ecologie Evolution Biométrie. Etude des interactions entre solanacées arbustives, variétés natives de pomme de terre et deux espèces de Gelechiidae invasifs. 2009 - 2010.

Cristian Samaniego. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Licenciatura biología. Estructuración molecular de insectos asociados a papas silvestres y cultivadas en cultivos del Norte y Centro de la Sierra del Ecuador. 2009 - 2010.

Dynamique temporelle des métacommunautés de mollusques des eaux douces aux Antilles françaises : une rencontre entre génétique des populations et écologie des communautés

Responsable scientifique

Patrice DAVID, CNRS

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – CEFE, UMR

1919, route de Mende, 34293 Montpellier

Mél. : patrice.david@cefe.cnrs.fr

Autres participants

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CEFE, UMR, Montpellier :

Philippe Jarne (CNRS), Marie-Pierre Dubois (CNRS), Violette Sarda (CNRS),
François Massol (CEMAGREF), Juan Escobar (Université Montpellier II), Elsa Canard
(Université Montpellier II), Thomas Lamy (Université Montpellier II), Marta Sanchez,
Benjamin Pelissie (Université Montpellier II), Elodie Chapis

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier - UMR, Montpellier :

Nicolas Mouquet (CNRS)

Centre de Biologie et d'Ecologie tropicale et Méditerranéenne - UMR,

Perpignan : Jean-Pierre Pointier (EPHE)

Mots-clés

Communautés, diversité, invasions, systèmes de reproduction, mollusques

Objectifs des recherches

L'objectif général du présent programme initié en 2006 - 2007 est de documenter les processus à la fois stochastiques (extinctions-colonisations, dérive) et déterministes (sélection naturelle, compétition) qui régissent l'organisation des communautés d'eau douce tropicales, à travers l'exemple de communautés de mollusques en milieux fragmentés d'eau douce (mares et rivières), aux Antilles françaises. Il s'agit en particulier, dans des milieux à contrainte physique (dynamique d'assèchement) et anthropique (eutrophisation) variables, d'étudier la relation entre la diversité des traits d'histoire de

vie des espèces (système de reproduction inclus) et leur dynamique démographique - à court terme et échelle locale (extinction-recolonisation) ou à long terme et échelle régionale (invasion). Ces recherches se fondent sur une triple approche : écologique (suivi des communautés et populations sur le terrain) ; moléculaire (suivi de la diversité génétique au niveau de l'ADN) ; expérimentale (mesure de la diversité génétique des caractères des espèces en laboratoire).

I. Présentation des travaux

Introduction

Un défi de l'écologie actuelle consiste à comprendre de quelle façon la biodiversité tropicale réagit aux changements liés à l'action de l'homme : modifications du climat, anthropisation des milieux et introductions d'espèces. L'approche de la diversité se fait à plusieurs niveaux : celui de l'espèce (diversité génétique) ou celui de la communauté d'espèces (diversité taxonomique) ; elle se fait également à plusieurs échelles, régionale ou locale. Quelle que soit l'approche envisagée, la diversité varie dans le temps et dans l'espace. Ainsi, une communauté d'espèces en apparence stationnaire à l'échelle régionale peut en fait être instable au niveau de chaque site. Ces milieux sont soumis à des processus stochastiques, peu prédictibles, qui arrivent avec une certaine probabilité par unité de temps et pour un site donné : il s'agit de perturbations récurrentes (par exemple, assèchements) conduisant à l'extinction locale d'espèces, suivie de processus de recolonisations. La dynamique régionale résulte de l'addition de ces dynamiques locales stochastiques. La prise en compte d'un régime de perturbations « normal », modélisé sous la forme d'événements aléatoires d'extinction et recolonisation, est au cœur du concept de métapopulation (pour une seule espèce) ou de métacommunauté (pour un ensemble d'espèces). La définition de ces concepts permet de comprendre que les modifications à long terme des communautés tropicales - liées au climat, à l'usage des terres ou aux introductions d'espèces - ne se traduiront pas par le passage d'un état stable à un autre état, mais par une modification d'un régime de variation vers un autre régime de variation. Face à ces modifications, les espèces, et parfois les souches d'une même espèce, réagissent de manière différente en fonction de leurs traits d'histoire de vie (croissance, survie et reproduction).

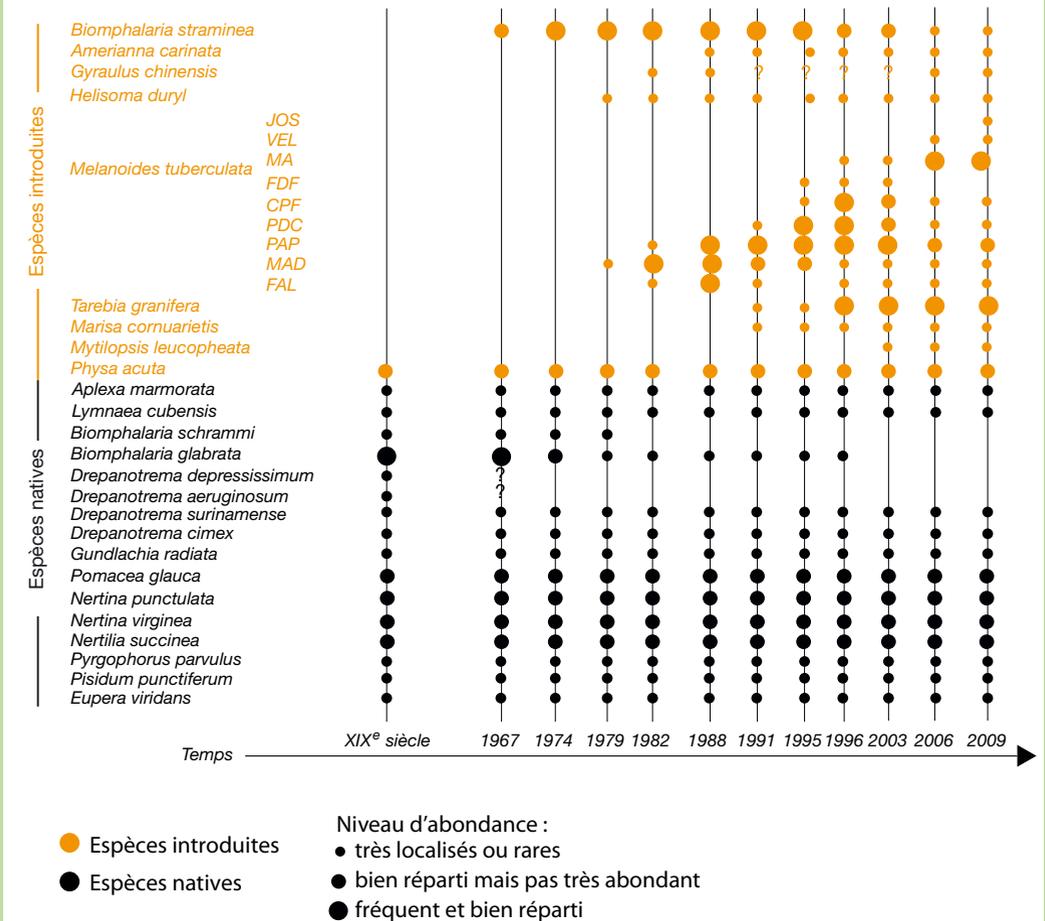
C'est dans ce contexte que notre programme prévoit de documenter les processus stochastiques (extinctions-colonisations) et déterministes (sélection naturelle, compétition) à l'origine de l'organisation des communautés tropicales, et d'étudier leurs relations avec les changements anthropiques, notamment sous l'angle des introductions d'espèces, à travers l'exemple de guildes de mollusques dans des milieux d'eau douce (mares et rivières), aux Antilles françaises. Il s'agit en particulier de relier la diversité des traits d'histoire de vie des espèces à leur dynamique démographique (extinction-recolonisation, invasion), dans des milieux qui varient par leur degré d'instabilité.

Matériel et méthodes (sites, espèces, protocoles...)

■ Suivi annuel des communautés

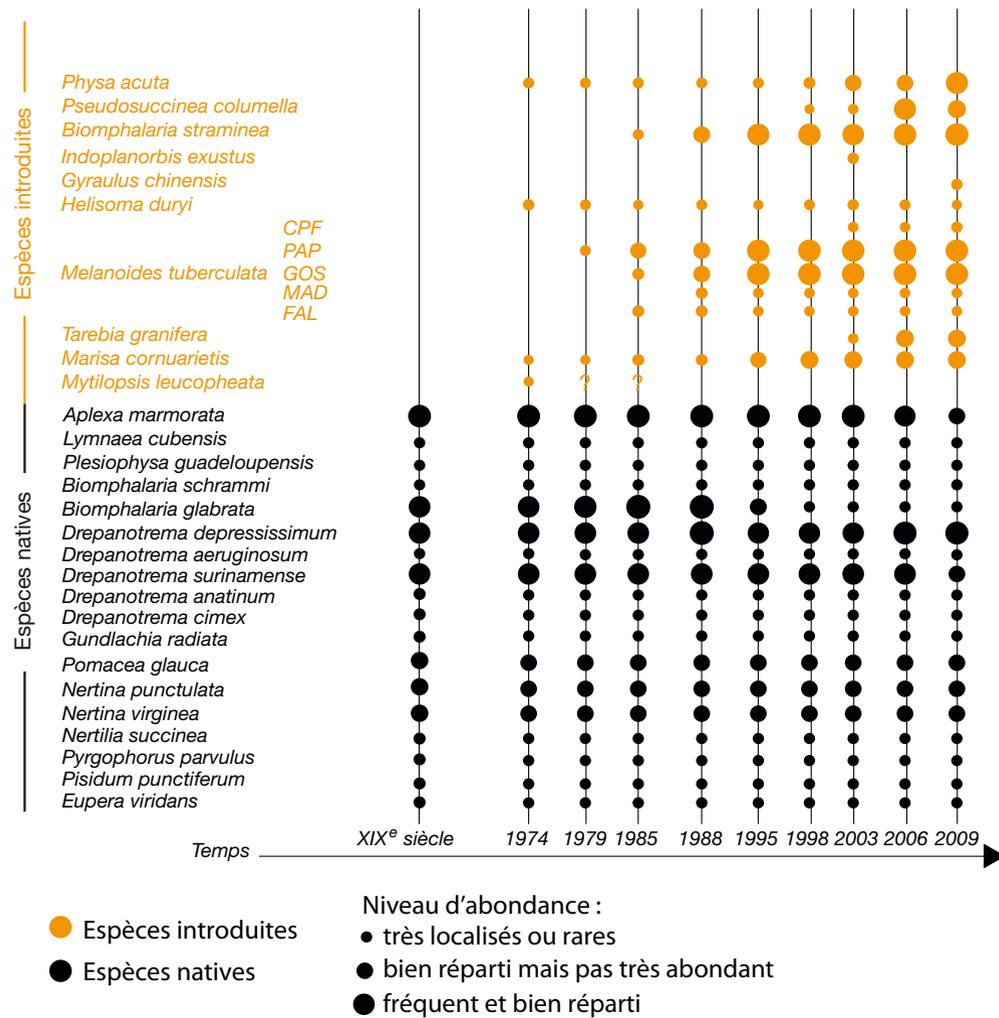
Ces suivis font suite à d'autres de même nature entamés depuis plusieurs années. Ils ont lieu en Guadeloupe (milieux de type mare, communautés essentiellement d'escargots pulmonés) et en Martinique (milieux de type rivière, communautés essentiellement d'escargots prosobranches de la famille des Thiaridés). Depuis 2006, nous avons réalisé une mission en Guadeloupe et une en Martinique par an. Au cours de ces missions, nous avons parcouru environ 200 sites en Martinique et 280 en Guadeloupe. Pour chaque site, nous avons prélevé des échantillons, nous avons estimé les densités des différentes espèces, si nécessaire en ramenant des échantillons au laboratoire pour préciser l'identification. Nous avons noté les caractéristiques environnementales des sites (taille, végé-

Figure 1 : Bilan historique des communautés de mollusques de Martinique depuis le XIX^e siècle.



tation, usage des terres) au moment de notre passage (janvier - février en Guadeloupe, avril-mai en Martinique). Nous disposons aussi de données topographiques permanentes de chaque site (coordonnées des sites, connexion avec les bassins versants).

Figure 2 : Bilan historique des communautés de mollusques de Guadeloupe depuis le XIX^e siècle.



NB : Lors de la mission 2010, *Indoplanorbis exustus*, présumé disparu après une apparition fugace en 2003-2004, a été retrouvé dans deux mares.

■ Une approche de génétique des populations

Elle consiste à mesurer la diversité génétique au sein des espèces. On analyse pour cela l'ADN de différents individus à plusieurs endroits servant de « marqueurs » pour quantifier la diversité génétique. Les marqueurs que nous utilisons (dits « microsattellites ») nécessitent une phase de mise au point que nous avons effectuées sur 5 espèces : La physse *Physa marmorata*, la limnée *Lymnaea (Pseudosuccinea) columella*, les planorbes *Drepanotrema depressissimum*, *D. surinamense*, *Biomphalaria kuhniana* ; Deux d'entre elles - *L. columella* et *B. kuhniana* - ont été introduites aux Antilles récemment ; les autres étant des espèces natives. À ces annonces s'ajoutent celles déjà connues avant le projet pour d'autres espèces : *Biomphalaria glabrata* (native), *Physa acuta* et *Melanoides tuberculata* (introduites). Nous avons ensuite caractérisé de nombreux échantillons sur les pulmonés de Guadeloupe par cette méthode. Nous pouvons ainsi quantifier la diversité génétique, son renouvellement au cours du temps (dynamique temporelle) et sa répartition géographique (structuration spatiale). Cette approche permet aussi de déterminer le système de reproduction (taux d'autofécondation) chez les espèces hermaphrodites capables à la fois de reproduction croisée et d'autofécondation (escargots pulmonés). Cette information est précieuse car la capacité de se reproduire seul par autofécondation peut avoir une grande influence sur l'aptitude d'une espèce à coloniser des sites à partir de peu d'individus introduits.

■ Une approche expérimentale dite de génétique quantitative

Elle consiste à mesurer au laboratoire les traits d'histoire de vie (en particulier ceux liés au système de reproduction), ainsi que leur variabilité génétique intra et inter-populations (cette partie ne sera pas traitée dans ce qui suit).

Résultats

■ Suivi de communautés

Nos résultats montrent que les communautés de mollusques antillaises ont été profondément affectées par les invasions biologiques. Depuis la deuxième moitié du XX^e siècle, la biodiversité a presque doublé en Martinique comme en Guadeloupe, car beaucoup de nouvelles espèces ont été introduites, et une seule extinction a été observée, celle du planorbe *B. glabrata* (espèce autochtone vecteur de la bilharziose) en Martinique. Les communautés actuelles de mollusques en Guadeloupe sont principalement structurées par le type d'habitat, avec un gradient ouest-est, correspondant à des climats de plus en plus secs et des habitats de plus en plus temporaires ; le long de ce gradient, les cortèges faunistiques deviennent moins riches (moins d'espèces différentes par site) et se composent d'espèces adaptées à des conditions plus instables.

■ Approche de génétique des populations

La diversité génétique est affectée à la fois par des phénomènes à long terme (invasions biologiques) et des phénomènes à court terme (dynamique d'assèchement). Dans chaque cas, la réponse des espèces autofécondantes diffère de celle des allofécondantes. Ainsi, suite à l'invasion de deux espèces autofécondantes (*Lymnaea Pseudosuccinea columella* et *Biomphalaria kuhniana*), on constate une perte totale de biodiversité de ces dernières en zone introduite (diversité génétique nulle en Guadeloupe), par rapport

à leur aire d'origine où une certaine diversité est présente. Pour les espèces autofécondantes, le syndrome d'invasion se traduit ainsi par la dominance quasi exclusive d'un seul génotype et la perte de toute la variabilité dans la zone d'introduction.

A l'opposé, *Physa acuta*, une espèce allofécondante également introduite en Guadeloupe, ne montre pas ce syndrome. Par ailleurs la comparaison d'espèces proches à système de reproduction contrasté (allofécondante vs autofécondante : *Physa marmorata* vs *P. acuta* et *Drepanotrema surinamense* vs *D. depressissimum*) montre que les populations autofécondantes sont génétiquement moins stables dans le temps et plus différentes entre elles (diversité intra-spécifique), ce qui reflète une démographie marquée par des fortes réductions d'effectifs suivies de croissances explosives. Nous n'avons pas mis en évidence de différence de dynamique d'extinction-colonisation entre ces espèces mais nos données montrent que même quand les effectifs apparents semblent identiques au moment de notre passage, une espèce autofécondante passe par des fluctuations démographiques plus fortes que sa congénère allofécondante.

Discussion

Nos résultats illustrent à la fois le bien-fondé de notre démarche initiale (prendre en compte les régimes initiaux de fluctuation des communautés et des populations et le système de reproduction des espèces pour comprendre l'effet des changements anthropiques, notamment des invasions) et les limites de naïveté de certains raisonnements sur la dynamique d'extinction-colonisation des espèces.

La structuration en métacommunauté-métapopulation (réseau de sites soumis à des extinctions et recolonisations) existe bien et semble favoriser le maintien de la biodiversité en diminuant les opportunités de contact prolongé et donc de compétition entre espèces. Mais il semble que la variabilité des régimes de perturbation (par exemple fréquences d'assèchement, variations de la couverture végétale, interruptions de la connectivité entre populations) constitue un facteur encore plus déterminant de maintien de la diversité avec certaines espèces spécialistes de sites fortement perturbés et d'autres restreintes aux milieux stables. Le système de reproduction module en grande partie cette spécialisation : même si nous n'avons pas observé son effet sur la dynamique de colonisation-extinction apparente, il semble que le même régime de perturbation de l'environnement soit perçu différemment par les espèces autofécondantes et les espèces allofécondantes. Les premières présentent un taux de renouvellement génétique local plus fort mais une diversité globalement plus faible que les espèces allofécondantes, qui tendent à maintenir des populations plus stables.

L'effet du système de reproduction est également perceptible sur la diversité génétique des espèces en situation d'invasion. Les populations invasives autofécondantes peuvent perdre toute diversité génétique lors de l'invasion (aboutissant à une sorte de clone d'individus génétiquement identiques occupant une région entière), ce qui n'est pas le cas d'espèces allofécondantes. Une raison à cela repose sans doute sur la capacité des espèces autofécondantes à fonder très rapidement une population à partir d'un ou de très peu d'individus introduits. A l'inverse, un individu isolé issu d'une espèce allofécondante est soumis à de fortes contraintes reproductives (nécessité d'attendre un certain temps avant de se reproduire ; production de descendants souffrant d'une forte dépression de consanguinité et ayant une forte probabilité de mourir

avant de s'être reproduits). La probabilité de réussite d'une invasion par une espèce allofécondante est en revanche plus élevée si un effectif minimal est introduit – ce qui induit l'existence au départ d'une certaine diversité dans la population de fondateurs. Concernant les espèces capables de se reproduire uniparentalement comme les Thiaridés, la superposition de plusieurs vagues d'introduction successives peut aussi induire une forte diversité génétique au sein de la population. Les espèces à reproduction uniparentale ou autofécondante ne sont donc pas condamnées à rester génétiquement pauvres, notamment s'il existe des sources d'introductions récurrentes, de provenances variées (dans le cas des Thiaridés, cette source est probablement le commerce des plantes d'aquarium).

Conclusions - Perspectives

Nous n'avons donné qu'un aperçu d'un jeu de données très riche que nous n'avons pas fini d'explorer. Les enseignements de ces données ont néanmoins une portée à la fois fondamentale et appliquée, car ils mettent en évidence deux variables importantes pour prédire la dynamique de la biodiversité intraspécifique (diversité génétique) et interspécifique (communautés d'espèces).

■ La première est la structuration du milieu en fragments soumis à des dynamiques naturelles d'extinction-colonisation (métacommunautés-métapopulations)

La diversité des régimes de perturbation des sites (niches écologiques) permet la coexistence entre espèces invasives et résidentes. Le seul cas observé d'extinction due à l'invasion par des espèces compétitrices (*Biomphalaria glabrata* en Martinique) est sans doute lié à la moindre diversité des milieux en Martinique par rapport à la Guadeloupe, ne laissant aucun refuge à *B. glabrata* face à l'invasion d'espèces fortement compétitives (Thiaridés). En Guadeloupe, *B. glabrata* persiste en effet dans des milieux d'arrière-mangrove relativement moins stables que les rivières martiniquaises.

■ La deuxième variable importante est le système de reproduction.

Il module la réponse de la diversité génétique à la fois face aux perturbations récurrentes des milieux et face aux situations d'invasion.

Notre travail ouvre des perspectives variées : l'exploration des corrélations entre diversité génétique et caractéristiques des sites (stabilité, connectivité, surface favorable) d'une part, entre diversité génétique et diversité d'espèces d'autre part, permettrait de mieux comprendre si l'action parallèle de certains processus (régime de perturbation par exemple) crée des liens entre les deux niveaux de diversité.

II. Acquis en termes de transfert

Dans une perspective de conservation, un des enseignements généraux qui peut être tiré de nos résultats (mais aussi de bien d'autres) est le suivant : les communautés d'espèces fonctionnent en réseau. Ainsi, préserver un site particulier en cherchant à stabiliser ses caractéristiques (mise en eau, couverture végétale, connectivité) pour maintenir une espèce d'intérêt peut se justifier seulement pour des espèces à populations très peu fluctuantes. D'autres espèces, au contraire, dont des populations sont naturellement très fluctuantes, ne persistent jamais longtemps dans un site stable mais persistent à l'échelle régionale parce qu'elles colonisent en permanence des sites récemment perturbés. La diversité d'espèces à l'échelle régionale est donc dépendante de la diversité des dynamiques (par exemple, la présence d'un gradient allant de sites très permanents-très stables vers des sites très temporaires-très instables). De même, une espèce introduite sera un compétiteur dangereux pour les espèces locales si les deux s'accommodent du même degré de stabilité : prenons l'exemple des prosobranches introduits *Melanoides tuberculata* et *Marisa cornuarietis*, compétiteurs du planorbe natif *Biomphalaria glabrata*. Ce dernier a persisté en Grande-Terre (Guadeloupe) : la compétition avec les prosobranches introduits l'a exclu de la plupart des mares et rivières permanentes mais il s'est maintenu dans des sources et prairies inondées d'arrière-mangrove, suffisamment instables pour que les deux prosobranches introduits ne puissent pas s'y maintenir à long terme ; en Martinique, où ce dernier type de milieu n'existe pas, *B. glabrata* a été complètement éliminé par ses compétiteurs. Il serait intéressant à l'avenir d'évaluer l'impact des activités humaines sur la stabilité des milieux à l'échelle régionale (exemple pour les milieux aquatiques : drainage, comblement, creusement, changement de régime hydrique suite au réchauffement global) pour anticiper les réponses des communautés d'espèces.

Ci-dessous, nous faisons un bilan des connaissances acquises grâce à nos travaux concernant la biodiversité de la malacofaune des eaux douces de Martinique et Guadeloupe. Du fait de l'absence d'espèces complètement endémiques ou d'intérêt patrimonial fort (bien que certaines espèces, comme le prosobranch *Pomacea glauca*, soient traditionnellement consommées, ce qui est apparu lors de discussions avec les habitants rencontrés lors de nos missions), la conservation des mollusques d'eau douce fait rarement l'objet d'une préoccupation majeure. Il existe néanmoins deux espèces dont la rareté ou la distribution restreinte mérite qu'on y prête attention :

■ Le planorbe *Biomphalaria schrammi* est un escargot relativement rare en Grande-Terre, spécialiste de mares instables fréquemment asséchées en saison sèche. Sa répartition s'étend des Antilles jusqu'à l'Amérique du sud continentale (Guyane, Brésil, Venezuela). Dans l'arc antillais, sa présence n'a été confirmée qu'au sein de l'archipel guadeloupéen (Grande-Terre) ; l'espèce a été mentionnée dans les années 1950 - 1960 en Martinique mais pas retrouvée depuis (cette île contient peu de milieux favorables). *B. schrammi* est le représentant unique d'une branche très basale du clade des *Biomphalaria* et n'a à ce titre aucune espèce proche parente. L'anatomie entre spécimens d'Amérique du sud et de Guadeloupe semble identique mais une étude génétique serait

nécessaire pour confirmer qu'il s'agit bien de la même espèce. Malgré l'invasion de la totalité de la Grande-Terre par *Biomphalaria kuhniiana*, nous n'avons pas d'indication d'une potentielle régression de *B. schrammi*, probablement en raison de la tolérance de cette espèce pour les milieux très instables.

■ *Plesiophysa guadeloupensis* est une espèce très rare mentionnée uniquement à Puerto Rico, Saint-Martin, et dans l'archipel guadeloupéen. Les mentions à Puerto Rico et Saint-Martin sont anciennes et il n'est pas certain qu'elle y soit toujours. Nous l'avons trouvée très rarement en Grande-Terre, et plus abondante mais toujours très localisée à Marie-Galante et Terre-de-Bas. Elle semble maintenir des populations stables uniquement dans de grandes mares très stables, très boisées ou franchement forestières (Mare Ducos à Marie-Galante, Mare de Morne Déjel à Terre-de-Bas), où elle semble particulièrement abondante sur les bois morts immergés. Elle a été mentionnée originellement en Basse-Terre (inventaire de Mazé en 1883) mais n'y a jamais été retrouvée depuis le XX^e siècle. Bien que les populations ne semblent pas en diminution, leur extrême restriction, uniquement dans des sites stables, isolés, peu fréquentés et entourés de forêts primaires ou de restes de telles forêts, suggère que cette espèce pourrait être relativement fragile. Contrairement aux autres espèces (même les espèces rares comme *B. schrammi*), nous n'avons pas mis en évidence de réseau de populations susceptibles de s'alimenter les unes les autres et de compenser ainsi d'éventuelles extinctions. Malgré leur isolement, les sites à *Plesiophysa guadeloupensis* ont été atteints par les espèces invasives comme *Pseudosuccinea columella*, sans conséquence visible pour l'instant sur *Plesiophysa*. Les observations en Basse-Terre semblent toujours très ponctuelles (quelques individus de temps en temps à des endroits imprévisibles, mais jamais de population établie sur plusieurs années), mais il est possible qu'il existe des populations stables que nous n'aurions pas découvertes (il est difficile néanmoins de trouver des sites forestiers comparables à ceux de Terre-de-Bas ou Marie-Galante en Grande-Terre). Il serait utile de continuer la surveillance des sites où cette espèce est présente.

■ Actualisation de la liste des espèces introduites et le statut des espèces d'intérêt sanitaire (vecteurs de parasitoses)

- Liste des espèces introduites présentes en Guadeloupe en 2010 : *Biomphalaria kuhniiana*, *Tarebia granifera*, *Melanoides tuberculata*, *Pseudosuccinea columella*, *Gyraulus chinensis*, *Helisoma duryi*, *Indoplanorbis exustus*, *Physa acuta*. Il est à noter que *Helisoma duryi*, jusqu'ici observée principalement dans des milieux artificiels de Basse-Terre, a été observée récemment et pour la première fois dans une mare de Marie-Galante. Par ailleurs, l'espèce *Indoplanorbis exustus* a fait une première apparition - fugace - en 2002 - 2004, dans une mare de Grande-Terre, puis s'est éteinte. Après une absence de plusieurs années, elle est réapparue dans un autre site en 2010, ce qui suggère qu'elle se soit maintenue en fréquence faible depuis son introduction.

- Liste des espèces introduites présentes en Martinique en 2010 : *Biomphalaria kuhniiana*, *Tarebia granifera*, *Melanoides tuberculata*, *Pseudosuccinea columella*, *Gyraulus chinensis*, *Helisoma duryi*, *Physa acuta*, *Amerianna carinata*.

■ Statut des espèces d'intérêt sanitaire (vecteur parasitose)

L'invasion de *P. columella* a touché l'ensemble de l'archipel guadeloupéen, avec des abondances très variables mais parfois élevées dans certains sites. La plupart d'entre eux sont fréquentés régulièrement par le bétail (qui s'y abreuve). Sachant que *P. columella* est un vecteur de la douve du foie, il peut y avoir un risque vétérinaire si des bovins infectés étaient introduits en Guadeloupe. Nous n'avons pas de données suggérant la présence de douve du foie (*Fasciola hepatica*) dans le cheptel Guadeloupéen. Cependant, la limnée *Pseudosuccinea columella* a été repérée comme hôte intermédiaire du cycle de la douve du foie qui tourne sur les bovins colombiens et cubains.

En Grande-terre, la répartition actuelle de *Biomphalaria glabrata*, vecteur de bilharziose pour l'homme et les autres mammifères, est pratiquement réduite à des zones d'arrière-mangrove où l'hôte définitif du cycle de la bilharziose est principalement le rat. Les exploitants de cultures inondées (Taro) dans ces milieux sont donc encore exposés à la transmission de cette maladie. L'arrivée de l'escargot compétiteur *Marisa cornuarietis* dans ces milieux pourrait cependant affaiblir localement les populations de *B. glabrata* (à voir dans les prochaines années). En Martinique, *B. glabrata* (et, a fortiori, la transmission de bilharziose à l'homme) a disparu.

■ Outils d'identification

Un guide d'identification permettant au public et aux professionnels de déterminer précisément l'ensemble des mollusques composant actuellement la malacofaune d'eau douce des Antilles a été écrit et publié chez Conchbooks (Pointier, J.P., *Guide to the Freshwater molluscs of the Lesser Antilles*, 2008) ; il contient les critères détaillés, les photographies et l'historique (premières mentions, statut natif ou introduit, dates d'introductions) de toutes les espèces susceptibles d'être rencontrées jusqu'à aujourd'hui.

■ Contacts

Nous avons été en contact avec les Directions régionales de l'environnement (DIREN) de Guadeloupe et de Martinique (Capdeville B., Fort-de-France et Redaud L., Pointe-à-Pître) ; Les rapports et publications de nos travaux, leur ont été transmis en novembre 2008. Le guide des mollusques d'eau douce des Antilles leur a été distribué ; nos précédents contacts à la DIREN de Guadeloupe nous avaient en effet exprimé le besoin d'un outil d'identification claire.

Plusieurs séminaires ont été également organisés lors de nos passages en Guadeloupe et en Martinique sur les résultats de nos recherches :

- Séminaire au CIRAD de Martinique (Le Lamentin) en avril 2009
- Séminaire à l'INRA (Petit-Bourg), Guadeloupe en janvier 2008
- Séminaire à l'Université de Pointe-à-Pître, Guadeloupe en février 2010

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation.

David P., Pujol B., Viard F., Castella V., Goudet V. 2007 Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology* 16 : 2474-2487.

Dubois M. P., Nicot A., Jarne P., David, P. 2008 Characterization of 15 polymorphic microsatellite markers in the freshwater snail *Aplexa marmorata* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 8 : 1062-1064.

Dupuy V., Nicot A., Jarne P., David P. 2009 Development of ten microsatellite loci in the pulmonate snail *Biomphalaria kuhniana* (Mollusca, Gastropoda) *Molecular Ecology Resources*, 9 : 255-257.

Escobar J.S., Correa A. C., David P., 2009. Did life-history evolve in response to parasites in invasive populations of *Melanoides tuberculata* ? *Acta Oecologica*, 35 : 639-644.

Escobar J.S., Auld J. R., Correa A. C., Alonso J. M., Bony Y. K., Coutellec M. A. ; Koene J., Pointier J. P., Jarne P., David P. *soumis* Patterns of Mating-System Evolution in Hermaphroditic Animals : Correlations among Selfing Rate, Inbreeding Depression and Delayed Selfing, *American Naturalist*.

Facon B., Pointier J. P., Jarne P., Sarda V., David P. 2008 High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Current Biology*, 18 : 363-367.

Nicot A., Dubois M. P., David P., Jarne P. 2008 Characterization of fifteen microsatellite loci in the pulmonate snail *Pseudosuccinea columella* (Mollusca, Gastropoda). *Molecular Ecology Resources*, 8 : 1281-1284.

Nicot A., David P., Jarne P. 2009 Development of polymorphic microsatellite loci in the hermaphroditic freshwater snails *Drepanotrema surinamense* and *Drepanotrema depressissimum*. *Molecular Ecology Resources*, 9(3) : 897-902.

Massol F., Munoz F., Pointier J. P., David P., Jarne P. *in prep* Metacommunity theory put into practice : an assessment of coexistence mechanisms in the metacommunity of freshwater snails in Grande-Terre, Guadeloupe.

Pointier J. P., Jarne P., David P. 2010 The Biological control of the snail hosts of schistosomes : the role of competitor snails and biological invasions Chap 10 pp.

215-238 in *Biomphalaria Snails and Larval Trematodes*, ed. by R. Toledo et B. Fried, Springer, New York.

Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation

David P., Facon B. 2009 : Invasions biologiques : au carrefour entre écologie et évolution. *Pour La Science*, 65 : Numéro spécial « La conquête des espèces ».

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Canard E., David P., Massol F., Jarne P. : Y a-t-il un rôle du système de reproduction dans la coexistence dans une métacommunauté ? *XXX^e Colloque du Groupe de Biologie et Génétique des Populations*, Rennes, août 2008.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Canard E. 2008 : Y a-t-il une implication du système de reproduction dans le mécanisme de coexistence d'espèces par compromis compétition-colonisation ? Cas de la communauté de mollusques de Guadeloupe. Rapport de MASTER 2, sous la direction de Jarne P. et David P., Université Montpellier II.

Communications dans les médias

Plusieurs communiqués de presse (nationale et internationale) ont été diffusés autour de l'article paru dans *Current Biology* (Facon et al. 2008).

Autres

Pointier, J.P. 2008 *Guide to the Freshwater Molluscs of the Lesser Antilles*, ConchBooks, Hackenheim, Allemagne.

Eutrophisation, cyanobactéries et biomanipulations : approches expérimentales en lacs tropicaux peu profonds

Responsable scientifique

Xavier Lazzaro, IRD

Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques – BOREA, UMR
Universidad Mayor de San Simon (UMSS), Cochabamba, Bolivie.

Mél. : xavier.lazzaro@ird.fr

Autres participants

Cyanobactéries des milieux aquatiques tropicaux peu profonds : Rôles et Contrôles – CYROCO, UR IRD : Marc Pagano, Daniel Corbin, Claire Carré, Bassirou Dione, El Hadji Ndour.

Biogéochimie et écologie des milieux continentaux - Bioemco, UMR, Paris : Gérard Lacroix (ENS), Michael Danger (ENS), Danièle Benest (ENS), Jacques Mériguet (ENS), Catherine Oumarou.

Ecologie et santé des écosystèmes – ESE, UMR, Paris : Florence Hulot (Univ. Paris XI).

Mots-clés

Eutrophisation, efflorescences, cyanobactéries, lacs subtropicaux et tropicaux peu profonds, omnivorie, cascades trophiques, réseaux trophiques, topologie, stœchiométrie, Tilapia du Nil, expériences en mésocosmes, ingénierie écologique, restauration.

Objectifs des recherches

■ Mieux comprendre le rôle joué par les facteurs biotiques - facteurs écologiques liés aux êtres vivants dans un écosystème - dans le contrôle de l'eutrophisation des lacs tropicaux peu profonds, en particulier celui du développement d'efflorescences phyto-planctoniques indésirables dans les plans d'eau destinés à la production d'eau potable.

■ Evaluer l'applicabilité en milieu tropical du modèle des cascades trophiques développé sur les écosystèmes tempérés.

■ Analyser l'importance de mécanismes alternatifs résultants des particularités de l'architecture (topologie) des réseaux trophiques pélagiques et de la stœchiométrie écologique (recyclage différentiel de l'azote et du phosphore par les organismes pouvant aboutir à une modification des facteurs limitant les producteurs primaires).

■ D'un point de vue fondamental, cerner les conséquences de perturbations anthropiques sur la structure des réseaux trophiques, le fonctionnement et la persistance de ces écosystèmes.

■ D'un point de vue pratique, améliorer la gestion et la restauration écologique des lacs peu profonds eutrophes (milieux surchargés en matières nutritives, trop abondantes pour être totalement utilisées par les organismes du biotope) via l'ingénierie écologique (biomanipulations).

I. Présentation des travaux

Introduction

Les lacs tropicaux peu profonds représentent la majeure partie des eaux continentales dont disposent les populations de l'hémisphère sud pour des usages multiples et généralement conflictuels (eau potable, pêche, aquaculture, irrigation). Paradoxalement, le fonctionnement écologique de ces milieux reste peu étudié, en particulier leur adéquation aux théories développées en milieux tempérés. Soumis à une importante variabilité hydro-climatique et à de fortes pressions anthropiques, ces lacs ont souvent des eaux de faible qualité. Le symptôme le plus visible de leur eutrophisation (enrichissement nutritif excessif) est le développement, parfois chronique, d'efflorescences phytoplanctoniques, principalement des cyanobactéries. Peu consommables par le zooplancton herbivore, elles constituent une impasse trophique et s'avèrent donc indésirables dans les systèmes de production d'eau potable.

■ Interactions structurées par la taille, cascades trophiques et paradoxe des lacs tropicaux

Les poissons jouent un rôle primordial dans le contrôle de la topologie (architecture) des réseaux trophiques lacustres. En agissant sur la structure fonctionnelle des communautés de zoo- et phytoplancton, ils contrôlent de façon ultime la quantité de biomasse produite par le phytoplancton et en particulier les efflorescences, ou blooms, qui constituent un processus majeur de l'eutrophisation. Bien que fondé sur une structure simplifiée (chaîne prédateurs-proies linéaire), le modèle conceptuel principal, universellement utilisé comme outil prédictif des interactions trophiques lacustres, est le modèle des « cascades trophiques » (effets indirects des prédateurs carnivores sur le phytoplancton via la régulation des populations de phytophages) (Carpenter & Kitchell, 1996). Ce modèle a largement été validé sur des lacs tempérés d'Europe et d'Amérique du Nord (Carpenter & Kitchell, 1996 ; Brett & Goldman, 1996 ; synthèse de Drenner & Hambright, 2002). Les cascades y sont généralement intenses, les poissons planctonophages consommant de manière préférentielle le zooplancton de grande taille, plus apte à réguler le phytoplancton que le zooplancton de petite taille (Brooks & Dodson, 1965 ; O'Brien, 1979 ; Gardner, 1981 ; Stein *et al.*, 1988). D'autres modèles, comme le modèle « proie-dépendant »

(Persson *et al.*, 1988), explorent comment le contrôle des différents niveaux trophiques varie avec le niveau d'enrichissement en nutriments et avec la longueur des chaînes alimentaires (par exemple, la dominance de poissons planctonophages ou piscivores). Ces modèles concernent des systèmes où prédominent les poissons zooplanctonophages chassant à vue. D'autre part, ils sont fondés sur l'hypothèse simplificatrice d'une structure de type chaîne trophique linéaire où chaque compartiment fonctionnel est assimilé à un niveau trophique (phytoplancton, zooplancton essentiellement herbivore, poissons zooplanctonophages, poissons piscivores). Cependant, d'autres modèles, comme le modèle de réseau de « complexité intermédiaire » testé par Hulot *et al.*, (2000) à partir d'une expérience en mésocosmes (dispositifs expérimentaux clos de taille moyenne), démontrent que les modèles linéaires ne décrivent pas correctement les interactions trophiques et qu'il est important de prendre en compte l'hétérogénéité fonctionnelle (par exemple l'hétérogénéité en taille) au sein des différents niveaux trophiques.

On observe un gradient latitudinal dans la biomasse (quantité de matière vivante) des poissons planctonophages et dans la nature de leurs ressources dominantes. Dans les systèmes tropicaux peu profonds de basse altitude, les poissons planctonophages atteignent des biomasses élevées et sont souvent dominés par des espèces de filtreurs omnivores. Ces poissons se nourrissent à différents niveaux trophiques et consomment non seulement du zooplancton, mais aussi beaucoup de phytoplancton et de détritus (Lazzaro, 1987, 1997 ; Fernando, 1994). Dans les milieux tempérés, les poissons planctonophages atteignent des biomasses plus faibles et consomment plus de zooplancton et moins de végétaux. Ce gradient semble lié aux effets de la température sur la physiologie de ces ectothermes (Horn, 1989) et aux gains énergétiques liés au type de nourriture consommée (Floeter *et al.*, 2005). Les poissons des milieux tempérés semblent ne pas pouvoir satisfaire leurs besoins énergétiques sur une nourriture essentiellement végétale, de faible qualité (Floeter *et al.*, 2005). Contrairement aux espèces des systèmes tempérés (et polaires), les poissons subtropicaux et tropicaux (ou subtropicaux et tropicaux) auraient développé la capacité de s'alimenter avec une nourriture végétale (Horn, 1989). Ainsi, à des températures élevées, les poissons omnivores n'auraient aucun avantage à inclure de la matière animale dans leur régime alimentaire (Behrens & Lafferty, 2007). L'hypothèse selon laquelle la valeur nutritive de la matière végétale augmenterait aux températures plus élevées pourrait expliquer ce gradient latitudinal. Cependant, l'efficacité d'assimilation des végétaux reste assez faible, ce qui impose aux poissons filtreurs omnivores consommant ces végétaux de s'alimenter de façon quasi continue (contrairement aux poissons zooplanctonophages) afin de satisfaire leurs besoins énergétiques (Arrington *et al.*, 2002). Ainsi, les réseaux trophiques des lacs subtropicaux et tropicaux semblent fonctionner différemment de leurs homologues tempérés. En particulier, les cascades trophiques y seraient moins intenses compte tenu de l'importance de l'omnivorie des consommateurs (Lazzaro, 1997 ; Jeppesen *et al.*, 2005 ; Jeppesen *et al.*, 2007).

La taille corporelle est généralement considérée comme un bon indicateur de la position trophique des communautés piscicoles (Akin & Winemiller, 2008). Cependant, en accord avec les résultats expérimentaux de Behrens & Lafferty (2007), la corrélation classique entre taille corporelle et position trophique disparaît sous les climats chauds, où les grands poissons se nourrissent essentiellement sur les premiers niveaux trophiques.

Ce gradient latitudinal a été vérifié par Lacerot (2010) sur des communautés piscicoles échantillonnées dans 83 lacs, le long d'un gradient latitudinal de 5° S à 55° S le long de la côte Est sud-américaine.

D'autres mécanismes contribuent à réduire l'intensité des cascades trophiques dans les lacs subtropicaux et tropicaux. Ainsi, on observe dans ces milieux une prédominance d'espèces phytoplanctoniques de grande taille, peu consommables par le zooplancton herbivore. De plus, le zooplancton est généralement plus petit sous les climats chauds que dans les régions froides. Les microcrustacés filtreurs d'assez grande taille, comme les espèces du genre *Daphnia*, sont par exemple assez rares, voire souvent absentes (Fernando *et al.*, 1987 ; Gillyool & Dodson, 2000) en milieux tropicaux. Ceci affecte la position fonctionnelle du zooplancton, sa vulnérabilité à la prédation par les poissons (Brooks & Dodson, 1965), ses préférences alimentaires (Gliwicz & Lampert, 1990), ses aptitudes compétitrices (Vanni, 1986) et son efficacité comme brouteur du phytoplancton (Dawidowicz, 1990 ; Jeppesen *et al.*, 1999). L'hypothèse la plus avancée actuellement pour expliquer la réduction en taille du zooplancton est celle de la pression de prédation exercée par les poissons (Lazzaro, 1997 ; Jeppesen *et al.*, 2005, 2007 ; Merrhoff *et al.*, 2007 ; Havens *et al.*, 2009). Cette diminution de la taille relative du zooplancton par rapport au phytoplancton réduit sa capacité à exercer un contrôle descendant (« top-down ») sur les algues.

Les poissons omnivores ne sont pas limités par la dynamique saisonnière du zooplancton. Ils peuvent aussi consommer du phytoplancton et des détritiques, atteignant donc des biomasses bien plus élevées que celles des poissons zooplanctonophages stricts (Stein *et al.*, 1995 ; Lazzaro, 1997 ; Pinel-Alloul *et al.*, 1998). De plus, beaucoup d'espèces de poissons tropicaux se reproduisent tout au long de l'année. Il en résulte une présence permanente de petits poissons, renforçant la pression de prédation sur le zooplancton. Avec un modèle simple, Van Leeuwen *et al.*, (2007) démontrent que la seule reproduction continue des poissons sous les tropiques peut réduire les chances d'un contrôle 'top-down' du phytoplancton par *Daphnia*. Ce modèle prédit que seules de très faibles densités de poissons sont compatibles avec un maintien de phases d'eau claire (faible biomasse du phytoplancton), pendant lesquelles le zooplancton est capable de contrôler l'abondance du phytoplancton.

Avec le développement de la théorie sur la stœchiométrie écologique (Sterner & Elser, 2002), d'autres effets indirects ont été suggérés pour rendre compte de la variabilité de l'intensité des cascades trophiques. En particulier, le recyclage différentiel des nutriments par les organismes (Vanni & Layne, 1997 ; Elser & Urabe, 1999 ; Vanni, 2002) est un processus essentiel soutenant la croissance du phytoplancton. L'altération de la disponibilité relative en nutriments (Azote (N), Phosphore (P)) suit les modifications de la structure des réseaux trophiques. Dans la mesure où les nutriments sont recyclés en fonction de la composition élémentaire (maintenue constante) des consommateurs, les nutriments en excès dans la nourriture des consommateurs sont rejetés en plus grande proportion que les nutriments limitants. Les producteurs primaires sont généralement limités en phosphore dans les lacs tempérés (Schindler, 1977) et en azote dans les lacs tropicaux (Ryding & Rast, 1989). Paradoxalement, les contraintes stœchiométriques imposées par les structures des réseaux trophiques,

qui sont probablement différentes entre les deux systèmes, ne sont pas étudiées. Les études sur les cascades trophiques ont été essentiellement réalisées en milieux tempérés et les travaux couvrant d'amples gradients latitudinaux font défaut (Gyllström *et al.*, 2005). Nous avons donc choisi de réaliser des approches expérimentales afin de mieux comprendre les mécanismes influençant l'intensité des cascades trophiques en milieux subtropicaux et tropicaux. Notre travail est novateur, car les études comparatives des variables influençant l'importance relative des mécanismes de contrôle ascendants (« bottom-up ») et descendants (« top-down ») sont rares et concernent essentiellement les effets des poissons zooplanctonophages chassant à vue sous des hautes latitudes (Hansson & Carpenter, 1993 ; Persson, 1997 ; Vanni & Layne, 1997 ; Attayde & Hansson, 2001a,b). Pour analyser ces mécanismes, nous avons mis en œuvre deux plates-formes de mésocosmes (bassins hors-sol de Bel Air et enceintes *in situ* à Dakar-Bango).

Matériel et méthodes

Ce travail a combiné principalement huit démarches complémentaires : quatre expérimentations en mésocosmes au Sénégal (a, b, c et d), une approche de terrain au Sénégal (e), une expérience en mésocosmes en milieu subtropical (f), une comparaison entre approches expérimentales en mésocosmes en milieu tempéré et en milieu tropical (g), et une approche à court terme en microcosmes au Sénégal (h).

Nous avons utilisé une base de données limnologiques hebdomadaires (programme IRD CYROCO) sur le réservoir de Dakar-Bango pour la période 2003-2007 comme niveau de référence des dynamiques saisonnières et interannuelles.

A) Contrôle des efflorescences de cyanobactéries

Cette expérience (28 jours) a été réalisée dans 18 enceintes (4 m³) installées *in situ* dans le réservoir de Dakar-Bango, principale source d'eau potable de la ville de Saint-Louis. Elle visait à analyser la capacité de contrôle biologique d'une efflorescence de cyanobactéries filamenteuses (*Anabaena solitaria* et *A. flos-aquae*) par le Tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) à différents stades de son développement, en conditions eutrophes, l'azote étant le nutriment limitant potentiellement la croissance du phytoplancton. L'utilisation de différents stades de développement du Tilapia a permis de comparer les impacts sur les cyanobactéries de poissons zooplanctonophages (alevins), de poissons omnivores (juvéniles), de poissons herbivores (subadultes), et de deux combinaisons de classes d'âges de Tilapia à leurs biomasses typiques.

B) Effets directs et indirects des Tilapias sur le phytoplancton

Cette expérience (63 jours) a été réalisée dans 12 bassins hors-sol (9 m³) de la plate-forme de Bel-Air à Dakar, remplis avec de l'eau en provenance du réservoir de Dakar-Bango etensemencés en plancton de ce même réservoir. Nous avons comparé l'évolution des paramètres biotiques et abiotiques dans des bassins témoins sans poissons, des bassins avec des Tilapias du Nil libres de circuler, et des bassins avec des Tilapias du Nil maintenus dans des cages en toile de moustiquaire, laissant circuler les éléments dissous mais ne permettant pas le passage du plancton. Ainsi, nous avons pu examiner l'importance relative pour les communautés planctoniques des effets en cascade liés à la prédation des poissons et des effets indirects liés à l'excrétion de ce filtreur omnivore.

Comme dans l'expérience précédente, les conditions étaient eutrophes, avec une limitation potentielle de la croissance du phytoplancton par l'azote, ce qui était susceptible de favoriser des efflorescences à cyanobactéries.

C) Effets comparés d'un poisson prédateur filtreur omnivore et d'un prédateur zooplanctonophage sur la structure des communautés planctoniques

Cette expérience (46 jours) a été réalisée dans 24 enceintes *in situ* à Dakar-Bango. Elle compare la magnitude des effets (cascades trophiques vs autres mécanismes) d'un poisson filtreur omnivore (*O. niloticus*) et d'un petit poisson zooplanctonophage (*Micropanchax spp.*) sur la physico-chimie et le plancton, en fonction de l'accessibilité du sédiment à la bioturbation (phénomène de transfert d'éléments nutritifs ou chimiques par des êtres vivants au sein d'un compartiment ou entre différents compartiments d'un écosystème).

D) Impact des migrations nyctémérales des poissons et du zooplancton sur le processus d'eutrophisation

Les territoires des différents organismes vivant dans les écosystèmes aquatiques ne se recouvrent pas totalement. De plus, le degré de recouvrement de ces habitats est susceptible de varier au cours de la journée du fait de migrations verticales et horizontales nyctémérales (accomplies sur un rythme de 24 h.). Ces processus complexes sont susceptibles d'altérer les interactions prédateurs - proies avec des effets en cascade potentiels sur l'eutrophisation des eaux. Dans la zone littorale du Lac de Guiers (source d'eau potable de Dakar) colonisée par des macrophytes émergées (*Typha australis* et *Phragmites spp.*), nous avons analysé les migrations nyctémérales (24 h.) verticales et horizontales concomitantes des poissons et du zooplancton. Nous souhaitons ainsi vérifier si ces mécanismes migratoires étaient susceptibles de réduire la biomasse phytoplanctonique et d'augmenter la transparence.

E) Comparaison des effets de deux poissons planctonophages sur l'architecture des réseaux trophiques

Pour évaluer l'impact exercé par le type de poisson prédateur en sommet de chaîne sur la structure et le fonctionnement écologique des réseaux trophiques, nous avons mené une analyse topologique (analyse de l'architecture des réseaux) sur deux peuplements expérimentaux : l'un comportant un chasseur-à-vue zooplanctonophage (bluegill, *Lepomis macrochirus*) et l'autre caractérisé par la présence d'un filtreur omnivore (gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*).

F) Influence des contraintes stœchiométriques sur le processus d'eutrophisation en milieu tempéré et tropical

Pour mesurer l'influence des contraintes stœchiométriques liées au recyclage différentiel de l'azote et du phosphore par les organismes sur la croissance du phytoplancton, nous avons analysé les ratios N:P du phytoplancton, du zooplancton et des poissons, les nutriments limitant la croissance algale, et l'excrétion des poissons dans deux expériences en mésocosmes. Une expérience a été réalisée en milieu tropical (plate-forme de Bel-Air) et l'autre en milieu tempéré (enceintes *in situ* sur le Lac de Créteil en région

parisienne). Dans les deux expériences, nous avons comparé les réponses obtenues en absence ou en présence de poissons (Tilapia du Nil en milieu tropical et gardon *Rutilus rutilus* en milieu tempéré).

G) Mutualisme entre algues et poissons

A travers une expérience de courte durée, nous avons analysé la magnitude de certains effets indirects positifs du Tilapia euryhalin ouest-africain *Sarotherodon melanotheron heudelotii* sur la croissance de l'algue planctonique *Chlorella sp.* L'objectif pratique de cette approche en microcosmes était de maximiser à moindre coût le rendement d'un prototype du système aquacole à recyclage intégral (SARI) en conditions subsahariennes. Le SARI est destiné à maximiser la transformation des intrants en biomasse de poissons et à minimiser la production de déchets en optimisant le recyclage interne des nutriments au sein du système de production, sur la base d'approches d'ingénierie écologique. Cette expérience, réalisée dans le cadre de la mise au point du SARI, nous a permis en parallèle de mieux analyser la nature complexe des interactions indirectes entre poissons et producteurs primaires.

H) Effets comparés de deux Tilapias sur les conditions physico-chimiques et la structure des communautés planctoniques

Cette expérience (63 jours) a été réalisée dans les mêmes conditions que la précédente. Nous avons comparé les impacts exercés par deux poissons cichlidés planctonophages omnivores – un filtreur généraliste (le Tilapia du Nil *Oreochromis niloticus*) et un poisson plus détritivore et benthophage (le Tilapia euryhalin *Sarotherodon melanotheron heudelotii*) – sur la physico-chimie, le phytoplancton et le zooplancton.

Résultats (fig. 2)

A) L'excès de nutriments et la prévalence de cyanobactéries inhibent les cascades trophiques des poissons

Dans les lacs subtropicaux et tropicaux eutrophes, en conditions de limitation par l'azote et de prédominance du petit zooplancton herbivore, les poissons, qu'ils soient zooplanctonophages, omnivores ou herbivores, ne semblent pas capables d'altérer l'explosion transitoire d'une efflorescence à cyanobactéries. Ce résultat suggère l'incapacité d'un tel écosystème à se maintenir dans un état trophique approprié à la production d'eau potable si les impacts anthropiques ne sont pas extrêmement réduits (Rondel *et al.*, 2008).

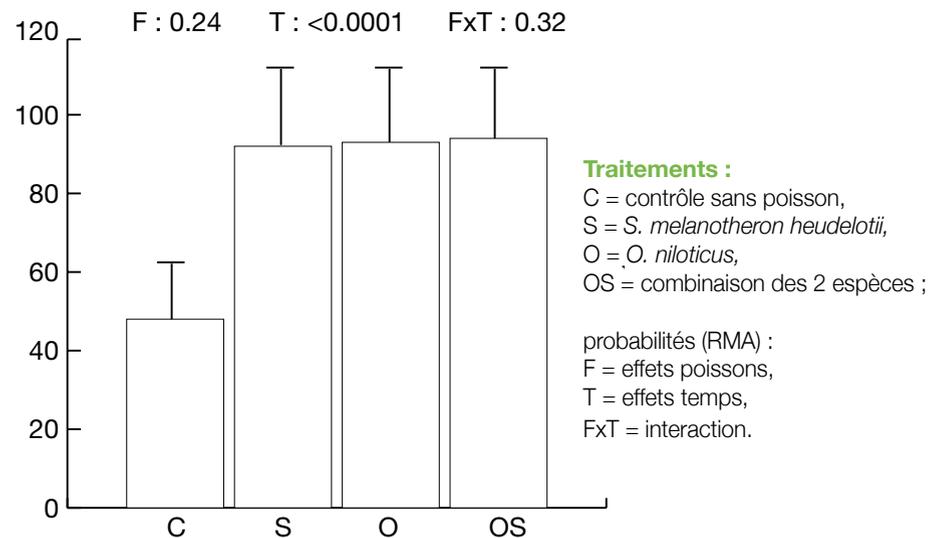
B) Les effets du recyclage des nutriments et de la consommation des poissons filtreurs peuvent se compenser, inhibant les cascades trophiques

Dans cette expérience, la présence de Tilapias a induit quelques faibles effets positifs sur le phytoplancton et provoqué une réduction de la concentration en phosphore dissous dans le milieu. Le zooplancton, de petite taille, a exercé une faible pression de prédation (moins de 20% par jour) sur le seul nanophytoplancton (phytoplancton d'un diamètre sphérique équivalent $\leq 20 \mu\text{m}$), tandis que les poissons ont brouté l'ensemble de la biomasse du microphytoplancton (phytoplancton d'un diamètre sphérique équivalent $> 20 \mu\text{m}$). Par ailleurs, la comparaison des effets liés à la consommation et des effets liés à l'excrétion suggère que ces effets étaient le plus souvent opposés. Les Tilapias ont

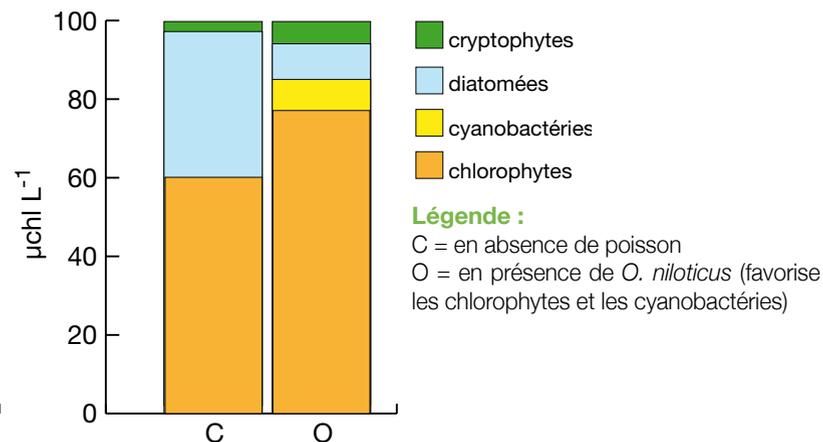
eu tendance à constituer un puit en phosphore et non en azote. Dans ces conditions de limitation par l'azote, cette excrétion différentielle a probablement contribué à freiner le développement des cyanobactéries et à stimuler les chlorophycées. Ainsi, les effets en cascade de ce poisson omnivore et les effets liés à la modification de l'excrétion ont eu tendance à se compenser, réduisant l'ampleur globale des cascades trophiques.

Figure 1 : Réponses moyennes des concentrations en chlorophylle...

...du phytoplancton total.



...des groupes taxonomiques du phytoplancton (Lazzaro et al., en prép.).



C) Les poissons filtreurs omnivores n'altèrent ni la structure, ni la biomasse du zooplancton (cascades trophiques « non classiques »)

Les deux espèces de Tilapias manipulées dans le cadre de la 3^{ème} expérience ont eu des effets similaires. La présence des deux espèces de Tilapias (seules ou combinées) n'a eu aucun effet sur la biomasse zooplanctonique totale, seuls quelques petits herbivores zooplanctoniques ayant disparu. En revanche, elle a induit un doublement de la biomasse du phytoplancton (le développement des chlorophytes étant favorisé) par rapport aux bassins sans poissons. Cette cascade trophique (Fig. 1) n'est pas classique, car elle n'est pas induite par une modification de la pression de prédation exercée par les herbivores sur le phytoplancton. Ceci suggère des changements de contraintes stœchiométriques imposées par le recyclage différentiel des nutriments par les poissons comme une excrétion plus forte de l'azote, qui limite la croissance du phytoplancton dans ces milieux (Lazzaro et al., en prép.).

D) Les petits poissons zooplanctonophages n'ont pas d'effets en cascades, alors que les filtreurs omnivores induisent des « cascades trophiques non classiques »

Dans cette expérience, nous avons comparé les effets du poisson filtreur omnivore *O. niloticus* et des petits poissons zooplanctonophages du genre *Micropanchax*. Les petits poissons zooplanctonophages ont supprimé les trois-quarts de la biomasse du zooplancton mais n'ont aucun effet sur le phytoplancton. Ceci confirme l'hypothèse que le zooplancton herbivore des milieux tropicaux a un faible effet direct sur le phytoplancton. A l'inverse, les filtreurs omnivores ont induit le doublement de la concentration en chlorophylle, mais n'ont eu aucun effet sur la biomasse du zooplancton. Encore une fois, une augmentation de l'excrétion d'azote par les Tilapias semble l'hypothèse la plus probable pour expliquer l'augmentation des phytoplancton (Lazzaro et al., en prép.).

E) Les migrations nyctémérales du zooplancton sont intenses verticalement et faibles horizontalement

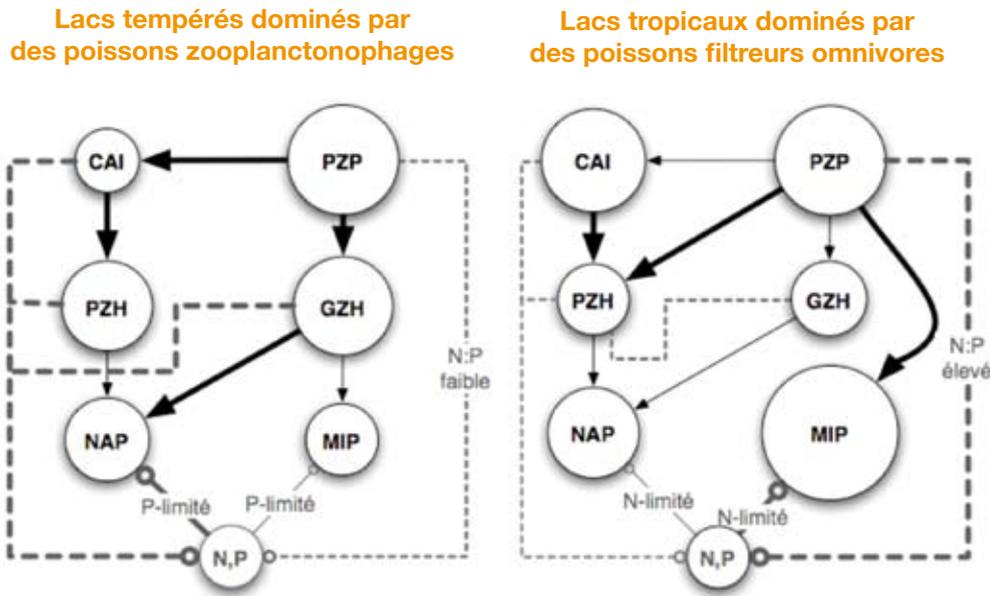
Dans le lac de Guiers, la plupart du zooplancton migre verticalement, parmi les macrophytes ou en eau libre. Les migrations verticales les plus nettes sont réalisées par les cyclopoïdes et les cladocères. Les poissons sont en majorité nocturnes ou actifs à l'aube et ne présentent pas de patrons de migrations spatio-temporelles identifiables. L'accentuation de l'activité des poissons lorsque le zooplancton est en pleine eau tend à augmenter la pression de prédation sur le zooplancton et pourrait de ce fait accroître la susceptibilité des milieux à l'eutrophisation et réduire la résilience de l'état d'eau claire (Kâ et al., à soumettre).

F) La topologie et le fonctionnement écologique des réseaux trophiques dépendent du type de prédateur en sommet de chaîne (Topologie)

Des études menées en milieux subtropicaux ont démontré que l'architecture des réseaux trophiques dépend du comportement de prédation au sommet des chaînes alimentaires. Ainsi, les poissons filtreurs induisent des réseaux trophiques avec une plus forte connectivité, des degrés d'omnivorie et de généralisme plus élevés et des longueurs moyennes de chaînes trophiques plus courtes que les poissons chasseurs à vue. L'approche topologique que nous avons utilisée est basée sur la prise en compte de l'ensemble

des liens trophiques entre les espèces. Notre approche topologique s'est avérée très efficace pour caractériser les réseaux trophiques et pourrait se révéler particulièrement intéressante dans des milieux tropicaux caractérisés par la dominance d'espèces omnivores et pour lesquels les schémas classiquement utilisés en milieux tempérés sont peu applicables (Lazzaro *et al.*, 2009).

Figure 2 : Comparaison des biomasses, des taux de prédation et des taux d'excrétion entre les lacs tempérés et les lacs tropicaux



Légendes

○ Biomasse
 ← Prédation
 ○ - - - Excrétion
 Diamètre et épaisseur proportionnels au taux

Les types de limitation indiqués sur les connecteurs

Azote = N ;
 Phosphore = P ;
 Rapports stoechiométriques d'excrétion = N:P

Abbréviations

PZP = poissons zooplanctonophages ;
 PFO = poissons filtreurs omnivores ;
 GZH = grand zooplancton herbivore ;
 PZH = petit zooplancton herbivore ;
 MIP = microphytoplancton ;
 NAP = nanophytoplancton ;
 N,P = nutriments (N, P) ;
 CAI = carnivores invertébrés (modifié d'après Danger *et al.* 2009).

G) Les effets en cascade des poissons sont plus importants dans les systèmes tempérés que dans les systèmes tropicaux

L'approche comparative réalisée suggère que les cascades trophiques sont essentiellement liées à une modification de la pression de prédation par les herbivores en milieux tempérés, alors que ces effets ne dépendent pas d'une modification classique des communautés zooplanctoniques ou d'une prédominance des cyanobactéries en milieux tropicaux. Nos résultats suggèrent une contribution clé de l'excrétion d'azote par les poissons dans la croissance du phytoplancton en conditions de limitation par l'azote, typiques des milieux aquatiques tropicaux. Des contraintes stoechiométriques distinctes pourraient représenter une différence majeure entre les écosystèmes tempérés et les écosystèmes tropicaux (Danger *et al.*, 2009).

H) Une expérience menée sur des Tilapias euryhalins en milieux très riches en N et P démontre que d'autres processus que l'excrétion d'azote sont susceptibles d'augmenter la croissance phytoplanctonique

Nos résultats suggèrent l'existence d'un mutualisme algues (*Chlorella*) – Tilapias (*Sarotherodon*). Les premiers consomment les nutriments en excès susceptibles d'être toxiques pour les poissons à fortes doses. Les seconds augmentent la teneur en CO₂, favorisant la photosynthèse dans ces milieux très eutrophes dans lesquels une faible teneur en CO₂ peut fortement limiter l'activité photosynthétique. Ce mutualisme pourrait être utilisé dans des systèmes d'aquaculture à recyclage intégral (SARI) pour optimiser la production piscicole et réduire la production des déchets azotés liés à cette production (Gilles *et al.*, 2008).

Conclusions - Perspectives

Nos résultats concernant l'occurrence, le type et l'intensité des cascades trophiques induites par les poissons filtreurs omnivores en milieux méso-eutrophes subtropicaux et tropicaux peuvent paraître déroutants, dans la mesure où les réponses des réseaux trophiques pélagiques sont difficilement prévisibles, parfois contre-intuitives. Compte tenu de la complexité des mécanismes non linéaires impliqués (boucles de rétroaction, états d'équilibres alternatifs), il n'est pas étonnant que les réponses dépendent étroitement du contexte. Il en découle une indispensable connaissance individuelle minimale de l'architecture (topologie) des communautés biologiques impliquées en relation avec les contraintes nutritives (stoechiométrie).

Nos expériences confirment la faiblesse des cascades trophiques engendrées par les poissons planctonophages filtreurs omnivores dans les lacs tropicaux. Ces faibles cascades résultent d'une combinaison de facteurs (Polis *et al.*, 2000), tels que la présence de poissons omnivores et d'un zooplancton herbivore de petite taille (et donc peu efficace) associé à la prédominance d'efflorescences de phytoplancton de grande taille peu ou pas consommable. Nos expériences mettent également en évidence le caractère « non classique » des cascades trophiques engendrées par les poissons planctonophages filtreurs omnivores dans les lacs tropicaux, celles-ci apparaissant liées à un recyclage différentiel de l'azote et du phosphore minéraux par le zooplancton et les poissons en fonction de la structure (topologie) des réseaux trophiques et non à une modification de la capacité de

contrôle du phytoplancton par les herbivores. Dans de telles conditions, l'applicabilité de l'approche classique des biomanipulations développée en milieux tempérés qui vise à contrôler le phytoplancton par une augmentation du broutage par le zooplancton est à discuter (Lazzaro, 1997, Pinel-Alloul *et al.*, 1998, Jeppesen *et al.*, 2005).

Notre travail confirme l'hypothèse de Holt et Loreau (2002) selon laquelle l'apparition de cascades trophiques nécessite que les espèces d'un niveau trophique soient consommables par celles du niveau trophique qui leur est immédiatement supérieur (Polis *et al.*, 2000). Ainsi, la structure du réseau trophique de la zone pélagique du réservoir de Dakar-Bango semble peu à même de permettre un contrôle efficace des efflorescences à cyanobactéries, quelle que soit la conformation de l'assemblage de poissons planctonophages. En fonction des contraintes stœchiométriques, des efflorescences à cyanobactéries fixatrices d'azote (limitation du phytoplancton par l'azote) ou à chlorophytes (co-limitation par l'azote et le phosphore) peuvent se développer. Comme nous l'avons indiqué précédemment, ces cyanobactéries sont non seulement peu consommables par le zooplancton, mais elles peuvent également s'avérer toxiques pour les poissons, le bétail et les humains. Des changements dans la topologie des réseaux trophiques en fonction des pressions anthropiques et/ou du changement climatique sont susceptibles d'induire ces basculements entre facteurs limitants. Il est donc fortement recommandé de poursuivre les suivis limnologiques mis en place (programme CYROCO de l'IRD, 2003 à 2008) sur le réservoir de Dakar-Bango, le Lac de Guiers – les deux principales sources d'eau potable du Sénégal – ainsi que sur le bas delta du fleuve Sénégal. Cette surveillance permettra de suivre l'évolution attendue des processus d'eutrophisation et de prévenir les événements indésirables, telles que les efflorescences phytoplanctoniques.

II. Acquis en termes de transfert

Implications pratiques

■ Gestion des lacs tropicaux à vocation de production d'eau potable par ingénierie écologique

La charge en nutriments provenant de l'agriculture irriguée et des engrais augmente dans l'hydrosystème du Delta du Fleuve Sénégal (Varis & Lahtela, 2002). Ce phénomène, combiné au développement économique de la région et au changement climatique, risque fortement d'aggraver les problèmes liés à l'eutrophisation. Afin de maintenir les standards de qualité pour la production d'eau potable à Dakar-Bango et en amont dans le Lac de Guiers, la priorité devrait être de maîtriser les apports en nutriments, particulièrement le phosphore, afin d'éviter la prolifération d'efflorescences nuisibles de cyanobactéries fixatrices d'azote.

Des mécanismes complexes de rétroaction peuvent empêcher des lacs eutrophes de retourner à des états méso- ou oligotrophes. On peut citer parmi ces mécanismes la translocation par les poissons des détritiques du sédiment vers la colonne d'eau, les interactions entre poissons planctonophages omnivores ou un usage inadéquat du bassin versant, susceptible de maintenir les systèmes dans des états très productifs (Vanni *et al.*, 2005).

La protection des zones de macrophytes afin de réduire le risque de basculement vers un état d'équilibre turbide caractérisé par la dominance du microphytoplancton (Scheffer *et al.*, 1993 ; Moss *et al.*, 2004), ainsi que la réduction de la biomasse piscicole d'espèces benthophages-détritiphages (via le peuplement de piscivores ou la capture sélective ; Drenner & Hambricht, 1999, 2002), sont des mesures complémentaires efficaces utilisées dans les systèmes tempérés (Moss *et al.*, 2004).

Afin d'améliorer la gestion des lacs tropicaux peu profonds, nous suggérons d'approfondir les conditions d'applicabilité des mécanismes et des hypothèses actuellement utilisés en ingénierie écologique dans les lacs tempérés, par exemple dans le cadre des biomanipulations des communautés de poissons. Les impasses trophiques telles que les efflorescences à cyanobactéries – liées au broutage inefficace du zooplancton et à l'intense recyclage interne des nutriments – sont une particularité majeure à considérer. Ces recommandations s'appliquent également à d'autres écosystèmes tropicaux ou subtropicaux peu profonds de production d'eau potable en zones semi-arides.

■ Systèmes aquacoles à recyclage intégral - écologiquement et commercialement durables

Les résultats obtenus sur le prototype du SARI (Gilles S., IRD), modèle de production piscicole à recyclage intégral en eau saumâtre installé sur le campus de l'IRD à M'bour, sont prometteurs pour maximiser la production en masse du phytoplancton dans les systèmes photosynthétiques de pleine eau. Ce mutualisme *Sarotherodon* - nanophytoplancton est précieux pour le fonctionnement des systèmes de traitement des eaux usées et l'élimination de nutriments des effluents provenant de fermes aquacoles et des eaux de drainage agricole en régions semi-arides. L'activité aquacole proprement dite est durable en région tropicale où le rayonnement solaire est intense toute l'année et la température élevée pratiquement constante. Par ailleurs, une telle activité serait économiquement profitable en raison de sa triple production (*Sarotherodon*, *Chlorella*, zooplancton herbivore), en plus d'économiser l'eau, l'alimentation artificielle, les engrais, l'enrichissement en CO₂, ainsi que l'énergie pour le brassage de l'eau et l'élimination des algues. L'utilisation d'un *Tilapia* euryhalin comme le *S. melanotheron heudelotti* permettrait de produire en eau saumâtre, en zones marines littorales ou continentales dégradées et de s'affranchir d'une source importante d'eau douce.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés

Rondel C., Arfi R., Corbin D., Le Bihan F., Ndour E.H. & Lazzaro X.* (2008) A cyanobacterial bloom prevents fish trophic cascades. *Freshwater Biology* 53 : 637–651.

Gilles S., Lacroix G., Corbin D., Bâ N., Ibañez Luna C., Nandjui J., Ouattara A., Ouédraogo O., Corbin D. & Lazzaro X.* (2008) Mutualism between euryhaline tilapia *Sarotherodon melanotheron heudelotii* and *Chlorella* sp. — Implications for nano-algal production in warmwater phytoplankton-based recirculating systems. *Aquacultural Engineering* 39 : 113-121,.

Lazzaro X.*, Lacroix G., Gauzens B., Gignoux J. & Legendre S. (2009) Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology* 78 : 1307–1317.

Danger M.*, Lacroix G., Kâ S., Ndour E.H., Corbin D. & Lazzaro X. (2009) Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes : a stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 45 : 11-21.

Articles scientifiques à soumettre (fin 2010)

Kâ S., Pagano M., Ndour E.H., Thiaw O.T. & Lazzaro* X. Fish-zooplankton diel migrations in a shallow tropical lake - Can emergent macrophytes weaken pelagic trophic cascades ? *Freshwater Biology* (IF = 2,861).

Lazzaro* X., Rondel C., Arfi R., Corbin D. & Ndour E.H. Compensatory top-down and bottom-up control by an omnivorous filter-feeding fish. *Freshwater Biology* (IF = 2,861).

Articles scientifiques prévus, en préparation

Lazzaro* X., Lacroix G., Danger M., Pagano M., Arfi R., Corbin D., Carré C., Rose Ngom, Ndour E.H. & Ndour A. Predator type drives trophic cascade strength via differential mechanisms.

Lazzaro* X., Lacroix G., Danger M., Arfi R., Corbin D., Rose Ngom, Carré C., Ndour E.H. & Ndour A. Interactions between two detritivorous cichlids on plankton communities and influence of water mixing.

Communications orales à des colloques nationaux

Lacroix G., Lazzaro X. & Gignoux J. (2006) Comportement de prédation, omnivorie et structure topologique des réseaux trophiques : Conséquences fonctionnelles. 8^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF), 8-9/03/06, Nouan-le-Fuzelier.

Danger M., Lacroix G., Kâ S., Corbin D. & Lazzaro X. (2007). Rôle des poissons omnivores dans la détermination de la structure des réseaux trophiques aquatiques tropicaux - Une comparaison tempéré-tropical. 50^{ème} Congrès AFL, 13-15/11/07, Univ. Paul Sabatier, Toulouse. <http://www.afl2007.ups-tlse.fr/>.

Mendoza M. & Pagano M. (2008) Effets de la cyanobactérie *Cylindrospermopsis raciborskii* sur un copépode estuarien tropical *Pseudodiaptomus hessei*. Doctoriales, Univ. de la Méditerranée, Marseille, 22-26/06/08.

Lazzaro X., Attayde J.L., Lacroix G. & Danger M. (2008) Trophic interactions in temperate and tropical shallow lakes : Food-web topology and stoichiometric viewpoints. *Communication plénière, Shallow Lakes Conference*, Uruguay, 23 - 28/11/08 : <http://www.shallowlakes2008.org/>

Thèse de doctorat

Rondel C. (2007) Étude expérimentale du rôle fonctionnel des poissons planctonophages sur la structure des communautés planctoniques et dans le contrôle des efflorescences dans un lac tropical peu profond. Doctorat, Univ. Montpellier 2, EDBI, 14/12/07. Co-Directeurs : Lazzaro X. & Arfi R.. Financement IRD (VCI) et Fondation des Treilles : <http://www.sudoc.abes.fr/DB=2.1/SET=3/TTL=1/REL?PPN=12276692X>

Habilitation à diriger des recherches

Lazzaro X. (2009) Rôle structurant des poissons filtreurs omnivores sur la dynamique des communautés planctoniques et les efflorescences dans les lacs tropicaux peu profonds. HDR, UPMC, 115 p. 21/12/09, ENS : http://www.com.univ-mrs.fr/IRD/cyroco/pdf/formation/hdr_lazzaro_211209.pdf

Communications dans les médias - Internet

Lazzaro X. (2007) Expérience écologique sur la qualité d'eau du Réservoir de Dakar-Bango, source d'eau potable pour la ville de Saint-Louis, Sénégal. Entretien-reportage vidéo de 2'45", Canal IRD, déc. 2007 : www.ird.fr/la-mediatheque/videos-en-ligne-canal-ird/experience-ecologique-sur-la-qualite-d-eau-du-reservoir-de-dakar-bango/l-eau-du-reservoir-de-dakar-bango

Lazzaro X. (2007) Revisiter le modèle des cascades trophiques dans les lacs tropicaux. Rapport d'activité IRD 2007 - Thème « Ressources en eau et accès à l'eau », p. 20. Synthèse du programme CYBIOM au Sénégal : www.ird.fr/l-ird/rapports-d-activite-annuels/2007

Enseignements

Lazzaro X. (2005-2007) Impact des poissons sur les réseaux trophiques lacustres. Cours et séminaires de DEA de l'Institut Universitaire de Pêche et Aquaculture (IUPA), Université Cheikh Anta Diop (UCAD), Dakar, Sénégal.

Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales : enjeux méthodologiques et application dans les Ghâts occidentaux de l'Inde

Responsable scientifique

Raphaël Pélissier, IRD

Institut Français de Pondichéry - IFP, UMIFRE 21 CNRS-MAEE

11 st Louis street,

Pondichéry 605001, India

Mél. : raphael.pelissier@ird.fr

Autres participants

IFP, Pondichéry : Narayanan Ayyappan, Champak Beeravolu Reddy, K. Belna, S. Ramalingam, B. R. Ramesh, Dilip Venugopal.

Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes - AMAP, UMR, Montpellier : Pierre Couteron (IRD), François Munoz (Université Montpellier 2).

Unité Evolution biologique et écologie - EBE, Université Libre de Bruxelles : Olivier Hardy.

Mots-clés

Ecologie des communautés, forêts tropicales humides, Ghâts occidentaux, Inde, phylogénie, relations espèces-environnement, théorie neutraliste.

Objectifs des recherches

■ Préciser les liens conceptuels et méthodologiques entre la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés et l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement ;

■ Tester ces méthodes dans le contexte des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde afin de mesurer l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité.

I. Présentation des travaux

Introduction

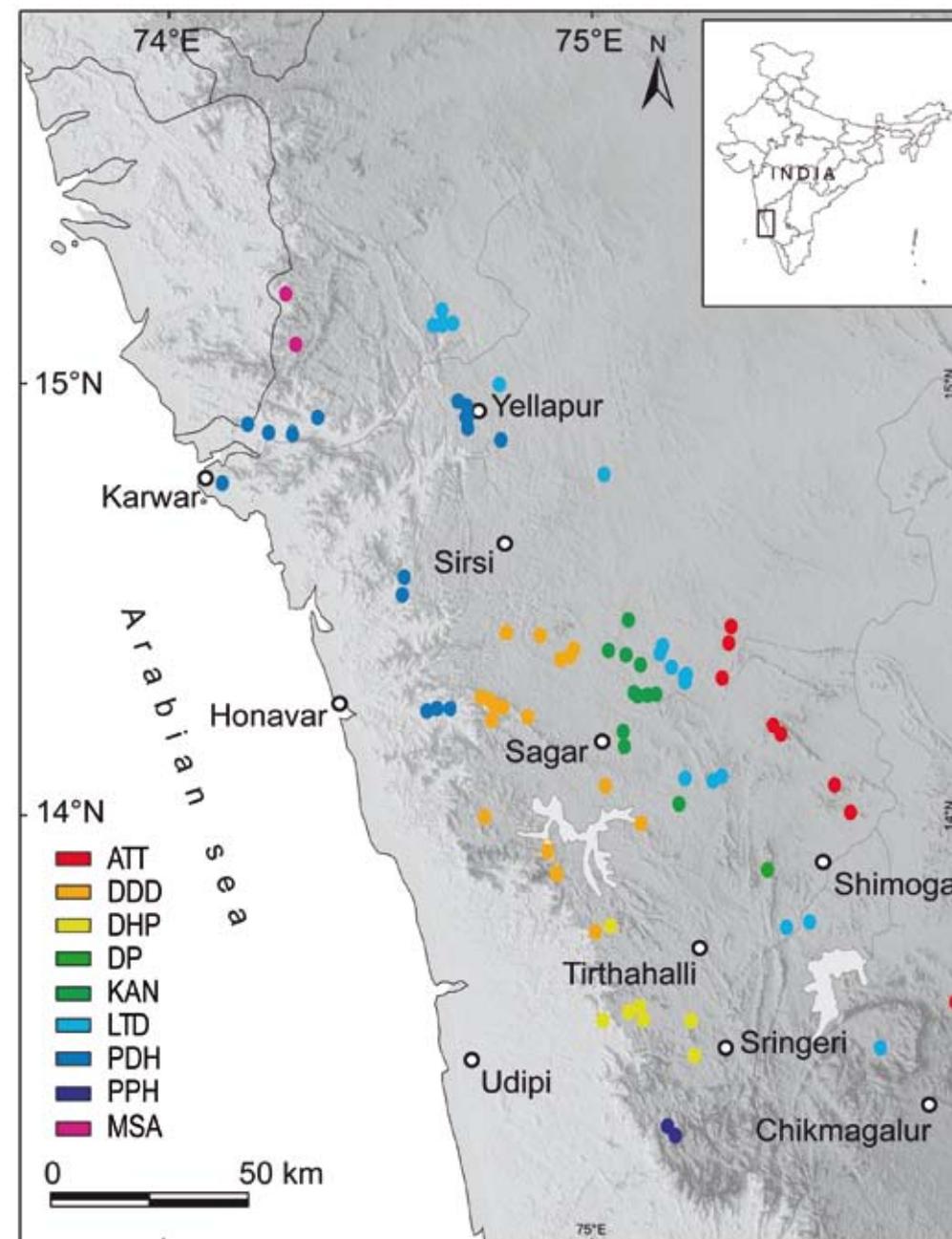
Le débat au sujet des processus déterminant l'organisation spatiale de la diversité végétale s'est récemment cristallisé autour de l'importance relative des facteurs environnementaux stables par rapport aux phénomènes de dérive stochastique (dits aussi « neutralistes ») liés à la dispersion limitée des diaspores. Ce débat revêt un intérêt scientifique fondamental, tout en ayant de profondes implications pratiques en ce qui concerne la définition de stratégies pertinentes d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité et de gestion durable des forêts tropicales humides. Le déterminisme environnemental joue le rôle d'un filtre sélectionnant, à partir d'un pool régional d'espèces susceptibles d'occuper un site déterminé, les individus de certaines espèces en fonction de leurs préférences d'habitats. Ce mécanisme est classiquement étudié par l'analyse de la composition des communautés et de ses variations spatiales en fonction des facteurs environnementaux. Cela présuppose que les communautés sont en équilibre avec les conditions du milieu au moment de l'observation. Or, en milieu tropical humide, ces relations sont parfois difficiles à établir, notamment pour les espèces rares, si bien qu'il est souvent impossible de prédire une composition floristique à partir de la seule connaissance des facteurs du milieu. En effet, d'autres mécanismes sont à l'œuvre qui se superposent au déterminisme environnemental. En particulier, la dispersion limitée des diaspores dans l'espace ne permet pas à toutes les

Figure 1 : Carte de localisation des sites d'étude du réseau KBSP.

Type forestier	Echantillons	Précipit. (mm) moy. annuelles	Temp. moy. (°C) du mois le + froid	nb. de mois secs*
ATT = <i>Anogeissus latifolia</i> - <i>Tectona grandis</i> - <i>Terminalia tomentosa</i>	8	750 - 1 500	> 20	5 - 8
DDD(+P) = <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Diospyros candolleana</i> - <i>Diospyros oocarpa</i> (facies à <i>Poeciloneuron indicum</i>)	18	3 500 - 7 000	> 20 (alt. 0-850 m)	5 - 7
DHP = <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Humboldtia brunonis</i> - <i>Poeciloneuron indicum</i>	7	5 000 - 8 000	> 20 (alt. 700-850 m)	4,5 - 5,5
DP = <i>Dipterocarpus indicus</i> - <i>Persea macrantha</i>	1	> 2 000	> 20 (alt. 650-850 m)	5 - 6
KAN = <i>Diospyros</i> spp. - <i>Dysoxylum malabaricum</i> - <i>Persea macrantha</i> (facies édaphique ou kan forest)	12	1 500 - 2 000	23 - 24,5 (alt. 550-750 m)	6 - 7
LTD = <i>Lagestroemia microcarpa</i> - <i>Tectona grandis</i> - <i>Dillenia Pentagyna</i>	20	1 500 - 2 000	> 20	4 - 7
MSA = <i>Memecylon umbellatum</i> - <i>Syzygium cumini</i> - <i>Actinodaphne augustifolia</i>	2	5 000 - 6 500	17 - 13 (alt. 700 - 1 400 m)	5 - 7
PDH = <i>Persea macrantha</i> - <i>Diospyros</i> spp. - <i>Holigarna</i> spp.	24	2 000 - 6 000	> 23 (alt. 0-800 m)	6 - 7
PPH = <i>Palaquium ellipticum</i> - <i>Poeciloneuron indicum</i> - <i>Hopea ponga</i>	4	5 000 - 7 000	18 - 20 (alt. 750-1 300 m)	4 - 5

*P<2*température moyenne mensuelle.

Figure 2 : Types forestiers échantillonnés et paramètres bioclimatiques correspondants



espèces du pool régional d'atteindre tous les sites qui leurs sont potentiellement favorables. La théorie neutraliste de la biodiversité prétend même, sur la base d'un modèle de dynamique spatio-temporelle des communautés, que les effets du filtre environnemental sont négligeables et que les variations spatiales observées de la composition floristique des communautés s'expliquent par l'équilibre instable qui s'instaure entre la dérive écologique locale – une communauté isolée maintenue à saturation s'oriente peu à peu vers un peuplement monospécifique – et l'arrivée de migrants issus du pool régional et dont la dispersion des diaspores dans l'espace n'a qu'une portée limitée. Selon cette théorie, tous les individus jouent un rôle équivalent dans la dynamique spatio-temporelle, c'est-à-dire que les espèces sont considérées comme « écologiquement neutres » (sans préférence d'habitat).

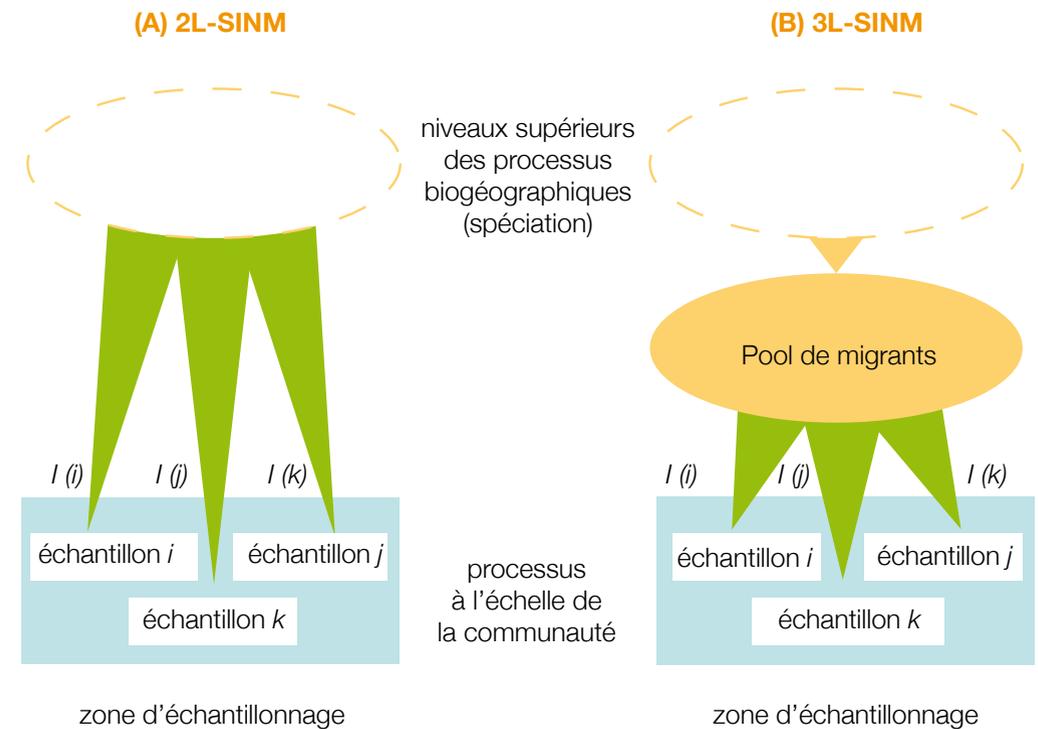
Ce débat, fondamental sur le plan théorique, n'est pas sans conséquences pratiques. En particulier, il fait écho à la controverse « Single Large Or Several Small (SLOSS) », concernant la configuration des aires protégées. En effet, si l'organisation spatiale de la diversité est, avant tout, déterminée par les conditions environnementales, une politique de conservation s'appuyant sur de petites unités représentatives des différents types d'habitats paraît pertinente. Si, au contraire, les facteurs liés à la dispersion des espèces sont prépondérants, la diversité variera d'abord avec la distance géographique : ainsi, deux échantillons d'un même type d'habitat auront des compositions taxonomiques d'autant plus similaires qu'ils seront spatialement proches et les populations de petites réserves isolées seront probablement vouées à disparaître à long terme. Dans ce cas, une politique de conservation basée sur la préservation de grandes aires protégées, ou sur un maillage régulier de l'espace par des réserves interconnectées, paraîtrait la mieux adaptée. Cet exemple, tiré de la problématique de conservation, n'est qu'une illustration parmi d'autres de l'incidence que peut - ou devrait - avoir la compréhension des déterminants de l'organisation spatiale de la biodiversité sur les prises de décision concernant la gestion des ressources naturelles.

L'objectif du présent projet se situe en amont des questions appliquées de conservation. Il consiste à essayer d'établir des liens conceptuels et méthodologiques entre la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés et l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement, ainsi qu'à tester ces méthodes dans le contexte des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Nous espérons ainsi pouvoir à terme mesurer l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité.

Matériel et méthodes

Les travaux ont essentiellement porté sur un jeu de données issues de 96 parcelles de 1 hectare dispersées sur un territoire de 22 000 km² dans différents types forestiers de la région centrale des Ghâts occidentaux de l'Inde. Les données avaient été collectées lors d'un précédent projet de l'Institut Français de Pondichéry (IFP) en collaboration avec les services forestiers de l'état du Karnataka. Cette base de données (baptisée KBSP) a été vérifiée, mise à jour et publiée (Ramesh *et al.*, 2010a). Au total, 76 813 arbres et lianes appartenant à 446 espèces y sont recensés. Des observations concernant la structure moyenne des peuplements (hauteur dominante, ouverture de la canopée, état de dégradation...) sont également disponibles ainsi que des données complémentaires

Figure 3 : Les deux modèles d'estimation du taux migration variable, $l(x)$, d'individus du réservoir régional d'espèces vers chacune des communautés locales (i, j et k) valides dans un cadre moins restrictif que le modèle neutre initial de S. P. Hubbell. (A) Le modèle à deux compartiments (2L-SINM) de Munoz *et al.*, 2007. (B) Le modèle à trois compartiments (3L-SINM) de Munoz *et al.* (2008) qui fait intervenir un pool intermédiaire de migrants et des estimations basées sur l'indice de différenciation relative des communautés, $G_{ST}(x)$ (d'après Munoz *et al.*, 2008).



concernant le bioclimat et les sols (rassemblées à partir de sources existantes). Une phylogénie datée au niveau famille et genre a été établie sur la base de la classification APG III (méthode de classification des angiospermes, 2009).

Le travail théorique et méthodologique est basé sur le développement et l'amélioration de routines informatiques diffusées sous la forme de logiciels libres :

1) méthodes d'analyse et de décomposition de la diversité spécifique mises au point lors d'un précédent projet (projet DIME de l'APR 2001 du Programme « Écosystème Tropicaux ») et dont le développement a été poursuivi (Dray *et al.*, 2010, Pélissier &

Coueron 2007, Pélissier *et al.*, 2008c) au sein de la librairie « diversity » pour le logiciel d'analyse statistique R (<http://pelissier.free.fr/Diversity.html>) ;

2) méthodes de simulation de la dynamique de communautés neutres et d'estimation des paramètres dérivées du modèle initial de S. P. Hubbell et de nouvelles routines (Munoz *et al.*, 2007, 2008), maintenant intégrées à la librairie « untb » pour R (<http://cran.r-project.org/web/packages/untb/index.html>) ;

3) méthodes de test d'agrégation phylogénétique développées conjointement avec le projet ANR BRIDGE – Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, and a Test of Ecological Theorie – (Hardy, 2008 ; Hardy & Jost 2008) et disponibles sous la forme du logiciel libre SPACoDi – Spatial & Phylogenetic Analysis of Community Diversity – (<http://ebe.ulb.ac.be/ebe.Software.html>).

Résultats - discussion

■ Organisation spatiale de la diversité spécifique (fig. 1 et 2)

L'analyse phytoécologique des données du réseau KBSP selon les méthodes d'analyse et de décomposition de la diversité proposées par Pélissier & Coueron (2007) et Pélissier *et al.*, (2008c) montrent deux axes de différenciation floristique qui ne sont pas totalement indépendants (Ramesh *et al.*, 2010b). L'un en fonction de la combinaison des principaux facteurs bioclimatiques (précipitations, longueur de la saison sèche et altitude), l'autre en fonction d'un gradient de perturbation des formations forestières initiales, dans une région où les forêts sont depuis longtemps très fragmentées par l'action de l'homme. Une mesure de l'intensité de la perturbation indépendante de la végétation n'existe pas. Pour les types forestiers sempervirents, on peut cependant approcher l'état d'intégrité des peuplements par le pourcentage d'individus appartenant à des espèces décidues dans le peuplement. Ces espèces, que l'on trouve généralement en début de cicatrisation des petites ouvertures naturelles de la canopée, sont d'autant plus favorisées que la structure initiale de la forêt est démantelée. Le fait que les espèces décidues qui s'installent dans les formations sempervirentes perturbées soient celles qui constituent les forêts décidues naturelles géographiquement très proches est une particularité des Ghâts occidentaux : on passe dans certaines parties de 5 000 à 1 000 mm de pluviométrie annuelle en moins de 50 km. Ceci explique certainement l'interrelation des gradients floristiques observés dans les analyses, le long d'un continuum floristique allant des formations sempervirentes non ou peu perturbées aux forêts semi-décidues naturelles.

L'estimation des paramètres du modèle neutre de référence de S. P. Hubbell sur les données KBSP s'est avérée techniquement très délicate et l'application du modèle beaucoup plus limitée qu'attendu (Beeravolu *et al.*, 2009). Excluant toute préférence d'habitat, ce modèle simple de dynamique de communautés est le premier capable de prédire à la fois les distributions d'abondance à l'équilibre du réservoir régional d'espèces (ou métacommunauté) et de la communauté locale. Il se base sur les deux paramètres fondamentaux suivants : le taux de migration moyen, I , des individus de la métacommunauté vers une communauté locale, et la biodiversité, Θ , de la métacommunauté, c'est-à-dire la richesse en espèces du pool régional. Il s'avère que le modèle

initial d'Hubbell, développé pour de grandes parcelles, ne s'applique pas à des données de petites parcelles en réseau sans risque de biais majeurs sur l'estimation des deux paramètres clés du modèle (Beeravolu 2010). Des efforts méthodologiques importants ont donc été entrepris débouchant sur deux nouvelles méthodes d'estimation d'un taux de migration variable, $I(x)$, pour chacune des parcelles d'un réseau (indiquées par x), qui s'appliquent également dans des conditions de dynamique non neutre (filtres écologiques possibles). La première méthode (Munoz *et al.* 2007) implique une estimation en deux temps utilisant les distributions d'abondance d'espèces à l'échelle régionale comme échantillon d'une métacommunauté (soit une information de diversité gamma) et à l'échelle des communautés locales (soit une information de diversité alpha). La prise en compte de deux échelles était inédite et assure la fiabilité de l'estimation. La seconde méthode (Munoz *et al.* 2008) intègre explicitement la diversité bêta en revisitant un indice de différenciation relative entre communautés (« GST ») largement utilisé en génétique des populations. Il représente la part de la diversité inter-communautés (diversité beta) par rapport à la diversité régionale (diversité gamma). Une nouvelle version de cet indice, $GST(x)$, conditionnelle à chaque échantillon de communauté locale, a donc été introduite. Cette statistique est valide sous des hypothèses largement moins restrictives que le modèle initial de dynamique de la métacommunauté. Elle permet notamment de considérer que l'ensemble des parcelles de terrain constitue un réservoir régional d'espèces de niveau intermédiaire entre la métacommunauté et les communautés locales. (fig. 3).

Plus flexible que le modèle neutre à deux compartiments (2L-SINM) du point de vue des conditions biogéographiques réelles, le modèle à trois compartiments (3L-SINM) a été testé sur des communautés neutres simulées et sur des données de terrain, dont celles du réseau KBSP. Les estimations obtenues en considérant les niveaux taxonomiques de la famille et du genre se sont montrées très cohérentes (Munoz *et al.*, 2010), ce qui est conforme aux attendus neutralistes d'équivalence des individus quel que soit leur niveau taxonomique. Une exploration analytique du biais et de la variance d'estimation a également été menée en fonction d'un compromis pratique entre le nombre et la taille des échantillons (Munoz & Coueron, 2010).

■ Mise en relation des approches neutre et phytoécologique

Finalement, une mise en relation entre l'approche phytoécologique et le modèle neutre a été recherchée. Elle se base d'une part sur les liens établis entre l'indice de diversité de Simpson - qui donne la probabilité que deux individus pris au hasard soient conspécifiques - et la statistique $GST(x)$ (Munoz *et al.*, 2008) et d'autre part sur ses liens avec une forme particulière d'analyse phytoécologique, l'analyse non-symétrique des correspondances (voir Pélissier & Coueron 2007). On obtient ainsi une partition additive de la statistique $GST(x)$ – son numérateur –, en une part expliquée par les variables d'environnement et une part résiduelle, corrigée des effets d'environnement, et donc susceptible de se rapprocher des valeurs attendues sous une hypothèse neutraliste. Des tests statistiques formels par rapport aux attendus neutralistes restent à rechercher, notamment en ayant recours à des simulations, pour valider la méthode de partitionnement de la diversité attribuable à la dynamique de dispersion neutraliste.

■ Dynamique des communautés locales

Un aspect important de la compréhension de la diversité des communautés locales est l'évaluation de l'effet relatif de la survie et de la capacité de dissémination des espèces. La théorie neutre de la biodiversité fournit un cadre d'étude de la dynamique d'assemblage des communautés locales, notamment par une approche spatialement explicite au moyen des noyaux de dispersion. Sur la base d'un modèle géométrique d'arrivée des propagules dans un périmètre délimité, nous pouvons évaluer une grandeur analogue au paramètre I de migration de la théorie neutre. Cet exercice permet :

1) de prendre conscience de l'existence de deux régimes relativement contrastés en fonction de la taille de la communauté locale (forte dérive vs faible migration) et de la distance de dispersion maximale ;

2) de vérifier dans quelle mesure les valeurs de I , estimées dans le cadre du modèle neutre sur des jeux de données réels, peuvent ou non s'expliquer sur la base de la seule dispersion limitée, compte tenu de la taille des parcelles d'échantillonnage qui ont été utilisées et de ce que nous savons par ailleurs sur les distances de dispersion en forêt. De ce point de vue, nous avons détecté deux problèmes :

- Des valeurs de I , de l'ordre de 10 000 à 20 000 (ou plus), telles que rapportées par la littérature pour des parcelles de 10 à 50 hectares, appellent des distances de dispersion maximales bien supérieures à la plupart des résultats observés en forêt (Beeravolu *et al.*, 2010). Il semble bien que l'estimation à partir de placettes aussi grandes soit peu pertinente, car il est peu probable que des communautés de cette taille puissent être considérées comme homogènes : selon cette explication, des valeurs de I plus élevées que ce que le modèle de simple dispersion peut prédire, s'expliqueraient par le fait que les grandes parcelles utilisées apparaîtraient artificiellement très diversifiées car englobant plusieurs communautés locales ;

- A l'inverse, certaines valeurs très faibles de I , notamment pour une partie des parcelles des Ghâts, paraissent trop basses par rapport au modèle simple de dispersion, même si l'écart est moins criant que dans le cas précédent (ce qui laisse d'ailleurs à penser que des parcelles de l'ordre d'un hectare sont plus pertinentes pour ce type d'inférence que des parcelles trop vastes). D'autres freins à la migration des espèces pourraient très probablement se surimposer à la seule dispersion limitée (fragmentation anthropique forte et ancienne, barrières géographiques, forts filtrages environnementaux), donnant des communautés locales moins diversifiées que ce qui est prédit. C'est pour prendre en compte ces effets que nous avons introduit la notion de « migration limitée », plus large que celle de « dispersion limitée » (Beeravolu *et al.*, 2010).

■ Prise en compte de la structure phylogénétique dans les analyses de diversité

L'analyse de la structure phylogénétique des communautés peut fournir des informations clés sur les processus déterminant les assemblages d'espèces. Par exemple, sous l'hypothèse qu'il existe en général une corrélation positive entre distances phylogénétiques et distances fonctionnelles (entre traits d'histoire de vie des espèces), on peut

s'attendre à observer une agrégation phylogénétique (les espèces cohabitant au sein d'une communauté locale sont en moyenne plus apparentées que des espèces de communautés distinctes) si le changement de composition entre communautés locales (diversité beta) est en partie déterminé par des filtres écologiques. A l'opposé, une surdispersion phylogénétique (les espèces cohabitant au sein d'une communauté locale sont en moyenne moins apparentées que des espèces de communautés distinctes) pourrait s'observer si la compétition entre espèces limite la ressemblance phénotypique entre elles au sein des communautés locales. Par contre, sous une hypothèse neutraliste, on ne devrait observer ni agrégation, ni surdispersion phylogénétique.

Différentes méthodes existent pour quantifier et tester l'agrégation ou la surdispersion phylogénétique des espèces cohabitant dans une communauté. Elles se basent sur des tests de permutations des espèces dans la phylogénie ou entre les communautés pour simuler l'absence de structure phylogénétique ou spatiale (logique de « modèle nul »). Or, une étude approfondie (Hardy, 2008) a montré que ces méthodes de permutations classiquement employées n'étaient pas toujours fiables et a permis de formuler un certain nombre de recommandations sur le choix des métriques et des modèles nuls contraints à utiliser pour tester efficacement une structure phylogénétique (Hardy & Jost, 2008).

Une analyse de la structure phylogénétique des communautés faisant appel à ces méthodes a été réalisée à partir des données du réseau KBSP. L'objectif consistait à comparer la distance floristique (dissimilarité de Jaccard) et la distance phylogénétique entre parcelles.

On observe ainsi une agrégation phylogénétique qui s'explique largement par les différences de conditions de milieu : principalement et par ordre d'importance décroissant par la durée de la saison sèche, le volume de précipitations annuelles et l'altitude. La distance floristique entre parcelles est quant à elle principalement corrélée à la longueur de la saison sèche et à la distance géographique entre parcelles. Etant donné qu'un signal phylogénétique de la niche est apparent dans les données KBSP, on peut conclure que les effets de filtres écologiques ont un impact majeur sur la variabilité floristique dans les Ghâts occidentaux de l'Inde, alors que les effets de compétition limitant la similarité phénotypique au sein des communautés semblent négligeables. Indépendamment des gradients écologiques contrôlés, la dissimilarité floristique est aussi fonction de la distance géographique, reflétant l'impact de la dispersion limitée des espèces (Hardy *et al.*, 2010).

Conclusions - Perspectives

L'enjeu principal de ce projet était d'établir un lien entre l'analyse phytoécologique des relations entre espèces et environnement, l'analyse de la structure phylogénétique des communautés et la modélisation neutraliste de la dynamique des communautés, afin de mesurer l'importance relative de la dispersion et du déterminisme environnemental dans l'organisation spatiale de la diversité dans le contexte particulier des forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Ce lien a finalement pu être établi, mais au prix de développements théoriques et méthodologiques beaucoup plus importants que prévu. En particulier, le modèle initial d'Hubbell et les modèles neutres à deux compartiments élaborés

avant 2006 présentait des difficultés quant à l'ajustement des paramètres à partir des données de terrain et se sont finalement révélés défaillants. Il est désormais reconnu que plusieurs interprétations écologiques erronées ont été publiées dans de grandes revues suite à l'utilisation sans discernement de ces premières versions du modèle neutre.

Un certain nombre d'innovations proposées dans le cadre de ce projet ont permis de régler une partie des problèmes. Il s'agit :

1) d'une nouvelle approche pour estimer un paramètre de migration variable, $I(x)$, pour chaque élément d'un réseau de petites parcelles forestières qui permet de rendre compte des variations dans l'espace du niveau d'isolement des communautés échantillonnées ;

2) de l'introduction d'un compartiment intermédiaire entre la métacommunauté et la communauté locale qui permet de s'affranchir de certaines hypothèses du modèle et de découpler l'estimation des paramètres de migration et de biodiversité de la métacommunauté pour obtenir des estimations plus robustes ;

3) de la transposition de méthodes de décomposition de la diversité aux statistiques d'estimation des taux de migration basées sur le GST de la génétique des populations, qui ouvre assez nettement la voie vers un partitionnement des effets neutres et non neutres et vers la mise au point de tests statistiques des attendus neutralistes ;

4) de l'établissement de relations analytiques entre les modèles neutres spatialement implicites et explicites qui permettent de cerner la sensibilité du modèle neutre aux variations de taille des communautés locales et de distance de dispersion ;

5) de l'introduction de tests nouveaux, basés sur la théorie neutre, pour déterminer l'agrégation ou la surdispersion phylogénétique des communautés.

Les résultats obtenus confirment l'importance des paramètres bioclimatiques (par ordre d'importance la longueur de saison sèche, la pluviométrie et l'altitude) comme déterminants majeurs des variations spatiales de diversité dans les forêts des Ghâts occidentaux de l'Inde. Ils montrent également une forte interaction entre déterminants bioclimatiques et intensité de la perturbation d'origine anthropique qui reste cependant difficile à cerner/quantifier faute d'indicateurs de perturbation indépendants de la végétation. Les estimations de l'isolement des communautés à l'aide du modèle 3L-SINM montrent également une variabilité entre parcelles qui plaide pour un effet significatif des filtres environnementaux. Les estimations obtenues en considérant différents niveaux taxonomiques ou les distance phylogénétiques entre espèces ont également révélées un conservatisme de niche. En particulier, l'agrégation phylogénétique des parcelles témoigne de l'impact fort des effets de filtrage environnemental sur la variabilité spatiale des communautés par rapport aux effets de compétition, alors qu'un effet de dispersion limitée résiduelle apparaît une fois les principaux effets de niche éliminés.

En conclusion, ce projet a été très fructueux sur le plan théorique et méthodologique et par voie de conséquence probablement un peu moins qu'attendu sur les aspects d'applications concrètes pouvant aider à la gestion des forêts des Ghâts occidentaux

de l'Inde. Les résultats obtenus sur ces forêts confirment ceux déjà connus sur le rôle déterminant des facteurs bioclimatiques sur la variabilité floristique à l'échelle régionale. Le projet pose néanmoins un certain nombre de liens fondamentaux entre différentes approches qui, à terme, devraient permettre des avancées significatives dans la compréhension de l'organisation spatiale de la diversité des forêts tropicales. Il a également permis de mettre à la disposition de la communauté scientifique des outils d'analyse sous la forme de logiciels libres pour mettre en œuvre les innovations méthodologiques.

II. Acquis en termes de transfert

Le présent projet se situe relativement en amont des problématiques appliquées, bien que le débat théorique sous-jacent et les méthodes impliquées pourraient déjà avoir des retombées intéressantes pour la gestion/conservation des forêts tropicales. Nous pensons en effet qu'un des points d'achoppement est le manque de théorie (modèle) permettant d'inférer (et donc de prédire) de manière fiable la dynamique des communautés hyperdiversifiées (comme celles des forêts tropicales) à des échelles de temps (quelques générations d'arbres) et d'espace (quelques dizaines de km²) compatibles avec des objectifs de gestion. La théorie neutraliste de la biodiversité est une tentative dans ce sens qui a ouvert de nouvelles perspectives depuis une dizaine d'années en tentant de modéliser la dynamique de dispersion des espèces. Dans sa version initiale, elle néglige cependant des processus qui, dans certains contextes, peuvent sensiblement modifier les attendus de la théorie, notamment les effets environnementaux ou des interactions biotiques locales. Des travaux de recherche relativement fondamentaux sont donc encore nécessaires pour mieux comprendre le fonctionnement des communautés végétales et la préservation des écosystèmes (axe 1 de l'appel à projets de recherche « Écosystèmes Tropicaux » 2001), de forêt tropicale humide, en l'occurrence.

On peut dès lors considérer les publications listées à la page suivante comme des documents de transfert des résultats du projet vers la communauté scientifique. Les routines informatiques publiées sous la forme de logiciels librement accessibles via Internet sont des vecteurs particulièrement efficaces de diffusion des méthodes, y compris vers les communautés scientifiques des pays du Sud.

Enfin, le fait de soutenir des projets de recherche sur les écosystèmes tropicaux est toujours l'occasion d'échanges et de coopérations avec les services locaux qui en ont la gestion. De ce point de vue, le présent projet a apporté sa contribution aux échanges qu'entretient l'IFP avec les services forestiers indiens, notamment dans l'état du Karnataka, à travers un séminaire conjoint IFP-KFD (Karnataka Forest Department) qui s'est tenu à Bangalore en Novembre 2008. Ce séminaire a été l'occasion d'éditer un document de synthèse sur les travaux de l'IFP dans les Ghâts depuis 20 ans (Pélissier *et al.*, 2008a) et d'en faire une présentation à destination des officiers du KFD (Pélissier *et al.*, 2008b), suivie d'une visite des terrains d'étude de l'IFP dans le Karnataka..

III. Liste des principales valorisations des recherches

Les publications pour lesquelles le projet a été déterminant sont marquées par ●.
Les publications pour lesquelles le projet n'a pas été déterminant, mais a apporté un soutien significatif sont marquées par ●.

Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation

- Beeravolu C. R., Couteron P., Pélissier R. & Munoz F. 2009. Studying ecological communities from a neutral standpoint : a review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling*, 220 : 2603-2610.
- Beeravolu, C. R., Munoz F., Pélissier R. & Couteron P. 2010. Could seed dispersal account for migration limitation in tropical trees communities ? An analysis via neutral models. Soumis.
- Dray S., Couteron P., Fortin M.-J., Legendre P., Peres-Neto P. R., Bellier E., Bivand R., Blanchet G., de Caceres M., Dufour A.-B., Heegaard E., Jombart T., Munoz F., Oksanen J., Pélissier R., Thioulouse J. & Wagner H. 2010. Community ecology in the age of spatial analysis. Soumis.
- Hardy O. J. 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities : statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96 : 914-926. Sous presse
- Hardy O. J. & Jost L. 2008. Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *Journal of Ecology*, 96 : 849-852. Sous presse.
- Hardy O. J., Couteron P., Munoz F., Pélissier R. & Ramesh, B. R. 2010. Phylogenetic turnover in tropical tree communities : impact of biogeography and environmental filtering along a rainfall gradient. En préparation.
- Munoz F., Couteron P., Ramesh B.R., & Etienne, R.S. 2007. Estimating parameters of neutral communities : from one Single Large to Several Small samples. *Ecology*, 88 : 2482-2488.
- Munoz F., Couteron P. & Ramesh B.R. 2008. Beta-diversity in spatially implicit neutral models : a new way to assess species migration. *The American Naturalist*, 172 : 116-127. Sous presse
- Munoz F. & Couteron P. 2010. Estimating immigration in neutral communities : theoretical and practical insights on sampling properties. Soumis.

- Munoz F., Couteron P. & Ramesh B. R. 2010. Immigration intensity as measured by a neutral approach at several taxonomic levels : insights from tropical forests in India and Central America. Soumis.
- Pélissier R., & Couteron P. 2007. An operational, analytical framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology*, 95 : 294-300.
- Pélissier R., Couteron P. & Dray, S. 2008c. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89 : 3227-3232.
- Pélissier R., Pascal J.-P., Ramesh B. R., Ayyappan N., Ramalingam S. R., Aravajy S., Jayapalan G., Barathan R. & Madelaine-Antin C. 2010. Twenty years of tree species demography in Uppangala Permanent Sample Plot, an undisturbed dense moist evergreen dipterocarp forest in the Western Ghats of India. Soumis (with a preliminary version available from <http://www.ifpindia.org/biodiversityportal>).
- Ramesh B. R., Swaminath M. H., Patil S. V., Dasappa, Pélissier R., Venugopal P. D., Aravajy, S., Elouard C. & Ramalingam S. R. 2010a. Forest stand structure and composition in 96 sites along environmental gradients in the central Western Ghats of India. *Ecology*, 91 : 3118. Ecological Archives E091-216 (<http://esapubs.org/archive/ecol/E091/216/default.htm>).
- Ramesh B. R., Venugopal P. D., Pélissier R., Patil S. V., Swaminath M. H. & Couteron P. 2010b. Mesoscale patterns in the floristic composition of forests in the central Western Ghats of Karnataka, India. *Biotropica*, 42(4) : 435-443. Sous presse.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

- Beeravolu Reddy C., Munoz F., Pélissier R. & Couteron P. 2010. Can we relate species migration under the neutral theory to the seed dispersal process in tropical forests? *Colloque National d'Ecologie Scientifique « Ecologie 2010 »*, 2 - 4 septembre 2010, Corum, Montpellier, France. Présentation orale.
- Hardy O. J., Eyraud J., Parmentier I, Ramesh B. R., Senterre, B. 2008. The phylogenetic structure of tree communities : insights from small inventory plots of tropical forests on different continents. *Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation*, 8 - 13 juin 2008, Paramaribo, Suriname. Présentation orale.
- Madelaine C., Pélissier R., Pascal J.-P., Ramesh B. R., Aravajy, S., Ramalingam, S. & Couteron, P. 2007. Long-term monitoring of the dynamics of a primary evergreen forest in the Western Ghats of India : Results and prospects. *Inaugural Conference of the Asian Chapter of the Association for Tropical Biology and Conservation*, 6 - 8 mars 2007, Mahabalipuram, India. Poster.

● Munoz F., Couteron P., Ramesh B.R. & Beeravolu, C. R. 2008. Using a neutral approach to estimate the influx of immigrants in ecological communities. *Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation*, 8 - 13 juin 2008, Paramaribo, Surinam.

● Pélissier R. & Couteron P. 2008. Diversity package, for additive and distance-dependent apportionment of species diversity. *Workshop SEDAR*, Spatial Ecological Data Analysis with R, 26 - 28 mai 2008, Lyon, France. Présentation orale.

● Pélissier R., Ramesh B. R. & Ayyappan N. 2008b. Results and prospects from 20 years of scientific research in Uppangala, a permanent forest plot in Kodagu. *IFP-KFD meeting*, 24 octobre 2008, Bangalore, India. Présentation orale.

● Venugopal P. D., Pélissier R., Ramesh B. R., Belna K. & Couteron, P. 2010. Influence of environment, and disturbance on the patterns of tropical plant species diversity in Western Ghats, India. *95th Annual Meeting of the Ecological Society of America* « Global Warming », 1^{er} - 6 août 2010, Pittsburgh, Pennsylvania, USA. Présentation orale.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

● Belna K. 2006. Analysis of the floristic variation across the 1-ha plots laid out in the Western Ghats of Karnataka for the FFEM project. Rapport de stage de Césure INAPG, Institut Français de Pondichéry. 54 pp.

● Beeravolu Reddy C. 2010. Ecologie des communautés neutralistes : Inférence des paramètres des modèles à l'aide de la composition spécifique en forêt tropicale. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2, soumise. (Dir. P. Couteron & R. Pélissier).

● Pélissier R. 2010. Mésoécologie de la diversité des forêts tropicales humides. Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Montpellier 2, 72 p.

● Venugopal P. D. 2008. Regional patterns in the floristic composition and structure of forests in the Western Ghats, India. Internal study. French Institut of Pondicherry, Pondicherry, 56 p.

Document de synthèse à destination des services forestiers

● Pélissier R., Couteron P. & Ramesh B. R. 2008a. Synthesis of 15 years of scientific research in Uppangala Permanent Forest Plot, Western Ghats of Karnataka. Synthesis report, Institut Français de Pondichéry. 9 pp. + appendices.

Routines informatiques et logiciels libres

● Hardy O. J. 2010. SPACoDi 0.10 : a program for Spatial & Phylogenetic Analysis of Community Diversity. <http://ebe.ulb.ac.be/ebe/Software.html>

● Munoz F. 2008a. An R script for the computation of the GST(k) statistic and estimation of the immigration parameter I(k) in the context of a spatially implicit neutral model. http://umramap.cirad.fr/amap3/cm/uploads/Documents/Docs_Munoz/Script%20GST.r

● Munoz F. 2008b. An R script for the two-stage maximum likelihood estimation approach of neutral model parameters. http://umramap.cirad.fr/amap3/cm/uploads/Documents/Docs_Munoz/Script%20SLOSS_autonomous.r

● Pélissier R. 2003-2010. diversity.R : an R package for the analysis of species diversity. <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>.

Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali : deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne

Responsables scientifiques

Philippe BIRNBAUM, CIRAD

Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes – AMAP, UMR
TA A-51/PS2, Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5.
Mél. : philippe.birnbaum@cirad.fr

Laurent GRANJON, IRD

Centre de biologie pour la gestion des populations – CBGP, UMR, Campus
IRD-ISRA de Bel-Air, BP 1386, Dakar CP18524, Sénégal.
Mél. : laurent.granjon@ird.fr

Autres participants

Département d'écologie et gestion de la biodiversité, UMR, Paris : Patrick Blanc
(CNRS).

Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive – CEFE, UMR, Montpellier :
Marie-Hélène Chevallier (CIRAD).

CBGP, UMR, Montpellier : Jean- François Cosson (INRA), Jean-Marc Duplantier
(IRD).

Université du Wisconsin, Etats-Unis : Chris Duvall.

Université d'Ulm, Allemagne : Jakob Fahr.

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : Jacques Florence, Pierre-Michel Forget.

Ressources forestières et politiques publiques, UR CIRAD, Montpellier :

Denis Gautier, Laurent Gazull, Jean- François Trébuchon.

Université Paul Sabatier, Toulouse : Emilie Lecompte

Direction nationale de la conservation de la nature, Mali : Bourama Niagaté

Mots-clés

biodiversité, fragments forestiers, conservation, ressources, Afrique de l'Ouest,
arbres, rongeurs, chauves-souris

Objectifs des recherches

■ Évaluer les surfaces et mesurer l'intégrité des zones de forêt humide au sud du Mali.

■ Montrer que la durabilité de l'écosystème fragmenté représenté par ce réseau de forêts de failles et forêts-galeries est conditionnée par le maintien de la structure et de la dynamique de chaque îlot d'une part, par le maintien des relations entre les îlots et avec la forêt guinéenne actuelle d'autre part.

■ Évaluer l'intérêt de ces milieux en termes de ressources pour les populations humaines ainsi que les menaces qui pèsent sur eux.

I. Présentation des travaux

Introduction

Les écosystèmes forestiers tropicaux disparaissent à un rythme élevé dans un grand nombre de régions et particulièrement en Afrique de l'Ouest, comme au Mali, où la forêt humide persiste seulement sous une forme très fragmentée dans une matrice de savane de plus en plus anthropisée : ces zones forestières s'organisent généralement sous la forme de cordons de végétation plus ou moins larges et encaissés au centre desquels l'eau s'écoule soit dans un lit (et on parlera alors de forêt-galerie), soit dans une faille géologique (et on parlera alors de forêt de faille). Dans ce contexte, les objectifs de notre projet de recherche sont de :

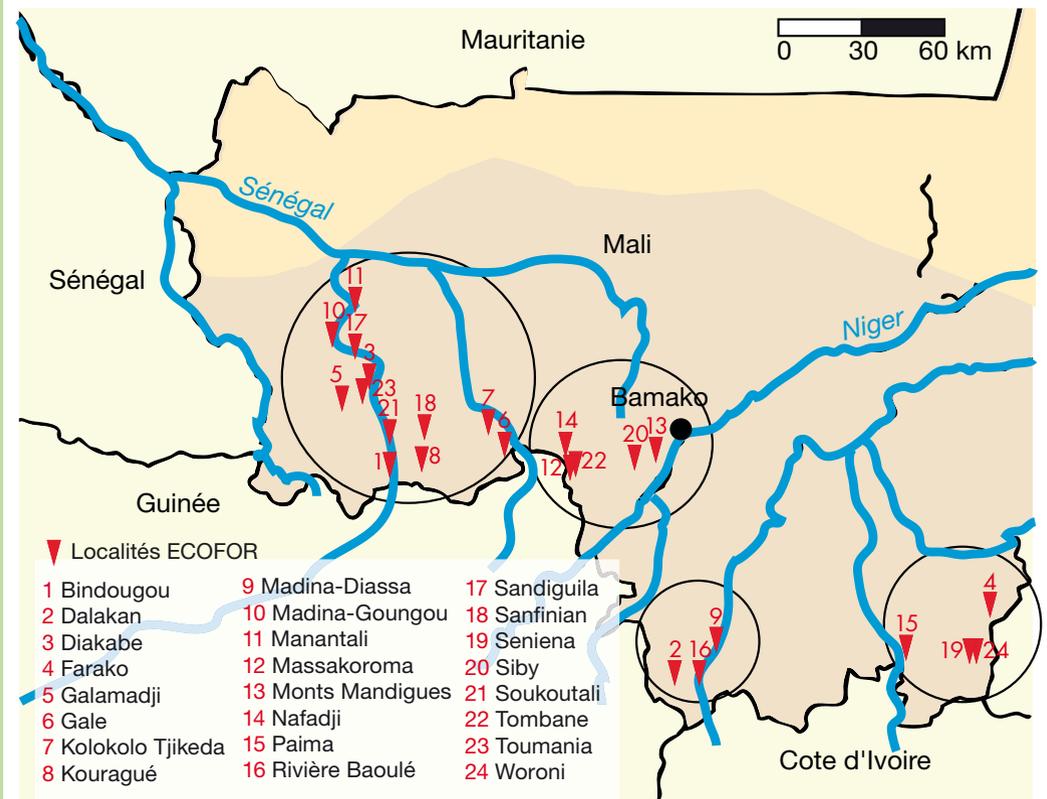
- 1) de mesurer l'étendue et préciser l'intégrité de ces zones de forêt humides au sud du Mali,
- 2) de caractériser la diversité biologique de groupes cibles dans ces îlots forestiers et d'en préciser les affinités biogéographiques,
- 3) d'étudier les relations que ces milieux entretiennent entre eux et avec la forêt continue située plus au sud via des méthodes génétiques,
- 4) d'évaluer les ressources utilisables de façon durable par l'homme dans ces habitats (entre autre à travers l'exemple du *Carapa*), ainsi que les éventuelles menaces que les effets des changements globaux font peser sur eux.

Matériel et méthodes

■ Zone d'étude

Les sites échantillonnés se situent au sud du Mali, dans la zone soudano-guinéenne soumise à une pluviométrie supérieure à 1 000 mm par an le long des frontières de Guinée, de Côte d'Ivoire et du Burkina Faso. Ils se regroupent en 4 grandes régions, d'ouest en est : région du Bafing, des Monts Mandingues, du Baoulé-sud et de Sikasso (fig. 1).

Figure 1 : Distribution des sites d'inventaire dans les quatre grandes régions (d'ouest en est : Bafing, Mts Mandingues, Baoulé-sud et région de Sikasso)



■ Cartographie des îlots de forêts humides

L'extension et la fragmentation des zones forestières ont été cartographiées sur des images satellites (Landsat ETM+) en combinant un indice de mesure du contenu en eau de la végétation (NDWI) avec un modèle numérique d'élévation de résolution 90 mètres.

■ Inventaires biologiques et analyses génétiques

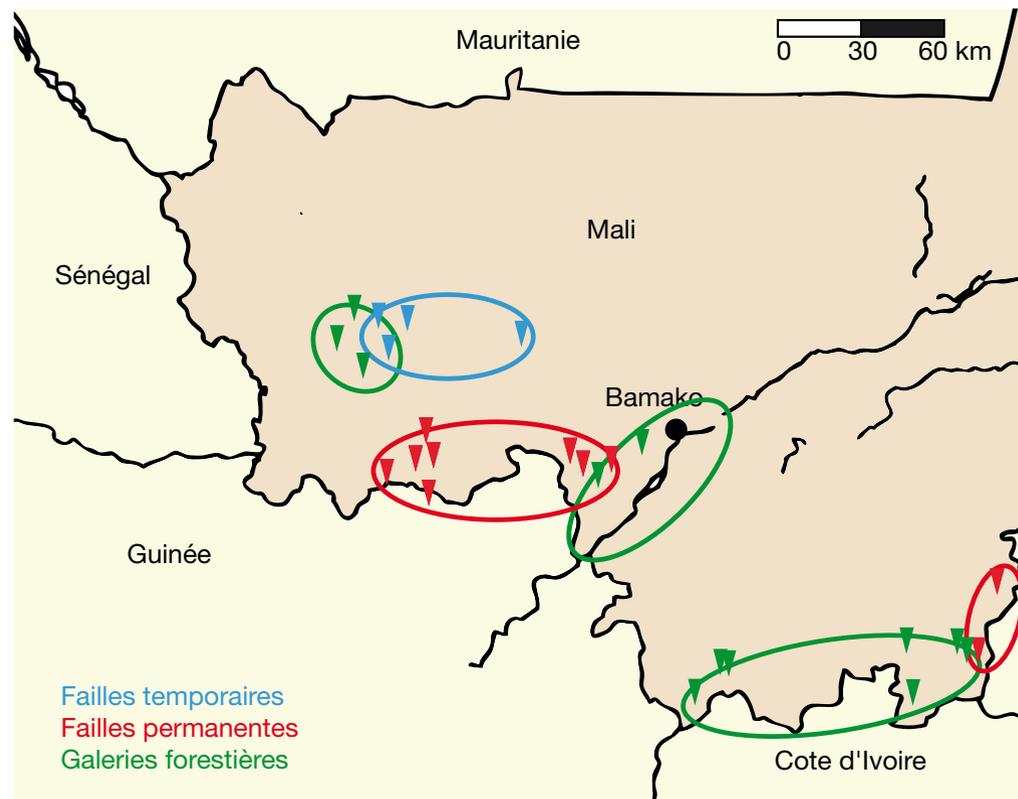
Des inventaires biologiques ont été réalisés dans 3 groupes cibles - la végétation ligneuse (arbres et arbustes principalement), les rongeurs et les chauves-souris - via des méthodes classiques : lignes d'inventaire et points d'observation pour les ligneux, captures et observations pour les petits mammifères. Des collections de références ont été constituées et des prélèvements biologiques effectués. Ces derniers ont servi aux analyses phylogénétiques, phylogéographiques et de génétique des populations (séquençage

de gènes et analyses microsatellites). Pour chaque groupe, les analyses génétiques ont porté sur des modèles cibles : l'espèce *Carapa procera* pour les arbres, l'espèce *Praomys rostratus* pour les rongeurs, et le complexe d'espèces *Hipposideros caffer/ruber* pour les chauves-souris.

■ Interactions homme/ressource

Enfin, l'étude des interactions entre l'homme et les ressources (intérêt, usages, menaces...) a été traitée sous l'angle bibliographique, à la fois sur la zone d'étude et sur les régions limitrophes soumises à des contraintes analogues. Par ailleurs, l'espèce d'arbre *Carapa procera* a servi de modèle pour évaluer la relation directe entre l'homme et les ressources biologiques de ces îlots : pour cela, des enquêtes de terrain portant sur l'extraction et l'utilisation traditionnelle de l'huile produite par les graines ont été menées. Cette pratique a été remise sur le devant de la scène en raison de l'intérêt économique de cette huile en tant qu'insecticide naturel dans le cadre de la filière « coton biologique » actuellement en plein essor en Afrique de l'Ouest et particulièrement au Mali.

Figure 2 : Structuration géographique des trois groupements de végétation



Résultats

L'analyse des cinq images Landsat couvrant 3 des 4 régions d'étude (Bafing, Mts Mandingues et Sikasso) montre que les surfaces de forêt humide sont nettement plus importantes dans la région du Bafing et que, localement, le massif forestier du site de Farako (région de Sikasso), apparaît comme le moins fragmenté.

■ L'inventaire floristique

Dans ces fragments de forêt, l'inventaire des ligneux regroupe 240 espèces, dont plus de 20 espèces nouvelles pour le Mali, appartenant à 168 genres et 47 familles avec une nette prédominance des Rubiaceae (16%) et des Leguminosae forestières (15%) mais également une importance notable des Combretaceae (5%), attestant de l'insertion de la flore de savane dans ces communautés forestières.

La diversité inter-site mesurée par des analyses multivariées met en évidence 3 grands groupes d'après leur composition floristique :

- 1) les failles à écoulement temporaire dans le Bafing composées d'espèces adaptées à une forte saisonnalité, c'est-à-dire supportant des écoulements violents durant la saison pluvieuse puis de longues périodes d'aridité absolue ;
- 2) les failles à écoulement permanent (sud Bafing, Mts Mandingues, est de la région de Sikasso), très favorables à l'installation d'une flore diversifiée du fait de l'écoulement permanent et de l'absence de saisonnalité ;
- 3) les forêts-galeries à écoulement permanent ou non, à forte diversité floristique du fait de l'écoulement et du substrat mais soumises à une pression anthropique élevée en raison de l'intérêt de ces espaces pour l'exploitation agricoles ou le maraîchage sur les berges les moins abruptes.

Par ailleurs, la flore des failles temporaires est la plus homogène même si cette similitude floristique décroît significativement avec la distance. Cette homogénéité s'explique en partie par la dominance de taxons à dissémination passive (diaspores anémoches ou barochores) mieux adaptés à la dispersion en milieu fragmenté. A l'inverse, les deux autres groupes présentent une flore plus hétérogène, composée majoritairement de taxons à dispersion zoochore, aérienne ou terrestre (fig. 2).

■ Les inventaires faunistiques

Dans les trois types d'habitats forestiers mis en évidence, la faune des petits mammifères apparaît relativement riche. L'inventaire des rongeurs a mis en évidence 24 espèces appartenant à 6 familles dont la principale est celle des Muridae, avec quelques espèces à affinités guinéennes notamment dans la région de Sikasso. Les régions du Bafing et des Mts Mandingues présentent les communautés de rongeurs les plus similaires. L'analyse par habitat fait apparaître une nette dominance de l'espèce *Praomys rostratus* dans les forêts-galeries alors que *Praomys daltoni* caractérise les forêts de faille. De la même manière que les *Combretaceae* signent chez les ligneux une insertion de la flore de savane, l'espèce ubiquiste *Mastomys erythroleucus* apparaît localement dans

tous ces habitats tandis qu'elle domine dans la savane voisine. L'inventaire des chauves-souris a fourni un total de 47 espèces, incluant 30 espèces nouvelles pour le pays ce qui représente 86% du total d'espèces actuellement connues au Mali. La région de Sikasso présente un taux élevé d'espèces à affinités guinéennes tandis que le Bafing et les Mts Mandingues révèlent des espèces partiellement ou strictement dépendantes des grottes (gîtes diurnes). Enfin, le fort renouvellement d'espèces (diversité bêta) entre les régions suggère une décroissance de similarité des communautés en lien avec la distance.

■ Les analyses génétiques

Les analyses génétiques confirment pour tous les groupes la fragmentation et la relative insularité des sites. À l'échelle transcontinentale, le modèle *Carapa* montre une différenciation moyenne nette entre les échantillons de Guyane et ceux du Mali avec toutefois 2 haplotypes relativement proches (séquences d'ADN chloroplastiques). À l'échelle africaine, l'étude de 8 loci microsatellites révèle une hétérozygotie importante et relativement peu variable entre les cinq pays étudiés (Sénégal, Mali, Burkina-Faso, Gabon et Cameroun) avec toutefois une plus forte diversité au Cameroun et une différenciation significative entre les populations d'Afrique Centrale et celles d'Afrique de l'Ouest. À l'échelle régionale, une différenciation faible mais significative permet de distinguer les populations de l'est et de l'ouest du Mali sans lien avec les distances géographiques.

L'analyse phylogéographique (séquences d'ADN mitochondrial) de *Praomys rostratus* montre une forte structuration génétique de l'espèce – soit un degré d'isolement entre sous-groupes relativement important –, en relation avec les bassins versants et l'histoire climatique du Pléistocène de la région. L'étude fine basée sur 14 loci microsatellites révèle une structuration génétique longitudinale de l'espèce. De plus, les groupes situés à l'ouest apparaissent globalement plus structurés que les groupes situés à l'est. En limite nord de la distribution de l'espèce, la diversité génétique est variable, relativement faible dans le Bafing et dans les Mts Mandingues, mais très bien préservée dans la région de Sikasso.

Enfin les analyses phylogénétiques des chauves-souris (séquences d'ADN mitochondrial), menées dans le complexe d'espèces *Hipposideros caffer/ruber* (où l'on reconnaît actuellement 2 à 3 espèces), confirment l'existence de clades distincts qui pourraient en fait représenter 4 espèces valides qui se seraient différenciées au cours du Pléistocène (entre - 1 et - 2 millions d'années). Une certaine structuration géographique de cette diversité génétique apparaît à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest dans ces groupes, avec une zone de discontinuité entre l'est et l'ouest du Mali qui apparaît dans deux cas au moins.

■ Interactions hommes/ressources

Les interactions entre les activités humaines et les processus écologiques prennent des formes diverses, du fait de la variété de ces activités et des caractéristiques environnementales (type de substrat, relief, régime d'écoulement hydrique...). Les données bibliographiques, le cadre légal et les modes d'utilisation des ressources, convergent pour montrer que le façonnage des paysages par les activités humaines ne répond pas

à un schéma unique. Cependant, les approches interdisciplinaires qui analysent ces interrelations entre processus écologiques, dynamique socio-économiques et politiques officielles locales sont rares, rendant ainsi la compréhension complète de la dynamique d'usage des terres difficile. Les changements de tous ordres auxquels les communautés locales sont confrontées les poussent à infléchir leurs pratiques traditionnelles de façon à assurer leur subsistance. L'implémentation de systèmes de gestion à petite échelle via le renforcement des systèmes traditionnels d'utilisation des terres et de l'accès des populations locales à la gestion de ces ressources apparaît indispensable, en parallèle des lois de politique générale prises en la matière. La connaissance que ces communautés humaines ont de leurs paysages et en particulier de la forêt, serait un argument fort en faveur de ces mesures.

L'exemple de la fabrication et de l'utilisation traditionnelle de l'huile de *Carapa* montre que les ressources forestières restent très importantes à l'échelle locale, même s'il n'existe actuellement aucune filière commerciale ou organisation dédiée au processus de plantation / extraction / exploitation. Seules les femmes âgées continuent de produire de l'huile pour les besoins de la famille, voire du village et ce savoir tend actuellement à disparaître : ainsi, malgré la présence de l'espèce dans les forêts voisines, plusieurs villages ont cessés de produire cette huile bien que la consommant encore.

Discussion

Les cours d'eau et autres biotopes humides (incluant les failles) de la région du Bafing abritent la plus grande superficie forestière de nos zones d'étude au sud du Mali. Les failles caractéristiques de cette région rocheuse montrent une forte homogénéité dans la composition floristique des ligneux et cette zone montre également de fortes affinités avec celle des Mts Mandingues pour ce qui est de ses communautés de petits rongeurs et de chauves-souris. Situées aux contreforts du massif guinéen du Fouta Djallon, ces deux régions sont particulièrement riches en grottes constituant des gîtes diurnes privilégiées pour les chiroptères. En dehors de cette région, seul le massif forestier de Farako conserve une certaine intégrité structurelle qui s'accorde par ailleurs avec la présence d'espèces à affinités guinéennes dans tous les groupes échantillonnés. Les communautés révèlent une forte structuration longitudinale (ouest-est) entre les massifs forestiers, tendance qui se retrouve par ailleurs dans l'organisation génétique des trois modèles étudiés en détail (*Carapa*, *Praomys*, *Hipposideros*). L'ensemble atteste d'une zone de rupture entre les bassins versants du fleuve Sénégal à l'ouest et du fleuve Niger à l'est, même s'ils prennent naissance tous les deux dans le massif du Fouta Djallon guinéen. A une échelle plus petite et variable selon le modèle considéré, les résultats génétiques obtenus montrent également une assez forte hétérogénéité, justifiant amplement de l'utilisation du terme « îlots forestiers » pour caractériser ces fragments forestiers reliques de périodes anciennes plus humides. Le savoir traditionnel s'accorde avec ce fonctionnement insulaire et les pratiques villageoises s'adaptent prioritairement aux ressources locales sans qu'il y ait de contacts forts entre les régions, et dorénavant, entre les générations. Globalement les hommes, les petits mammifères et les plantes présents dans ces fragments de forêt représentent des communautés originales, en limite de distribution d'un écosystème très perturbé, où les échanges entre les éléments du système ainsi qu'avec la forêt continue plus au sud, quoiqu'encore présents, sont certainement en train de décliner.

Conclusions - Perspectives

Cette étude montre que les îlots forestiers dispersés dans la matrice bioclimatique de savane soudanienne renferment des espèces particulières, différentes de celles typiques de la savane. Ces fragments de forêt révèlent une faune et une flore relativement méconnues au niveau national puisqu'au total plus de 50 espèces nouvelles pour le pays ont été recensées au cours de ce projet. Ils sont par ailleurs relativement isolés les uns des autres, avec des contacts et transferts faibles, voire absents pour certains groupes (plantes zoochores, espèces de rongeurs et de chauve-souris à affinités guinéennes par exemple). Par ailleurs, même si ces fragments révèlent des affinités biologiques avec les forêts situées plus au sud, de nombreuses intrusions biologiques en provenance de la matrice bioclimatique changent progressivement leur composition au profit d'espèces adaptées aux conditions plus arides et démontrent qu'ils sont globalement en cours de déstructuration. Dès lors que ces fragments forestiers perdent leur intégrité et que la savane gagne du terrain, on peut craindre un risque d'homogénéisation après un état transitoire à diversité élevée lié à la juxtaposition de communautés forestières et savaniques. Parallèlement, la perte éventuelle de l'usage de ressources parfois indispensables au développement de ces organismes est un risque à prendre en considération. Ces dynamiques méritent donc d'être suivies, de même que l'adaptation des populations humaines à ces changements environnementaux par la transformation de leur mode de vie et leurs pratiques traditionnelles.

II. Acquis en termes de transfert

Les inventaires réalisés dans ces milieux confinés que sont les îlots forestiers ont révélé une diversité biologique peu connue dans un pays comme le Mali, généralement présenté comme sahélien où les études se focalisent essentiellement sur la zone des savanes arides. Dans le domaine de la biodiversité par exemple, la plupart des programmes de recherches insistent sur la conservation de la biomasse et de la diversité biologique en relation avec les processus de désertification. En revanche, notre projet aborde et met en avant des aspects moins connus relatifs à la biodiversité et à son érosion. Nos inventaires floristiques et faunistiques révèlent des taxons jusqu'alors inconnus du Mali et nous sommes certains que de nombreuses autres espèces nouvelles (au moins pour le pays) persistent dans des fragments forestiers ou dans des groupes que nous n'avons pas inventoriés dans le cadre de cette étude. Ces résultats montrent que la diversité biologique d'un pays comme le Mali ne peut pas se déduire de la seule analyse de sa pluviométrie moyenne ou même locale. La pluviométrie permet de définir la matrice des paysages, alors que les besoins des organismes dépendent plus directement de la disponibilité hydrique locale, paramètre plus complexe que la quantité d'eau reçue en un point donné de la surface du sol. Au-delà de la quantité absolue d'eau disponible, cette disponibilité hydrique intègre la circulation de cette eau, autant en surface que dans le sol et la durée durant laquelle elle reste accessible aux organismes. Au Mali,

même dans les zones où les pluies sont rares, la disponibilité hydrique peut être très importante, notamment en raison de la présence des deux grands bassins versants des fleuves Sénégal et Niger ou des eaux souterraines dont les nappes affleurent dans plusieurs secteurs de la zone soudanienne notamment dans les failles rocheuses des Mts Mandingues. La présence de ces points d'eau permet aux organismes de se maintenir indépendamment des quantités de pluies. Ainsi, une des principales recommandations que nous pouvons émettre à l'issue de ce programme serait de considérer cette diversité dans sa composante locale et de multiplier les programmes de recherches en lien avec l'analyse de la biodiversité à cette échelle.

Pour les plantes comme pour les animaux, il n'existe pas d'Institut au Mali en charge de constituer et de conserver à long terme une collection de références des espèces. Aucune flore n'a jamais été produite et aucun herbier national n'existe dans ce pays, ce qui constitue une exception sur le continent africain - selon le New York Botanical Garden qui recense tous les herbiers africains, seuls le Mali, le Tchad et l'Erythrée ne possèdent pas d'herbier national. Dans le cadre de ce projet, nous avons récolté plus de 700 échantillons d'herbiers. Bien qu'ayant formé un technicien de l'Institut d'Economie Rurale à la conservation et au montage des planches d'herbier, nous avons été dans l'obligation de déposer ces récoltes dans des herbiers situés hors du Mali, à Paris, à Bruxelles, à Londres et à l'Institut fondamental d'Afrique noire de Dakar (IFAN).

La problématique est la même pour les collections animales. Nous invitons donc les instances nationales ou internationales ainsi que les programmes en charge du développement à prendre conscience de l'importance de ces instruments de recherche - actuellement peu accessibles aux scientifiques et étudiants locaux - pour la connaissance de la flore et la faune de ce pays : sans cela, certaines espèces pourraient disparaître avant même d'avoir été inventoriées.

Afin de promouvoir cette richesse auprès des populations et des autorités locales, nous avons élaboré plusieurs actions visant à transmettre la connaissance acquise au sein de ce projet de recherche. En collaboration avec le jardin botanique de Kew à Londres, nous avons soumis auprès de l'Union International pour la conservation de la Nature (IUCN) deux notices concernant deux espèces endémiques méconnues du Mali, *Gilletiodendron glandulosum* et *Acridocarpus monodii*. Le niveau vulnérable a été jugé approprié par l'IUCN pour *G. glandulosum* et justifierait la mise en place d'une application active et efficace de la législation forestière malienne en réduisant l'exploitation des forêts où vit cette espèce. Si ces mesures de conservation sont correctement mises en place, les populations de cette espèce sont susceptibles de voir leur densité augmenter rapidement en raison de son apparente résilience face à la coupe à petite échelle, le grand nombre de graines produites régulièrement, leur fort taux de germination et la rusticité des plants. Dans ces conditions, il serait alors possible de déclasser cette espèce du statut de vulnérable au statut de « quasi menacé ». En revanche l'espèce *A. monodii* est très proche du statut de « danger critique d'extinction » en raison de sa très faible distribution actuelle et de la diminution très nette de son aire de distribution (réduction de 40%) durant les 50 dernières années en lien, notamment, avec les changements climatiques. Cependant, en raison de sa forte abondance dans les quelques sites où elle survit et du fait qu'elle ne soit pas menacée

cée par les activités humaines, cette espèce a été classée selon le statut « menacé » et en voie de disparition selon les critères B1ab (III) et B2ab (III) de l'UICN.

Par ailleurs, afin de promouvoir la richesse de ces zones forestières auprès des populations humaines mais également auprès des jeunes et des étudiants, nous avons réalisé, en relation avec les services audiovisuels de l'IRD et du Cirad, un film documentaire scientifique d'une durée de 43 minutes intitulé « Yiriba, sources de vies au Mali » qui est dorénavant inscrit au catalogue de ces deux organismes. Première co-production audiovisuelle entre ces deux instituts, ce film a été largement distribué aux autorités maliennes et à toutes les instances en charge de la conservation de la nature. Il nous a permis de transmettre et discuter des informations sous une forme facilement assimilable dans trois villages du sud Mali où nous avons réalisé des séances de projection-débats itinérantes (février 2010). Dans chacun de ces villages, environ 300 spectateurs de tous âges et catégories sociales ont assisté à la projection de ce documentaire qui illustre à la fois la fragilité, la richesse et l'utilisation de ces milieux dans un contexte rationnel. Des débats ont eut lieu sur l'importance de ces forêts pour les populations humaines mais également en tant qu'héritage biologique qu'il est important de conserver. Enfin, une projection-débat a également été organisé au centre culturel français (CCF) de Bamako, en présence de nombreuses personnes et officiels qui œuvrent pour la conservation de la nature au Mali. Parmi elles, notons le grand intérêt porté par la représentante locale de l'UICN pour l'Afrique de l'Ouest, Madame Rokia Diarra, qui souhaite lancer un projet au sein des programmes de l'Éducation nationale au Mali pour promouvoir la science dans les écoles. Très récemment (juillet 2010) Madame Diarra indiquait : « Nos activités éducation environnementale démarreront au second semestre à la reprise des classes. Deux écoles pilotes choisies dans le cadre de nos activités bénéficieront de la projection du film ». Par ailleurs, ce film est aujourd'hui inscrit dans de nombreux festivals en France et en Europe et nous espérons qu'il contribuera également à la promotion de la conservation de la biodiversité dans les programmes de recherche et de développement menés en Afrique de l'Ouest par les instances internationales. A ce titre, il sera présenté auprès du CCF de Ouagadougou au Burkina Faso, fin octobre 2010, dans le cadre de la Semaine du film scientifique co-organisée par le CCF et l'IRD sur le thème de la Biodiversité.

Toujours dans le cadre de ces activités de promotion, nous avons réalisé, le 25 juin 2008, une journée de formation botanique auprès des jeunes de l'association écotouristique des guides de la cascade de Siby, lieu régulièrement fréquenté par les touristes. Nous avons montré les espèces les plus importantes des Mts Mandingues et insisté sur leur fragilité mais également sur leur importance pour les populations humaines.

En relation avec nos travaux sur le modèle *Carapa* et pour nous rapprocher des acteurs de terrain, nous avons contacté la coopération Suisse (Helvetas) et l'ONG Mobiom au Mali. En effet, ces structures sont en charge de la promotion de la culture du coton biologique au Mali, qui repose notamment sur l'utilisation d'un insecticide naturel basé sur l'huile de *Carapa procera* (Kobi en Bambara). Nous avons notamment attiré leur attention sur la nécessité d'assurer un prélèvement durable des fruits de Kobi pour conserver l'appellation biologique au risque de procéder à une spoliation des ressources locales et à une destruction des forêts à *Carapa*, essence qui ne se développe que dans les îlots forestiers à disponibilité hydrique permanente. Cette collaboration s'est traduite par un

cofinancement de la part d'Helvetas nous permettant de faire une évaluation à partir d'enquêtes dans les villages et d'inventaires sur le terrain de la quantité de la ressource disponible au Mali et de la meilleure façon de produire de l'huile de *Carapa* sans dégradation forestière. Cette étude d'une durée de deux mois a été réalisée avec deux étudiants de l'Institut Polytechnique Rurale (IPR) qui ont soutenu leur mémoire de fin d'étude sur l'utilisation de l'huile de Kobi dans les forêts du Sud Mali. Elle a démontré que dans l'état actuel de la production de coton biologique, le Mali pourrait subvenir à ses propres besoins en termes de quantité d'huile nécessaire, alors même que cette huile est aujourd'hui exclusivement achetée en Guinée. Enfin, sur cette même thématique, nous avons organisé en octobre 2008 un atelier de travail à Ulm (Allemagne) afin de débattre de la promotion de coton biologique en Afrique de l'Ouest en relation avec les activités du programme de recherche Biota, notamment au Bénin.

De plus, nous souhaitons mettre à la disposition du plus grand nombre une partie des résultats de ce projet de recherche pour mieux promouvoir l'intérêt de la conservation de la biodiversité. Pour cela, nous allons publier nos résultats sur le Centre d'échange d'information du Mali sur la Convention sur la Diversité Biologique (<http://www.biodiv.be/mali>), ainsi que toutes nos photos de plantes sur le site allemand West African Plants - A Photo Guide (<http://www.westafricanplants.senckenberg.de/root/index.php>). Ainsi, les acteurs de la conservation de la nature en Afrique de l'Ouest pourront s'appuyer sur nos conclusions et prendre la mesure de nos préoccupations. De la même façon, les données d'inventaires sur les petits mammifères ont alimenté des bases de données actuellement actives sur les rongeurs ouest-africains (une partie est disponible publiquement à l'adresse : http://www.bdrss.ird.fr/bdrsspub_form.php) et sur les chauves-souris africaines. Les données « rongeurs » ont également été intégrées dans un ouvrage sur les rongeurs sahélo-soudaniens, paru fin 2009, et assez largement distribué dans la sous-région. Nous publierons enfin prochainement un livre sur les forêts du Mali.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation

Weber, N, Birnbaum, Ph, Forget, PM, Gueye, M. & Kenfack, D., L'huile de carapa (*Carapa* spp., Meliaceae) en Afrique de l'Ouest : utilisations et implications dans la conservation de l'environnement. *Fruits* (sous presse)

Bryja, J., Granjon, L., Dobigny, Patzenhauerová, H., G., Konecny, A., Duplantier, J.M., Gauthier, P., Colyn, M., Durnez, L., Lalis, A. & Nicolas, V., 2010. Plio-Pleistocene history of West African Sudanian savanna and the phylogeography of the *Praomys daltoni* complex (Rodentia) : The environment / geography / genetic interplay. *Molecular Ecology*.

Granjon, L. & Duplantier, J.-M. - Guinean biodiversity at the edge : Rodents in Southern Mali forest fragments. Soumis à *Mammalian Biology*.

Nicolas V., Bryja J., Akpatou B., Konecny A., Lecompte E., Colyn M., Lalis A., Couloux A., Denys C. & Granjon L. 2008. Compared phylogeography of two forest rodent sibling species (*Praomys rostratus* and *P. tullbergi*) in West Africa : a Pleistocene history of divergence. *Molecular Ecology*, 17 : 5118–5134.

Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation

Birnbaum, P., 2010, Yiriba, des sources de vie au Mali. AMAP Info n° 17, janvier - mars 2010.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Birnbaum, P., Duval, C & Florence, J., 2010. Les points chauds de la diversité floristique des forêts soudanaises du Mali AETFAT, 26 avril – 1^{er} mai 2010

Birnbaum P., 2008. Biological conservation and economic development : the case of Carapa in Malian's forests. ULM University, 21 - 22 october 2008 *Workshop* « Organic cotton in West Africa ».

Lecompte, E., Konecny, A., Bryja, J. & Granjon, L., 2007. Preliminary study of *Praomys rostratus* (Rodentia : Muridae) population structure in forest fragments from the northern limit of its distribution in West Africa. *Communication orale au 10th International African Small Mammal Symposium*, Abomey-Calavi, Bénin, 20 - 25 août 2007.

Weber, N., Granjon, L., Birnbaum, P. & Fahr, J., 2010. Gallery forests boost bat diversity in southern Mali, West Africa. *Communication orale au 15th Bat Research Conference*, Prague, 23 - 27 août 2010.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Chollet S., 2008. Position phylogénétique et phylogéographie comparée de chauves-souris d'Afrique de l'Ouest. Mémoire de Stage de M1, Master Sciences et Technologies, Mention Biologie, Géosciences, Agroressources, Environnement, Spécialité Biodiversité, écologie, évolution, Université Montpellier 2 (Encadrement J.-F. Cosson & L. Granjon).

2 rapports de fin d'études réalisées à l'Institut Polytechnique Rural (IPR) de Katibougou sous la direction d' A. K. Coulibaly.

Communications dans les médias

Information sur le projet sur le site Carapa.org (géré par P.-M. Forget, MNHN) http://www.carapa.org/fr/etudes/galleries_forestieres_mali.htm, et sur le site SimMasto, Centre d'Informations sur les petits rongeurs hôtes et leurs parasites (géré par J. le Fur, IRD) : <http://simmasto.org/GetInfo.html?id=005>.

Autres

Granjon, L. & Duplantier, J.M., 2009 - Les Rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne. Editions de l'IRD (Collection Faune et Flore tropicales), Marseille, 216 p.

Birnbaum, P. 2011 – Les forêts du Mali. Editions QUAE (accepté).

Biodiversité et paysages en forêt guyanaise : développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers

Responsable scientifique

Cécile RICHARD-HANSEN, ONCFS

Ecologie des forêts de Guyane - ECOFOG, UMR, Campus Agronomique,
BP 316 - 97 379 Kourou Cédex

Mél. : cecile.richard-hansen@ecofog.gf

Autres participants

Office national des forêts - ONF, Direction régionale de Guyane : Stéphane Guitet, Olivier Brunaux.

ECOFOG, UMR, Kourou, Guyane française : Gaëlle Jaouen (IRD).

Herbier de Guyane - CAY, Cayenne : Sophie Gonzalez (IRD).

Mots-clés

Habitats naturels, géomorphologie, biodiversité, forêt tropicale humide, Guyane française, biogéographie, typologie forestière, gestion de la biodiversité, cortèges faunistiques, relations faune-habitats, relations sol-végétation.

Objectifs des recherches

Les habitats naturels correspondent au niveau d'expression de la biodiversité le plus opérationnel en termes d'aménagement du territoire et de gestion des populations en forêt tropicale humide guyanaise.

L'objectif de ce projet est de développer des outils de caractérisation et de spatialisation des habitats du massif guyanais - connu pour sa diversité et sa complexité - à l'attention des gestionnaires. Il vise à établir une typologie précise de ces habitats, incluant les paramètres spécifiques et structuraux pour la faune et la flore et à élaborer une méthode de spatialisation basée sur la géomorphologie, qui semble être la clef d'entrée la plus pertinente pour comprendre la structuration de la biodiversité en Guyane à l'échelle du paysage - de nombreuses études ont en effet déjà démontré des liens forts entre géomorphologie, sols et végétation (Sabatier *et al*, 2006 ; Paget, 1999...). Notre démarche s'articule en plusieurs étapes qui visent à :

- Formaliser une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage en se basant notamment sur l'approche géomorphologique par zone biogéographique.

- Caractériser les grands habitats forestiers selon leurs différentes composantes environnementales, floristiques et faunistiques.

- Etablir les relations entre paysage, habitat et peuplement.

I. Présentation des travaux

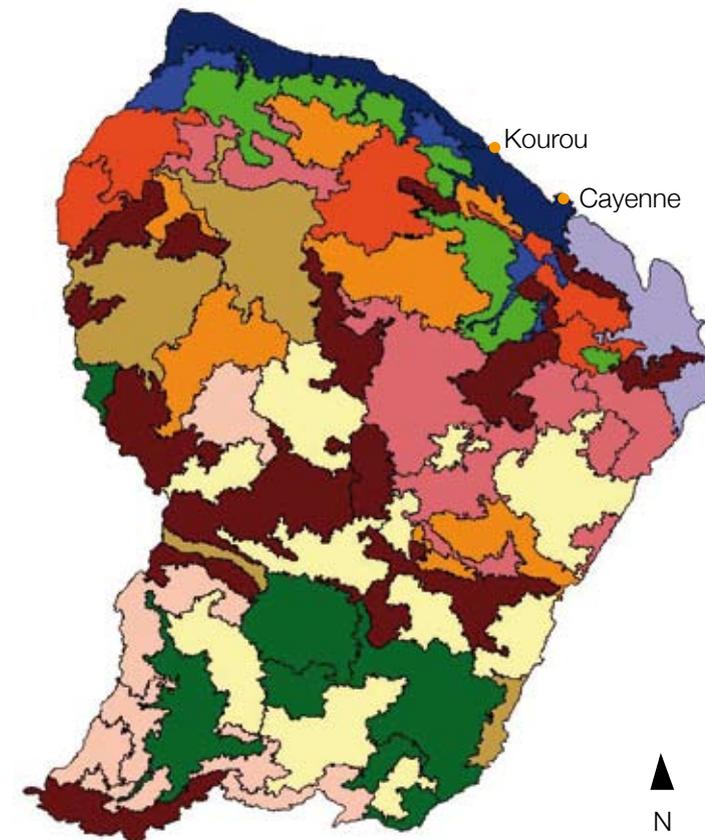
Introduction

La forêt guyanaise présente une forte diversité spécifique végétale et animale - la diversité des peuplements forestiers dépasse fréquemment les 150 espèces d'arbre par hectare. Pour préserver et valoriser durablement cette biodiversité, les gestionnaires et les aménageurs guyanais ont besoin de connaître sa structuration à une échelle compatible avec leur niveau d'action, c'est-à-dire à l'échelle des paysages - le paysage étant défini ici comme « une portion de territoire hétérogène composée d'ensembles d'écosystèmes en interactions qui se répètent de façon similaire dans l'espace » (Forman et Godron in Burel et Baudry, 1999), de dimension supérieure à plusieurs centaines d'hectares.

La géomorphologie, science qui a pour objet la description et l'explication du relief de la Terre selon le support géologique et l'historique bioclimatique, pourrait être un élément structurant de la biodiversité forestière, tant à l'échelle locale qu'à l'échelle du paysage. En effet, les relations entre géomorphologie et organisation des sols tropicaux sont bien connues, de même que l'influence du sol sur la biodiversité forestière (Sabatier *et al.*, 2007 – Freycon *et al.*, 2003 ; Morneau, 2007...). La géomorphologie pourrait aussi être un élément structurant de la biodiversité animale. Des différences dans les abondances de mammifères ou de primates ont par exemple été montrées en Amazonie entre les zones inondables de « varzea » et les terrains exondés de « terre ferme ». La géomorphologie apparaît donc comme un moyen de prédiction possible de la biodiversité des forêts.

L'objectif de ce projet est donc de développer des outils nécessaires aux gestionnaires et aux chercheurs pour identifier et caractériser les grands types d'habitats - définis comme « un ensemble indissociable comprenant un compartiment stationnel (conjugaison d'un type de sol sous un climat donné), une végétation associée et une faune ayant tout ou partie de ses activités vitales sur l'espace considéré » (Rameau, 2001). L'étude des relations entre habitats et géomorphologie doit ensuite permettre de spatialiser ces habitats et de définir les différents paysages forestiers de Guyane, permettant une représentation cartographique de la biodiversité guyanaise.

Figure 1 : Carte des unités de reliefs (ou régions naturelles) classés par types de paysage.



Légende

Grands types de paysage

- AA- Plaine côtière avec petits reliefs
- AB- Plaine côtière et flats
- AC- Plaine côtière et dépressions
- C- Collines et plateaux bas à tendances hydromorphes
- D- Pénéplaine intérieure
- E- Plateaux bas et inselbergs
- I- Collines et plateaux bas non hydromorphes
- F- Plateaux hauts découpés avec inselbergs
- G- Plateaux hauts allongés
- H- Hauts reliefs «montagne»
- J- Collines hautes et plateaux découpés
- B- Collines et plateaux complexes

Matériel et méthodes

■ Approche géomorphologique : stratification de l'espace forestier en unités de paysages

Le premier volet du projet consiste donc à mettre au point une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage basée sur une approche géomorphologique. Un modèle numérique de terrain de la NASA a été utilisé (SRTM radar à résolution spatiale de 30 mètres dans le plan). Puis une méthode de segmentation orientée sur les reliefs élémentaires a été développée : 224 000 unités de modelés, de tailles comprises entre 10 et 1 000 hectares, ont ainsi été obtenues, permettant d'individualiser les plaines, collines, parties de plateaux et autres massifs élémentaires. Sur chacun de ces modelés, 18 indices de forme ont été calculés à partir du modèle numérique de terrain, permettant de décrire le profil des pentes, la complexité des formes, l'étagement des reliefs, etc. Des méthodes de statistiques classiques (Analyse en Composante Principale et K-moyenne) ont ensuite été appliquées et aboutissent à une typologie des modelés. La répartition géographique de ces différents types a été analysée à l'échelle de la Guyane et a permis d'obtenir une carte des unités de paysage, régions de plusieurs dizaines de milliers d'hectares caractérisées par l'association et la répétition de types de reliefs particuliers. Ces unités de paysage sont elles-mêmes classées en types de paysage par les mêmes techniques d'analyse (fig. 1).

■ Observations terrain : décrire la variabilité des habitats

Le second volet consiste à définir une typologie des habitats à partir de descriptions de terrain faites sur 14 sites répartis sur une bande de forêts aménagées de Guyane (bande de 70 km de large environ, longeant la côte Atlantique sur toute la largeur du territoire). Sur chaque site, 4 layons de 3 km ont été tracés puis décrits en s'intéressant à la structure forestière (densité et taille des arbres de plus de 20 cm de diamètre et des palmiers, hauteur et ouverture de la canopée), à la composition floristique et aux facteurs environnementaux (topographie, sol, hydromorphie). L'unité de description est une « placette » de 100 sur 20 mètres. Les données recueillies ont fait l'objet d'une analyse descriptive permettant de mettre en évidence les grands facteurs de variabilité des formations forestières et de les confronter à une typologie d'habitats élaborée précédemment à dire d'expert (Hoff, 2001).

■ Analyse des relations entre géomorphologie et habitats

Ce volet consiste à mettre en évidence les relations entre les formes géomorphologiques déterminées dans le premier volet de l'étude et la variabilité des habitats décrits dans le deuxième volet, tant à l'échelle locale (placettes vs modelés) qu'à l'échelle régionale (layon et site vs unité de paysage). Des relations statistiques sont établies entre les types géomorphologiques et les paramètres de structure et de composition les plus importants pour discriminer les habitats.

■ Analyse des cortèges de faune et relations faune-habitat

Un dernier volet spécifique à la diversité faunistique est développé. Les abondances de la grande faune (18 espèces de mammifères et d'oiseaux terrestres) sont mesurées par la méthode standard du transect linéaire (nombre d'observations/10 km de transect)

sur 23 sites différents, dont 16 sont exempts de perturbations anthropiques (chasse...). Pour onze de ces sites, les habitats et caractéristiques forestières ont été décrits précisément sur le terrain (cf. volet 2 de l'étude), pour les autres, seules des descriptions environnementales globales sont disponibles (issues d'analyses cartographiques et de la classification en unités de paysages). Les analyses statistiques cherchent d'abord à caractériser les diverses communautés animales ACP (analyse en composante principale) puis à mettre en relation ces différentes communautés avec les paramètres environnementaux locaux ou généraux, les types d'habitats et les unités de paysage définis précédemment.

Résultats

■ Stratification de l'espace forestier en unités de paysages

Une carte des reliefs élémentaires couvrant toute la Guyane et distinguant 13 types géomorphologiques a été finalisée selon une procédure objective basée sur l'analyse statistique des indices de forme et de relief. L'analyse de leur répartition spatiale, de leur agrégation et de leur diversité locale a permis de subdiviser la Guyane en 82 régions naturelles. Cette étape a fait l'objet d'un premier découpage empirique testé puis modifié par une analyse en statistique spatiale, grâce au logiciel Fragstat. Ces régions ont ensuite été classées en 12 types de paysages forestiers. Cette méthode apporte des éléments de stratification de l'espace forestier précis (car quantifiables et validés par des experts connaissant très bien la réalité du terrain) pour toute la Guyane. Elle fournit la base des volets suivants.

■ Typologie des habitats

Les variables descriptives relevées sur le terrain pour les peuplements forestiers ont été analysées et validées quant à leur pouvoir explicatif. Ces variables ont ensuite été utilisées pour tester la robustesse de la typologie établie par Hoff en 2001 pour les forêts des départements d'Outre-mer - essentiellement basée sur les paramètres environnementaux (notamment le substrat géologique supportant la formation). Nos résultats montrent que la typologie de Hoff n'explique qu'une faible part de la variabilité des forêts guyanaises. Il s'est donc avéré nécessaire d'adapter cette typologie. L'intégration des variables de structure et de composition floristique permet d'obtenir des types nettement plus homogènes, au nombre de 10. Les types d'habitats se distribuent essentiellement sur un axe lié à la dynamique forestière, opposant des forêts denses et matures (fortes densités, forte surface terrière, canopée haute et abondance d'essences tolérantes à l'ombre) à des forêts perturbées (canopée ouverte, forte intensité de perturbation par des chablis et composition floristique héliophile). La dominance de certaines espèces ou familles permet aussi de définir des faciès de composition. La position topographique montre aussi une influence sensible sur l'organisation globale des peuplements mais avec un effet encore mal cerné. Ces analyses complexes restent à finaliser.

■ Relations paysage-habitat

Les layons, correspondant à l'échelle des paysages, apparaissent comme le niveau de perception le moins variable et donc le plus efficace pour représenter un peuplement le plus homogène possible. C'est donc à ce niveau que se sont concentrées les analy-

ses des relations entre biodiversité et géomorphologie. Ils ne permettent cependant pas d'aborder correctement la problématique de diversité floristique au niveau espèce. Leur surface (6 hectares) est sans doute légèrement inférieure à la surface optimale pour capter toute la diversité botanique. L'analyse des compositions floristiques s'est donc limitée au niveau de la famille. Les types de paysages, définis dans le premier volet à partir de la géomorphologie et regroupés en 4 grandes catégories (montagnes, plateaux élevés, plateaux surbaissés et zones basses) montrent une influence très forte sur les caractéristiques du peuplement forestier, ce qui permet de définir 4 grands types d'habitats différents de part leur composition, leur richesse en bois et palmiers et la physionomie des différentes strates forestières (sous-bois, canopée, lianes).

■ Analyses faunistiques

Les communautés animales apparaissent structurées différemment selon les sites étudiés. En dehors de tout impact anthropique, les cortèges faunistiques plutôt dominés par les grands primates comme les singes hurleurs (*Alouatta seniculus*) et les atèles (*Ateles paniscus*) s'opposent par exemple à ceux plutôt riches en petits cervidés forestiers (*Mazama sp.*), alors que petits et moyens primates caractérisent d'autres communautés. Les variables descriptives globales d'une zone (pente, hydromorphie ou dénivelé moyens déterminés à partir de la cartographie), ainsi que les paramètres détaillés d'habitats relevés sur le terrain (structure forestière, composition floristique, topographie), peuvent être corrélés avec les abondances et dominances de certaines espèces animales. Des corrélations existent également entre fréquences d'observation d'espèces animales et paramètres descripteurs ponctuels du milieu aux points d'observation (échelle de la placette). Ainsi, dans la plupart des cas, l'abondance globale d'une espèce donnée semble d'autant plus élevée que les conditions locales d'habitats qui lui conviennent sont présentes. L'abondance des agamis *Psophia crepitans*, par exemple est inversement corrélée à l'abondance de palmiers, à la proportion de plateaux et de faibles pentes sur une zone, et les observations de cette espèce sont également plus fréquentes sur des placettes sans palmiers et à forte pente. D'autre part, la typologie des unités géomorphologiques établie dans la première partie de cette étude s'avère pertinente pour expliquer en partie la variabilité des peuplements faunistiques. Bien que constituées des mêmes espèces, les communautés animales présentes sur les types « plateaux et collines basses » et « montagnes » se distinguent effectivement par des cortèges faunistiques assez différents en termes d'abondance relative. De même, les différents types de végétation forestière déterminés par analyse d'images satellites (Gond, Bernard *et al.*, 2009) correspondraient à des assemblages faunistiques légèrement différents. La chasse induit une certaine déstructuration de ces communautés, en affectant les espèces de manière différente selon leur intérêt cynégétique et leur vulnérabilité. Les abondances de grands primates et de grands oiseaux terrestres sont significativement réduites, par exemple, dans l'ensemble des zones chassées, mais d'autres espèces ne semblent pas touchées.

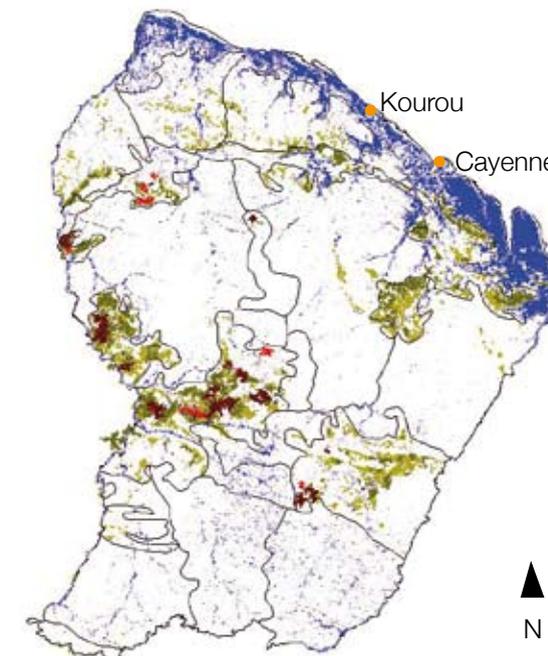
Discussion

Nous sommes parvenus à catégoriser de façon assez précise les principaux géomorphotypes du territoire guyanais. A une échelle régionale, cette cartographie se montre

pertinente, mettant en évidence la diversité des unités de reliefs. En revanche, elle doit encore être améliorée pour une utilisation à l'échelle locale (1/25 000^{ème}). Concernant la caractérisation des habitats forestiers, si la définition de grands types à l'échelle des paysages a été obtenue, la reconnaissance de types plus précis à l'échelle stationnelle (locale) doit être approfondie. Les résultats obtenus montrent qu'il existe un potentiel explicatif de la biodiversité à l'échelle stationnelle plutôt lié par ordre d'importance :

- 1) à l'opposition logique entre terre ferme et zones hydromorphes ;
- 2) à la dynamique successionnelle opposant forêts matures et forêts ouvertes ;
- 3) à une influence sensible de la position topographique, intégrant certainement les conditions de sol. Il est envisageable d'aboutir à une requalification de la typologie

Figure 2 : Carte des probabilités de présence des principaux habitats patrimoniaux



Légende

- Zones biogéographiques (Paget, 1989)
- Forêts montagnardes
- Forêts sub-montagnardes
- Mangroves, marais et marécages
- Forêts marécageuses, ripicoles, de flat
- Forêts basses sur cuirasses

d'habitats d'ici deux ans. Une suite à ce projet est déjà lancée grâce à des financements européens (PO-Feder).

Les variables principales décrivant les peuplements et la répartition des habitats semblent bien suivre l'organisation géomorphologique et il paraît possible d'extrapoler les descriptions obtenues sur les zones étudiées à toutes les zones semblables environnantes pour établir ainsi une cartographie prédictive des paysages et des habitats. Des applications ont déjà été faites en ce sens à différentes occasions (élaboration du Schéma Départemental d'Orientation Minière - modernisation des Zone Naturelle d'intérêt Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF), mais ce volet mérite encore des développements.

Des relations entre peuplements faunistiques et paramètres environnementaux ont été mises en évidence, à la fois avec des variables locales descriptives du milieu (composition et structure forestière, topographie) et des typologies globales à l'échelle du département (type géomorphologique ou type de végétation). Les différences entre cortèges faunistiques ne sont cependant pas suffisamment marquées, ou la typologie pas encore assez précise pour mettre en évidence l'impact d'une activité telle que la chasse sur la structure d'une communauté. Un des objectifs initiaux était en effet de pouvoir diagnostiquer un impact de la chasse sur une zone, en comparant son cortège faunistique à une composition théorique, prédite d'après son type forestier, géomorphologique ou paysager. L'augmentation de l'échantillonnage apportera probablement des précisions. De même, un échantillonnage plus large permettra de clarifier la nature des corrélations constatées entre abondance d'espèces animales, structure du milieu et composition botanique.

II. Acquis en termes de transfert

Bien que les outils, typologies et cartographies ne soient pas tous aboutis, ils ont cependant tous fait l'objet d'un transfert local à la demande express de bureaux d'études, d'administrations ou d'organismes de recherche. Cela montre l'importance de la thématique développée dans ce projet et le manque cruel d'outils de représentation de la structuration de la biodiversité à l'échelle des paysages - manque partiellement comblé à travers l'étude.

■ **La méthode de stratification** de l'espace forestier en unités de paysage basée sur la géomorphologie a été effectuée avec un niveau de précision et d'objectivité jamais atteint en Guyane. Ce travail représente ainsi une nouvelle référence pour les cartes inférieures au 1/100 000^{ème}. Cependant, les efforts doivent être poursuivis pour que la cartographie soit utilisable à l'échelle locale (1/25 000^{ème}). Une carte des régions naturelles et des types de paysage a déjà été éditée et diffusée auprès de chercheurs (UMR EcoFoG et UMR Amap) intéressés par ce changement d'échelle de la parcelle au territoire - notamment pour des questions de modélisation spatiale (projet GuyaSim du CIRAD en

cours de soumission) et de test de représentativité des dispositifs de recherche (réseau de placettes GUYAFOR). Elle sera diffusée plus largement auprès des collectivités, aménageurs et bureaux d'études, une fois paru un article scientifique concernant l'étude géomorphologique (rédaction en cours). Elle sera de plus accompagnée d'une notice descriptive des différents types de paysage et des zones biogéographiques auxquels se rattachent ces régions naturelles.

■ **La carte géomorphologique** a déjà fait l'objet d'une mise en pratique dans le cadre de la réflexion pour la prise en compte de la biodiversité dans la mise en place du SDOM (Schéma Départemental d'Orientation Minière) en 2008 et 2009. Bien que la typologie des paysages n'ait pas pu être finalisée à cette occasion, la carte des unités de modelés a été une base essentielle de la démarche en fournissant une quantité importante de données spatialisées : elle a permis d'élaborer des cartes prédictives de présence des habitats patrimoniaux les mieux connus (ci-contre) et a été un élément supplémentaire démontrant la variabilité des paysages du Nord de la Guyane par rapport à ceux du Sud, incitant ainsi à compléter l'effort de protection de la zone Nord non concernée par le Parc amazonien. La démarche présentée a été appréciée par les différents acteurs de l'aménagement du territoire.

Si la typologie des habitats n'est pas encore totalement aboutie, les résultats obtenus montrent qu'il existe un potentiel de classification à l'échelle stationnelle. Il est envisageable d'aboutir à une requalification de la typologie d'habitats d'ici deux ans à l'issue du projet PO-Feder, qui prend la suite de cette première étape. De plus, dans le cadre de la démarche de modernisation des ZNIEFF, les résultats partiels obtenus font déjà l'objet d'un transfert à la DIREN et à un bureau d'études (Biotope). Là encore, les attentes sont importantes car la démarche implique de hiérarchiser et de comparer différentes parties du territoire en fonction de l'originalité de la rareté et de la vulnérabilité des habitats qu'elles abritent. La cartographie des paysages permet déjà de confronter le réseau d'espaces protégés et de ZNIEFF existant avec la variabilité des paysages présents en Guyane même si tous ne sont pas encore précisément décrits (fig. 2). Cette comparaison permet d'orienter les prochains efforts d'inventaire sur les paysages les plus rares et les moins bien connus à ce jour.

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation

Cornu JF., Carozza JM., Guitet S., Brunaux O. et Freycon V. Méthode de cartographie géomorphologique automatique orientée modelés. En préparation.

Guitet S., Brunaux O. Cornu J.-F., Carozza J.-M., Betbeder J., Jaouen G. Landscapes and biodiversity in french guiana's forests : a mesoscale mapping method. Proceedings of the 15th meeting of Caribbean foresters in Guadeloupe. *Publication of the USDA Forest Service IITF 2010*. Sous presse.

Articles de vulgarisation publiés, sous presse, soumis et en préparation.

Richard-Hansen C., Guitet, S., Ingrassia, F., Brunaux, O. 2005. Biodiversité et paysages en forêt tropicale humide guyanaise. Rapport scientifique ONCFS 2005. 53-57.

Richard-Hansen, C. 2008. GUYANE : Les Habitats Forestiers Guyanais à la Une. ONCFS Actualités.

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...).

Betbeder, J. 2009. Application de modèles géostatistiques pour une cartographie de la biodiversité forestière à l'échelle des paysages en Guyane française. Rapport de Master 1, Université Supérieure Agricole d'Angers.

Communications dans les médias

Guitet, S., Richard-Hansen, C. 2009. Les Habitats Guyanais. « Paroles de Scientifiques » Emission Radio sur RFO Guyane : 2 semaines d'antenne quotidienne. Enregistrement le 29/09/09.

Expertises

Participation à l'élaboration de la cartographie de la Biodiversité en Guyane pour l'élaboration du Schéma Départemental d'Orientation Minière SDOM (pilote : mission interministérielle).

Participation à la démarche de modernisation des ZNIEFF de Guyane (pilote : DIREN).

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

Guitet, S., Richard-Hansen, C., Brunaux, O., Jaouen, G. 2008. Landscape and biodiversity in French Guiana rainforest. *Annual meeting 2008 of The Association for Tropical Biology and Conservation*. 9 - 13 juin 2008, Paramaribo, Suriname.

Jaouen G., Guitet S., Richard-Hansen C. y Brunaux O. 2010. La fauna silvestre y su hábitat en la Guayana Francesa. *IX Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna en la Amazonia y America latina*. Santa Cruz, Bolivia. 7 - 14 mai 2010.

Guitet S., Brunaux O. Cornu J.-F., Carozza J.-M., Betbeder J., Jaouen G. 2010. Paysages et Biodiversité en forêt guyanaise : méthode de cartographie des habitats à l'échelle régionale. *15^{ème} colloque des forestiers de la Caraïbe. Les changements climatiques, ses effets sur la gestion forestière et la biodiversité*. 14 au 18 juin 2010, Guadeloupe.

Conférence grand public

Richard-Hansen, C. & Guitet, S. 2009. Habitats et paysages forestiers de Guyane Des outils pour gérer la biodiversité. Cycle de Conférences « Les Vendredis d'IRISTA ».

Perceptions, pratiques, gestions traditionnelles et modernes d'un écosystème forestier tropical : les mangroves du nord-ouest de Madagascar - mise en place d'une méthode d'optimisation des plans de gestion

Responsable scientifique

Marc ROBIN, Université de Nantes (Institut de Géographie)
Littoral Environnement Télédétection Géomatique – LETG, UMR,
Chemin de la Censive du Tertre, BP 32211, 44322 NANTES CEDEX 03
Mél. : marc.robin@univ-nantes.fr

Autres participants

LETG, UMR : Thierry Guineberteau (Université de Nantes), Françoise Debaine (Université de Nantes), Etienne Chauveau (Université de Nantes), Marie Guillet, Eddy Renoux.

Patrimoines locaux et stratégies – PALOS, UR IRD, Paris : Marie-Christine Cormier-Salem, Hélène André Bigot.

Département de géographie, Université d'Antananarivo, Madagascar : Dabé Rakotonavalona, Simone Ratsivalaka.

Mots-clés

Mangrove, gestion, ressource bois, ressources halieutiques

Objectifs des recherches

Longtemps considérées comme hostiles car dangereuses pour l'homme, les mangroves du nord-ouest de Madagascar sont aujourd'hui soumises à des pressions anthropiques croissantes. Les nouvelles activités (carbonisation, aquaculture, tourisme) qui s'ajoutent aux activités traditionnelles (activités d'extraction locales et commerciales à l'échelle régionale) révèlent des enjeux spatiaux majeurs et se traduisent par de récentes mutations. De ce fait, les modalités classiques de gestion s'avèrent pour partie obsolètes, tout spécialement dans les secteurs sous forte contrainte et il devient nécessaire d'élaborer de nouvelles approches. Une connaissance accrue du fonctionnement de l'écosystème mangrove et de ses mutations est alors indispensable, en relation avec la nouvelle donne

Figure 1 : Localisation de la zone d'étude

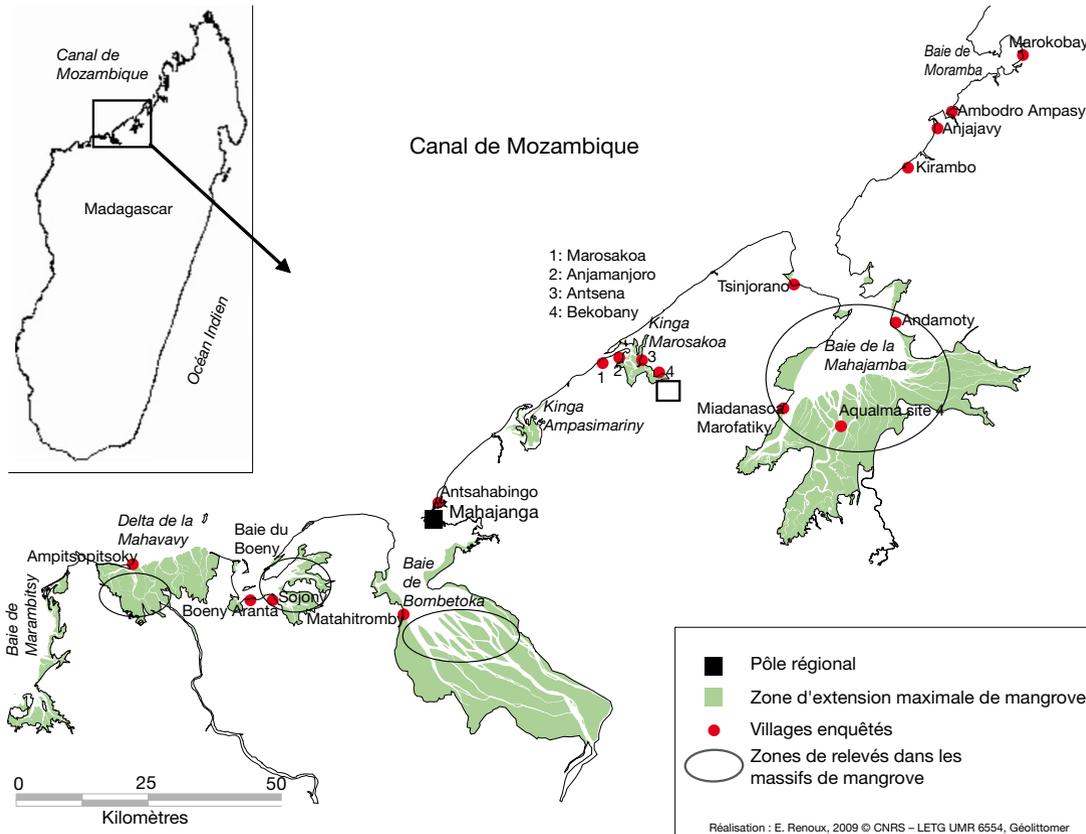
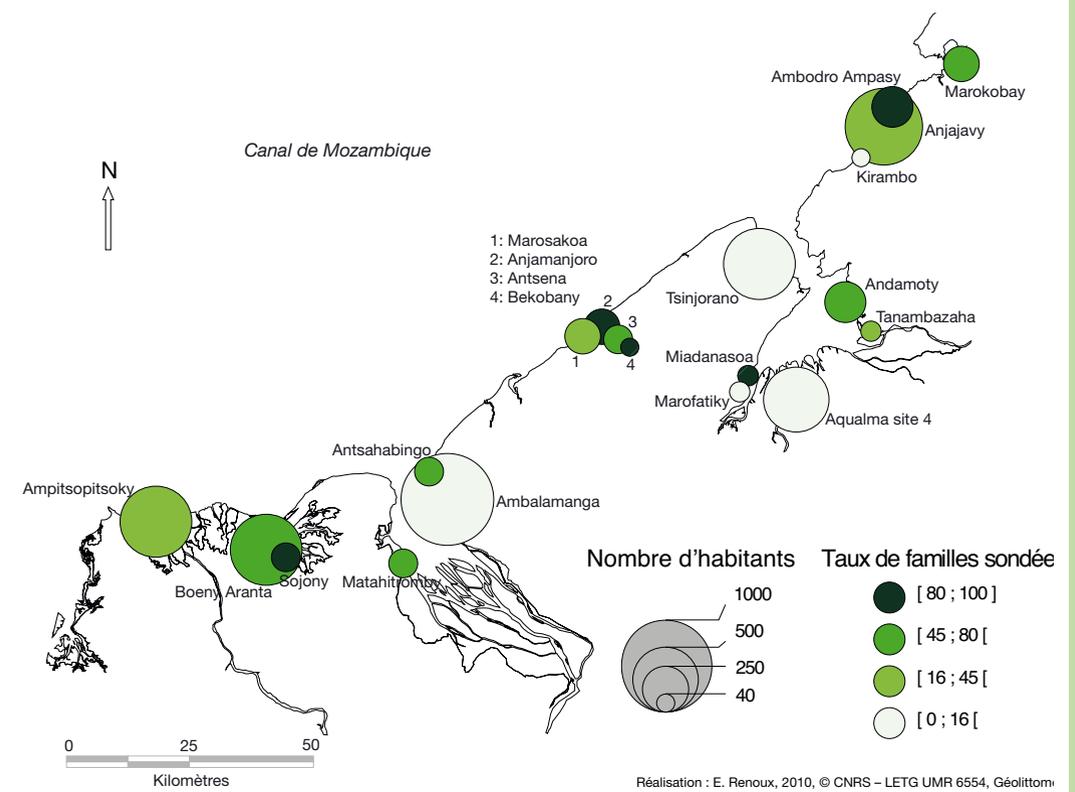


Figure 2 : Localisation des villages enquêtés



socio-économique. Dans ce projet, 3 méthodes de recherche ont été associées et visent à répondre aux objectifs de :

- 1) connaissance des pratiques de la ressource mangrove ;
- 2) caractérisation des formations végétales et de la dynamique du milieu ;
- 3) optimisation de gestion (approche DPSIR (forces motrices « Drivers », « Pressions », états-« States », « Impacts », « Réactions ») / schématisation / plan de gestion).

I. Présentation des travaux

Matériel et méthodes

■ Connaissance des pratiques par les enquêtes

Enquêtes systématiques auprès des populations villageoises dans les 4 sites

Afin de cerner la façon dont est perçue et utilisée la ressource bois auprès des diverses parties prenantes, nous avons choisi la voie des questionnaires auprès d'un échantillon représentatif des populations locales. Près de 500 questionnaires ont été collectés entre fin 2006 et 2007 auprès des habitants de 18 villages côtiers répartis dans 6 zones allant de Ampitsopitsoky à l'ouest jusqu'à la baie de Moramba au nord, soit près de 250 kilomètres de littoral. Cette phase a nécessité au total plus de 7 semaines de séjours en brousse.

Enquêtes auprès des groupes/structures/administrations sur les 4 sites

Des enquêtes auprès des divers services, administrations, organismes en charge pour tout ou partie de la ressource bois ont été menées durant l'été 2008. Ces enquêtes sont

plus des entretiens au cours de réunions provoquées que des enquêtes systématiques comme celles effectuées auprès des populations.

Enquêtes plus ciblées auprès de Mahajamba-usine

La commune de Mahajamba-usine dont le chef lieu est Ambodimanga a été choisie pour étudier le rapport société/mangrove à l'aide d'une centaine de questionnaires. Elle a été choisie 1) parce qu'elle frange la mangrove de façon très importante par rapport aux autres communes et 2) surtout parce qu'elle abrite une ferme crevetteicole depuis 1992 (Aqualma).

Logiciel de traitements d'enquêtes

Les enquêtes ont été dépouillées, formalisées pour pouvoir être analysées avec les logiciels Sphinx et Excel.

■ Objectif de connaissance de la ressource bois de mangrove

La connaissance de la ressource est essentielle afin d'évaluer l'adaptation de celle-ci à la demande sociale. Après inventaire de la bibliographie en l'occurrence abondante sur le sujet, 2 entrées ont été privilégiées : l'entrée terrain et l'entrée spatialisation à l'aide de la télédétection.

Terrain

Le travail d'inventaire des essences forestières dans les mangroves a consisté à établir des quadrats (placettes forestières) - de 100 m² à 400 m² - géolocalisés par GPS et à y effectuer un comptage systématique des essences. Pour chacune d'elles, plusieurs caractéristiques sont considérées, notamment en termes de : nombre d'individus ; hauteur de la cime ; hauteur du fût ; diamètre du fût à hauteur de poitrine ; diamètre du houppier. En 2006 et 2007, des mesures ont été effectuées dans 54 quadrats (répartis sur près de 250 km de littoral à mangrove) auxquelles se sont ajoutées les mesures de 8 quadrats en 2008, à l'occasion du séminaire de restitution à Mahajanga.

Télédétection

Via un serveur de l'USGS et le programme ISIS du CNES, nous avons disposé de deux sources d'images (Spot et Landsat). Ces dernières ont toutes été calibrées en réflectance (pour ne travailler que sur les signatures spectrales des surfaces sans influence de l'atmosphère) à l'aide d'une approche de type « empiric line correction » grâce à la spectroradiométrie de quelques échantillons de tannes (partie de marais la moins fréquemment submergée et aux sols généralement sursalés, nus ou peu végétalisés). Après ajustement géométrique fin, deux démarches ont été entreprises : une démarche dite « pixel à pixel » et une démarche orientée objet. L'objectif : rechercher la meilleure relation entre les variables de terrains et les données images.

■ Connaissance de la gestion des mangroves

Deux entrées ont été privilégiées

L'entrée acteur/territoire : elle consiste en un travail d'inventaire destiné à mettre en lumière les différentes modalités de gestion relatives aux mangroves, qu'elles soient de

portée locale ou nationale, et de finalité globale (un territoire) ou sectorielle (une activité ou une ressource). L'objectif est d'identifier qui agit sur quoi et de quelle manière. Pour ce faire, les sources écrites (articles, études, documents juridiques, etc.) et orales (enquêtes dans les villages et auprès d'institutionnels) ont été combinées.

L'entrée formalisation/action : elle vise à identifier les tensions et enjeux qui s'expriment sur les mangroves afin d'échafauder des modalités de gestion à la fois modulables et en impliquant les acteurs locaux. La réinterprétation du formalisme DPSIR, un modèle visant à décrire les interactions entre société et environnement à l'aide d'indicateurs et de statistiques, appliquée à la zone d'étude cherche ainsi à faire ressortir les processus de causes à effets en privilégiant une entrée pratiques/activités, et par là même à pointer les objectifs prioritaires de la gestion à envisager. Cette démarche est complétée par une approche de schématisation des interactions nature/société dans le système mangrove. Un zonage de gestion peut ensuite être discuté/proposé en fonction des objectifs affichés et des contraintes répertoriées.

Résultats

■ Connaissance des pratiques par les enquêtes

Une bonne connaissance de la structure de la population

L'enquête montre bien l'aspect récent de l'immigration sur la zone d'étude (l'installation de la moitié des migrants est postérieure à 2003 soit près de 140 personnes), ses raisons (près de 110 migrants effectuent un travail à la pêche) et le fait que 2 personnes sur 3 viennent des communes voisines, de Mahajunga ou du district de la même région. L'origine ethnique est bien cernée (une majorité de Sakalavas).

Une bonne connaissance de la façon dont la mangrove est perçue par les populations

La majorité de la population connaît un minimum de deux espèces de mangrove et 59% des sondés voient une extension des surfaces la mangrove. La connaissance des lieux de la mangrove est assez précise : la localisation géographique est bien connue, la nature des bois utiles aux divers usages des villageois aussi. 75% des sondés connaissent l'existence des règles locales concernant l'accès à la ressource bois ou aux ressources halieutiques dans la mangrove ou liées au village (*fady*). Pour faire respecter le règlement, les autorités (agents forestiers, le maire ou ses agents ou encore la police) sont présentes selon 52% des sondés contre 42 qui ne le pensent pas. 20% connaissent des personnes sanctionnées (trafic illégal de produits) contre 74% qui n'en connaissent pas.

Une bonne connaissance de l'utilisation des ressources de la mangrove

L'enquête permet de se faire une bonne idée de la perception des ressources et de leur utilisation. Pour 82% de la population, la mangrove permet un usage économique reconnu à plus de 96% pour la pêche, 2,1% pour le commerce et 1,9% pour le transport.

■ Connaissance de la ressource bois de mangrove

L'inventaire terrain

Le traitement statistique des 54 quadrats effectués en 2006 et 2007 montre une image de la ressource en termes de présence/absence : on y voit l'omniprésence d'*Avicennia*

marina devantant quelque peu *Rhizophora mucronata*. La richesse spécifique est faible en général : les quadrats monospécifiques représentent la moitié des relevés (25/54) et on dénote 13 quadrats bi-spécifiques, le reste comptant 3 essences ou plus.

Evolution des mangroves de la zone d'étude

L'estimation précise de l'évolution de la surface des mangroves reste un exercice difficile. L'ensemble des mangroves de la zone couvre une surface de 70 714 hectares. Le sous-ensemble Mahajamba couvre une surface de 42 000 hectares. On observe une augmentation de la superficie totale de la mangrove de Mahajamba qui passe de 36 000 hectares en 1973 à 42 000 hectares en 2006. Cette dynamique est plus marquée dans le secteur central (embouchure de la Mahajamba) à l'est de la baie (embouchure de la Sofia) où certains îlots deltaïques sont en nette accréation sédimentaire. On observe en revanche une certaine stabilité dans le secteur ouest de la baie. Les causes sont bien cernées.

Essai de classification « orientée objet »

La classification orientée objet sur un sous-ensemble de la Mahajamba améliore considérablement la qualité de l'affectation des surfaces biophysiques à des classes d'occupation du sol. Sur une échelle de 0 à 1, le coefficient de Kappa - correspondant au rapport entre le nombre de pixels bien classés et le total des pixels sondés -, atteint 0,75 avec une classification pixel à pixel (nomenclature simplifiée) quand il atteint 0,92 avec une classification orientée objet et même 1 avec une classification orientée supers objets (à partir de 12 objets-quadrats), améliorant ainsi la nomenclature de façon substantielle. L'amélioration globale de la cartographie de la mangrove à l'aide de l'approche orientée objet vient de la prise en compte simultanée dans la classification de données spectrales, texturales et contextuelles, permettant d'introduire des règles d'affectation génériques des objets aux postes de nomenclature fondées sur une connaissance acquise lors des campagnes successives sur le terrain.

La logique a été menée sur quelques transects à son terme en recherchant le meilleur modèle entre l'imagerie, le recouvrement végétal et la cubature (volume). Une bonne relation est obtenue entre le taux de recouvrement et un indice de végétation dérivée des images (NDVIC, Corrected Normalized Difference Vegetation Index) et entre le taux de recouvrement et la cubature.

■ **Objectif de connaissance de la gestion des mangroves**

En repartant de l'enquête, il s'avère que le souci de la disparition de la mangrove fait écho aux services qu'elle rend. Ainsi, à la question : « La mangrove peut-elle disparaître ? », la réponse est sans ambiguïté : oui = 189 réponses, soit 48,9% ; non = 197 réponses, soit 51% ; ne sais pas = 6. À la question : « Doit-on gérer la mangrove ? », les populations répondent aussi unanimement oui à 97,4% et identifient les divers organismes pouvant prendre en charge la gestion. Les réponses fournies par les populations concernant la façon de gérer la mangrove sont aussi intéressantes. La gestion des mangroves et la demande de gestion mêlent ainsi le droit d'usage coutumier à l'échelon local à un droit légal au niveau national. À ce niveau, la volonté de l'état malgache consisterait à vouloir faire respecter les lois foncières tout en préservant les pratiques qui semblent

viables. L'état encourage ainsi les acteurs à immatriculer les parcelles individuelles ou familiales ainsi que les territoires villageois par l'intermédiaire des contrats GELOSE (Gestion locale sécurisée) et SFR (Sécurité Foncière Relative).

Discussion

■ **Quelques constats généraux**

L'équilibre entre droit coutumier et droit légal dans l'utilisation de la ressource semble atteint dans le contexte d'une pression démographique modérée en regard des ressources disponibles. Des éléments de déséquilibre peuvent toutefois surgir, qu'il s'agisse d'une mise en défens totale en regard d'une logique de conservation *top-down* imposée, ou de l'implantation massive d'un nouvel usage de la ressource. La pression qui pèse sur les mangroves peut prendre trois aspects qui sont discutés :

- a) prélèvement simple de la ressource (collecte) sans risque de rupture du système ;
- b) culture ou aménagement rizicole/canne à sucre : rupture du système ;
- c) aquaculture : rupture du système ?

■ **Perspectives en matière de gestion**

Le séminaire organisé à Mahajanga du 9 au 14 novembre 2008 et destiné à tester les hypothèses de gestion a permis d'analyser la perception de la gestion selon une approche de co-construction avec les parties prenantes présentes qui se sont prêtées à divers exercices. Cette démarche est discutée et les principaux constats sont tirés. Compte tenu des divergences de vue sur l'usage de la mangrove, il n'a pas été possible de mener l'expérience jusqu'à la réalisation de plans de gestion mais l'objectif d'appropriation du débat par l'ensemble des parties prenantes a été atteint.

II. Acquis en termes de transfert

En matière de transfert, l'ensemble des informations générées lors du projet a été remis aux collègues malgaches impliqués dans le programme de façon à poursuivre la démarche engagée sur un plus long terme. L'idée de départ de concevoir une base d'information géographique implantée à Mahajanga n'a pu être menée à terme en raison de l'impossibilité matérielle et humaine sur place d'assurer la pérennité d'un observatoire du milieu et des pratiques. Toutefois, le département de géographie de l'Université d'Antananarivo dispose maintenant des contacts et des travaux engagés auprès des parties prenantes ayant fait l'objet d'une restitution à l'occasion du séminaire, ce qui garantit une appropriation et une pérennisation de la démarche au-delà de l'arrêt de ce programme.

Conclusions - Perspectives

Les particularismes malgaches ayant rendu difficile la généralisation à l'ensemble du territoire de la question de la gestion et de l'appropriation des mesures de gestion par

l'ensemble des parties prenantes, le séminaire tenu à Mahajanga en 2008 a quand-même permis d'apporter quelques réponses.

- a) Une gestion participative à l'échelle locale qui reconnaisse une légitimité aux acteurs est nécessaire ;
- b) Une gestion dynamique avec différents fonctionnements tenant compte des niveaux de pression, de l'état de la ressource des différents massifs exploités (arrêt exploitation, reboisement) nécessite la mise en place d'une grille inspirée du formalisme DPSIR remplie par les parties prenantes lors du séminaire. La méthode consiste non pas tant à lister et renseigner les indicateurs de situation environnementale (objectif initial de DPSIR) mais davantage à faire émerger et décrypter les situations de tensions et conflits telles qu'exprimées par les composantes sociales (expression relevée par observation-terrain, analyse « bibliographique » et dires d'acteurs) et, partant de cela, de s'accorder sur les indicateurs permettant de démontrer la valeur de ces tensions/conflits, d'esquisser les réponses possibles, d'envisager l'observation et le suivi des effets.
- c) Via la mise en œuvre de cette démarche, il est possible de dégager les différentes problématiques à intégrer dans le futur plan de gestion en s'appuyant sur les savoirs et savoir-faire des parties prenantes ayant participé au séminaire et sur l'apport des enquêtes de terrain, des relevés floristiques et du traitement des images.

Toutefois, le bilan de cette expérience nous incite à penser qu'il est actuellement illusoire de produire un plan de gestion global de la mangrove, dans la mesure où les conditions de réalisation, de mise en œuvre et d'évaluation ne semblent absolument pas réunies. En revanche, les résultats issus de la réinterprétation du formalisme DPSIR nous confortent dans l'idée qu'une gestion intégrée de la mangrove peut s'enrichir d'un travail ciblé sur les attentes et les ressentis locaux, une étape qui peut à la fois :

- présenter un véritable caractère opérationnel avec incidences locales (constats/réponses sur certains thèmes majeurs) ;
- constituer les premiers éléments d'un futur plan de gestion qui ne pourra se construire que sur la durée, de façon itérative et dans une logique de gestion adaptative ;
- fournir une méthode reproductible autorisant la mise en perspective (reproductible dans l'espace c'est-à-dire qui autorise les comparaisons et échanges de constats et réponses avec d'autres systèmes de mangroves) et l'évaluation (reproductible dans le temps c'est-à-dire qui permet d'évaluer les évolutions et les permanences/blocages).

III. Liste des principales valorisations des recherches

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation

- Robin M., Debaine F., Renoux E., Rakotonavalona D., 2010. Mapping mangrove forest with multispectral images : contribution of spectral unmixing technique and Object Based Image Analysis. In *Geomatics solutions for coastal environments* (ed. M. Maanan & M. Robin), chp. 3, Nova Publishers, Inc., ISBN 978-1-61668-140-1.
- Robin M., Debaine F., Renoux E., Rakotonavalona D., Lamberts C., 2010. Cartographie de la mangrove du delta de la Mahajamba par approche orientée objet (nord ouest de Madagascar), 2010, *Revue de télédétection* (AUF). Sous presse.
- Lamberts C., Rakotonavalona D., Renoux E., Debaine F., Robin M., 2010. Un modèle spatial de la mangrove malgache. Une approche chorématique. *Revue Mappemonde* Soumise.
- Renoux E., Robin M., Guineberteau T., Rakotonavalona D., Debaine F. 2010. La gestion de la ressource bois des mangroves du nord-ouest de Madagascar. *Revue de la FAO Nature et Faune*. Soumise.
- Guineberteau T., Rakotonavalona D., Renoux E. 2010. A new interpretation of DPSIR formalism applied to a mangrove area : a way to an improved management of Madagascar northwest mangrove. *Revue Annals of Regional Science* (Springer). Soumise.
- #### Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)
- Robin M., 2006. Perceptions, pratiques, gestions traditionnelles et modernes d'un écosystème forestier tropical : les mangroves du nord-ouest de Madagascar. Mise en place d'une méthode d'optimisation des plans de gestion. Présentation du projet, *colloque écosystèmes tropicaux*, 7 - 8 novembre 2006, Paris, MEDD.
- Guillet M., Renoux E., Rakotonavalona D., Robin M., F. Debaine, Ratsivalaka S., Lamberts C., 2007. Ressource bois et développement durable : les mangroves du nord-ouest malgache. Poster, *18^{ème} Festival International de Géographie : FIG 2007*. 4 - 7 octobre 2007. Saint-Dié-des-Vosges, France.
- Guillet M, Renoux E, Robin M, Debaine F, Rakotonavalona H, Ratsivalaka S, 2008. Suivi et analyse de l'évolution de la mangrove de Mahajamba (nord-ouest de Madagascar), Communication au *Colloque International*

Pluridisciplinaire IFRÉSI/MESHS, TVES, IMN, DYRT, EREIA et CLERSE
Lille 2008 : Le littoral, Subir, Dire, Agir - 16, 17, 18 janvier 2008

Robin M., Renoux E., Debaine F., Lamberts C., Ratsivalaka S., Guillet M.,
Rakotonavalona Hobialisoa D., 2008. Cartographie De La Mangrove
De Mahajamba Par Approche Orientée Objet (Nord-Ouest De Madagascar).
Communication au colloque du réseau télédétection de l'AUF, 3 - 6 novembre 2008 -
Antananarivo, Madagascar.

Noel J., Renoux E., Rakotonavalona D., 2008. Les dynamiques spatiales des
mangroves de la région de Mahajanga (côte nord-ouest de Madagascar) : du milieu
au(x) territoire(s), communication au *XII^e Journées de Géographie Tropicale à*
Bordeaux : Natures tropicales : enjeux actuels et perspectives, octobre 2008.

Renoux E., 2008. La mangrove de Mahajamba : suivi et analyse en vue d'une gestion
durable (ECOFOR). ommunication session 2, 2 avril 2008, *colloque du programme*
LITEAU : regards croisés des projets Liteau sur le littoral, Saint-Pierre d'Oléron,
MEDAD.

Renoux E., Robin M., Debaine F., Rakotonavalona D., 2009, Objet-Oriented –
mapping of mangrove forest along northwest coastline of Madagascar.
Communication au *6^{ème} Symposium Scientifique de WIOMSA (Western Indian*
Ocean Marine Science Association), Advances in Marine Science in Eastern Africa : «
The Millennium Challenge : How Marine Science and Management Meet
Development Goals », 24 - 29 août 2009, St Denis, La Réunion.

Rakotonavalona D., Renoux E. Et Noel J., 2009. Traditional and modern uses of
mangrove along northwest coast of Madagascar : towards a sustainable management.
Poster au *6^{ème} Symposium Scientifique de WIOMSA (Western Indian Ocean Marine*
Science Association), Advances in Marine Science in Eastern Africa :
« The Millennium Challenge : How Marine Science and Management Meet Develop-
ment Goals », 24 - 29 Août 2009, St Denis, La Réunion.

Renoux E., Noel J. Et Rakotonavalona D., 2009. La diversité des espaces maritimes
du Nord Ouest de Madagascar (Poster), *20^e édition du Festival International de*
Géographie de Saint-Dié des Vosges, jeudi 1^{er} au dimanche 4 octobre 2009 :
« Géographie de la mer ».

Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Renoux E.. L'impact des genres de vie littoraux sur les couverts forestiers dans le nord
ouest malgache (soutenance prévue en 2010) thèse.

Rakotonavalona D., 2010. (soutenance prévue en 2010) Pour une gestion intégrée des
mangroves aquacoles du Nord Ouest malgache : coexistence des perceptions/pratiques
traditionnelle et moderne de la ressource renouvelable (approche DPSIR) thèse.

Communications dans les médias

Paru dans le quotidien malgache *La Gazette de la Grande Ile* du jeudi 20 août 2009,
rubrique Economie, page 10 - Mangrove de Mahajamba (Nord-Ouest de Madagascar)
confrontée aujourd'hui à des pressions accrues. Source indiquée : « Suivi et analyse de
l'évolution de la mangrove de Mahajamba (Nord-Ouest de Madagascar), Guillet M.,
Renoux E., Robin M., Debaine F., Rakotonavalona Hobialisoa D., Ratsivalaka S. ».

Impression : PROMOPRINT - Paris.

Le programme « Écosystèmes Tropicaux, 2005 - 2010 » participe à l'avancement des savoirs écologiques applicables à la gestion et à la conservation des écosystèmes tropicaux. Le présent ouvrage rassemble, sous une forme synthétique, les principaux résultats scientifiques et acquis pour la gestion des treize projets retenus à l'issue d'un troisième appel à propositions de recherche lancé en 2005 par le Ministère en charge du développement durable et animé par le GIP Ecofor. Classés selon un gradient allant de l'écologie des populations à celle des écosystèmes et paysages, en passant par les interactions entre populations et l'écologie des communautés, les travaux présentés ici s'appliquent tous – à des degrés divers – à renforcer les stratégies de préservation ou de valorisation du patrimoine naturel. Ce programme n'avait pas vocation à couvrir l'ensemble du sujet mais à fournir des éléments visant à appréhender au mieux les interactions aux échelles intraspécifique et interspécifique d'une part, entre espèces et milieux ensuite, entre nature et société enfin. Puisse ces enseignements faire mûrir les réflexions et renforcer l'investissement des équipes de recherche en écologie tropicale.

ISBN 978-2-914770-02-6

