



INSTITUT DE FRANCE
Académie des sciences

Les mécanismes d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques et leurs limites



Rapport coordonné par

Sandra Lavorel, Jean-Dominique Lebreton et Yvon Le Maho

27 juin 2017

« Les mécanismes d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques et leurs limites »

Rapport adopté par l'Académie des sciences en séance plénière le 27 juin 2017

Table des matières

Synthèse

Introduction – Le changement climatique comme facteur de modification de la biodiversité	p. 3
1. Évaluer les effets du changement climatique sur la biodiversité	p. 8
2. De l'observation des changements à la compréhension des mécanismes biologiques d'adaptation	p. 12
Conclusion	p. 14
Recommandations	p. 15
Références bibliographiques	p. 17
Annexe	p. 20
<ul style="list-style-type: none">- Composition du Comité des sciences de l'environnement- Composition de la Commission de relecture finale	
Liste des fiches thématiques	p. 23

Fiches thématiques

Introduction – Le changement climatique comme facteur de modification de la biodiversité

Introduit dans les années 1980, le terme biodiversité recouvre la diversité du vivant à tous ses niveaux d'organisation : de l'ADN aux écosystèmes. On réduit souvent la biodiversité à un nombre d'espèces qui sont généralement les plus visibles, notamment les végétaux supérieurs (arbres, plantes à fleurs...) et les vertébrés (mammifères, oiseaux, reptiles et amphibiens, poissons), dont fait bien sûr partie l'homme. Il existe cependant une biodiversité « invisible », qui concerne les microorganismes, notamment dans les sols (1g de sol comprend de 10^7 à 10^9 bactéries...) et les eaux (microalgues, zooplancton...). Alors que près de 2 millions d'espèces sont connues, les estimations du nombre réel dépassent pour la plupart la dizaine de millions. Mais la biodiversité, notamment pour les services qu'en tirent les sociétés humaines, recouvre surtout les interactions entre les êtres vivants (consommation des végétaux par les herbivores, prédation, compétition, mutualisme et symbiose...) qui sont le moteur du fonctionnement des écosystèmes cultivés comme naturels. Au-delà de l'émotion du public vis-à-vis des risques d'extinctions d'espèces emblématiques, ce sont les modifications apportées à ces interactions qui doivent donc retenir le plus d'attention.

Le changement climatique

Le changement climatique observé depuis environ 150 ans n'est pas la cause majeure de la dégradation récente de la biodiversité. Une étude récente menée sur plus de 8 000 espèces menacées selon la liste rouge de l'Union Internationale de Conservation de la Nature montre en effet que les causes largement dominantes de leur déclin actuel sont la surexploitation des espèces sur les continents comme dans les océans, l'agriculture, l'élevage, de nombreuses modifications des sols par la déforestation et l'urbanisation, et les espèces invasives (Maxwell *et al.*, 2016). Beaucoup a été écrit sur l'impact de ces modifications sur la biodiversité mais beaucoup reste encore à faire dans tous ces domaines. Cependant, à l'échelle du siècle, l'impact écologique des changements climatiques récents pourrait ajouter son effet sur des populations et des mécanismes déjà bien perturbés par les activités humaines (Walther *et al.*, 2002). C'est à ce point moins bien connu qu'est consacré ce rapport, qui ne traite pas des causes du changement climatique mais de ses conséquences sur l'évolution de la biodiversité, et en particulier sur les mécanismes d'adaptation de cette dernière.

Rappelons que le climat d'une région est défini conventionnellement à partir de la moyenne des paramètres météorologiques dans cette région sur 30 ans. Il n'est cependant pas facile de faire la distinction entre des variations à court terme de grande ampleur des paramètres climatiques et des variations à long terme de la moyenne de ces paramètres. Lorsque le terme changement climatique sera utilisé dans ce rapport, il indiquera la variation d'un ou plusieurs des paramètres suivants pouvant avoir un impact sur la biodiversité : la température, l'abondance et la distribution saisonnière des précipitations, la concentration de certains composants atmosphériques (CO_2 , NO_x , O_3), l'élévation du niveau de la mer, la variation d'intensité et de fréquence d'événements extrêmes, ou encore des changements de la circulation océanique. Les effets spécifiques de l'augmentation du CO_2 sont analysés en tant que tels, notamment s'agissant de la modification du pH des océans.

Biodiversité et changement climatique

Si beaucoup d'études ont été consacrées à la réponse de la biodiversité aux contraintes climatiques, les données sur les mécanismes d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques, et surtout sur les limites de cette adaptabilité, restent éparses et leur compréhension encore limitée. Or, pour envisager l'évolution de la biodiversité face aux changements environnementaux, il faut une vue d'ensemble. Un point essentiel est évidemment que la vitesse des éventuels mécanismes adaptatifs soit compatible avec l'échelle de temps des perturbations constitutives du changement climatique. Au moins pour certains organismes, on connaît les taux de mutations génétiques. On dispose également de données à l'échelle des temps géologiques de l'ordre du million d'années, et de relevés historiques de l'ordre de la centaine d'années. On connaît de mieux en mieux les variations climatiques à l'échelle de 1 000 ans (dernier optimum climatique médiéval), 10 000 ans (dernière déglaciation), 100 000 ans (cycles glaciaires de Milankovic), et une partie des variations de biodiversité associées, par exemple par des analyses des pollens déposés dans les sédiments lacustres (Davis *et al.*, 2003). Les échelles de temps auxquelles se produisent des modifications importantes du climat sont un aspect important de ces variations, aspect qu'il est difficile de cerner et qui nécessite la contribution de nombreuses disciplines. Rassembler les informations disponibles dans ce contexte pluridisciplinaire et faire le point sur l'adaptabilité de la biodiversité face au changement climatique est le principal objet de ce rapport.

L'évolution des écosystèmes

Depuis la naissance de la vie sur notre planète, les écosystèmes ont considérablement évolué en fonction des conditions physico-chimiques et du climat. La vie s'est à nouveau diversifiée après de grandes extinctions, mais à une échelle de temps qui n'est pas celle des générations humaines. Des résultats récents révèlent cependant des variations majeures rapides, à l'échelle des décennies ou du siècle, au cours des temps géologiques (par exemple la crise Crétacé-Tertiaire -65 Ma, l'épisode chaud du début de l'Eocène -56 Ma, l'épisode du Dryas récent, plus près de nous, -12 000 ans). Cependant, même si des variations climatiques aussi intenses et rapides que celles attendues dans le changement climatique actuel se sont produites dans le passé, elles ont eu lieu hors du contexte des sociétés humaines modernes.

L'impact des activités humaines

Les activités et la prospérité des sociétés humaines sont en effet intimement liées aux ressources et aux bénéfices qu'elles retirent des écosystèmes, que ce soit directement (nourriture, fibres, quantité et qualité des eaux...) ou indirectement (stabilisation des sols, prévention des inondations, régulation du climat, biodiversité comme source d'innovation agricole, biomédicale et biotechnologique...). Depuis leur origine, les sociétés humaines exploitent et modifient de multiples manières leur environnement physique et biologique. Après la maîtrise du feu, il y a environ 500 000 ans, puis l'émergence de l'agriculture et de l'élevage il y a moins de 10 000 ans, les sociétés humaines ont peu à peu accru leurs impacts sur les écosystèmes par leur essor technique et démographique, au point que l'écroulement de civilisations florissantes a pu être attribué, au moins pour partie, à la dégradation de leur environnement (Diamond, 2005). Depuis la « révolution industrielle », l'expansion des

activités économiques et l'augmentation de la population mondiale se sont traduites par une pression humaine croissante sur les écosystèmes et la biodiversité.

Cette pression s'est manifestée par la diminution et la fragmentation marquée de nombreux habitats (forêts tropicales humides, mangroves, zones humides...), les prélèvements directs d'animaux et de végétaux, responsables d'extinctions locales et globales d'espèces et de pertes de diversité génétique (Leadley *et al.*, 2014), et l'introduction volontaire ou accidentelle par l'homme d'espèces animales ou végétales devenant invasives. En outre, les prévisions démographiques de l'ONU (Gerland *et al.*, 2014) montrent qu'après avoir dépassé 7 milliards d'habitants en 2012, la population mondiale pourrait atteindre 9,5 milliards en 2050, et près de 11 milliards en 2100. La majeure partie de cette croissance se ferait en Afrique subsaharienne, région où la transition démographique tarde à se mettre en place. La pression exercée par les populations humaines et leurs activités sur les écosystèmes risque donc de s'accroître encore.

Ces facteurs humains compliquent singulièrement la détermination de l'impact sur la biodiversité de la hausse d'environ 1 °C observée depuis 150 ans de la température moyenne de la basse atmosphère du globe et des altérations des régimes de précipitations. Pour les conséquences sur les sociétés humaines, la notion de climat planétaire, qu'on désigne souvent par l'anglicisme « climat global », n'a guère de sens, c'est le climat régional, variable d'une région à l'autre, qui importe.

Ainsi, pour les écosystèmes marins de la mer du Nord, il est difficile de discriminer les impacts du climat, de la surpêche, et des rejets de résidus et de polluants industriels dont certains, comme les oxydes d'azote (Passy *et al.*, 2013), constituent des éléments nutritifs pour le plancton. Cependant, l'absence d'interventions humaines directes dans certaines régions de la planète permet d'éviter cette complication dans l'interprétation. Ainsi, en seulement une quarantaine d'années, l'augmentation de près d'un degré Celsius de la température moyenne dans l'ouest de la Péninsule Antarctique a provoqué une diminution de la surface de la banquise, entraînant celle de la biomasse du krill antarctique, et la disparition d'environ 80 % de certaines populations de prédateurs marins. Mais l'augmentation de ces mêmes prédateurs dans l'est de l'Antarctique fait plus que compenser la diminution observée à l'Ouest de la Péninsule antarctique (Lynch *et al.*, 2014). En outre, le changement climatique ne fait pas que des perdants (Hoffmann *et al.*, 2011). Et pour reprendre l'exemple de l'ouest de la Péninsule Antarctique la population d'autres prédateurs marins croît (McClintock *et al.*, 2010). Enfin, il convient d'être prudent en constatant la diminution locale d'une espèce. Elle peut être la conséquence d'une émigration qui ne résulte pas d'un changement climatique et ne reflète pas la dynamique globale de l'espèce considérée (Cristofari *et al.*, 2016).

L'impact du CO₂ et du réchauffement

D'après la majorité des modèles utilisés pour simuler l'impact sur le climat des rejets de CO₂ dans l'atmosphère d'ici la fin du XXI^e siècle, l'augmentation de la température devrait se poursuivre et, en fonction des scénarios énergétiques et de l'incertitude sur la sensibilité de la température moyenne mondiale au taux de CO₂ dans l'atmosphère, atteindre entre 1,5 et 4,5 °C (Stocker *et al.*, 2013). De nombreuses incertitudes subsistent cependant. Des

modèles, minoritaires, proposent une sensibilité plus faible qui limiterait à 1°C environ l'augmentation ; d'autres au contraire avancent un réchauffement pouvant atteindre 6 °C.

Un changement climatique global de plusieurs degrés °C concernerait tous les compartiments du système Terre par ses impacts physiques directs comme le réchauffement des océans et des surfaces terrestres, la fonte des glaces, et la montée du niveau des océans. Il importe pour commencer de voir comment a évolué la biodiversité avec un réchauffement moyen d'un degré sur les 150 dernières années. Le changement climatique observé depuis le début du XX^e siècle affecte d'ores et déjà de manière discernable les écosystèmes et sociétés : modification du calendrier biologique et de la répartition de centaines d'espèces animales et végétales, installation permanente de vecteurs et pathogènes transportés par l'homme. Ainsi, le blanchissement des coraux, phénomène complexe et encore mal compris, est généralement attribué à l'augmentation de la température de la mer à laquelle s'ajoute une baisse régionale du pH liée à l'augmentation de la teneur en CO₂ dissous. De tels impacts, constatés en de multiples points de la planète, concernent la France métropolitaine et d'outre-mer (Massu *et al.*, 2011). Des observations récentes suggèrent cependant des reprises de certains de ces coraux. Par ailleurs, on sait qu'au cours des temps géologiques, des coraux ont vécu sous des atmosphères nettement plus chaudes et riches en CO₂ que l'actuelle (Pandolfi *et al.*, 2014).

1. Évaluer les effets du changement climatique sur la biodiversité

On a déjà pu constater un déplacement vers les pôles ou vers des altitudes plus élevées (Parmesan *et al.*, 2003) des animaux ou des plantes pour lesquels on dispose de suivis réguliers ou de campagnes d'observations répétées au cours du temps (insectes, végétaux, oiseaux, poissons...). La vitesse de ce déplacement est modulée par les capacités de migration propres à chaque espèce, et par diverses interactions avec les activités humaines, notamment la fragmentation des habitats qui tend à freiner la dispersion de nombreux organismes. Les insectes, directement sensibles à la température, et pour beaucoup d'entre eux, aptes à la dispersion, sont capables de suivre rapidement le déplacement de leur optimum climatique. En témoigne actuellement le déplacement vers le Nord de la processionnaire du Pin (Battisti *et al.*, 2005). À l'opposé les peuplements arborés seront parmi les plus lents à suivre le déplacement de leur niche climatique, avec des risques marqués de déséquilibre végétation-climat pour des décennies ou des siècles. Une augmentation de température de 1 °C correspond en France à un décalage des zones climatiques de près d'environ 200 km vers le nord. Sont affectés en premier lieu les milieux de haute altitude et de haute latitude rendus accessibles à des espèces venant de milieux plus tempérés et dotées de fortes capacités de dispersion (voir encadré). Ils peuvent donc induire une augmentation du nombre d'espèces dans ces régions tout en s'accompagnant d'une banalisation de la biodiversité du fait de l'arrivée d'espèces généralistes de milieu tempéré qui entrent en compétition avec les espèces spécialistes de ces milieux à forte contrainte climatique. Inversement, des espèces à faible capacité de dispersion sont exposées à des risques accrus d'extinction locale, voire globale. L'ampleur et la diversité de ces effets sur la distribution géographique des espèces dépendent étroitement des mécanismes de réponse des organismes et de leurs limites. La physiologie des espèces est modifiée principalement par l'augmentation des températures. En milieu aquatique, marin ou d'eau douce, les espèces les moins adaptées au déficit d'oxygène induit par l'augmentation des températures de l'eau sont les plus vulnérables. L'effet de la

température a été montré à de multiples reprises et pour de nombreuses espèces dans une grande variété de milieux comme responsable des modifications constatées du calendrier annuel du cycle de vie des organismes. Les dates de débourrement des feuilles des arbres, de floraison et des « blooms » d'algues sont en effet significativement avancées, et la durée de la saison de végétation s'est allongée (Thackeray *et al.*, 2016). Chez certaines espèces d'insectes, de poissons et d'oiseaux, les éclosions sont plus précoces ; les dates de migration sont décalées, avec une grande variabilité selon les situations. Cette variabilité de réponse des espèces a des conséquences complexes pour les écosystèmes, puisqu'elle induit dans certains cas une désynchronisation entre des espèces interdépendantes comme les plantes et leurs pollinisateurs, ou des oiseaux insectivores et leurs proies au moment où leur progéniture doit être en pleine croissance, ou inversement de nouvelles synchronies entre hôtes et parasites ou maladies, avec des impacts sensibles sur la production agricole et forestière. De telles évolutions ont à coup sûr toujours existé. Il serait cependant particulièrement intéressant de mieux connaître les variations de la biodiversité avec la latitude et l'altitude au cours du dernier cycle de glaciation-déglaciation.

Exemples des méthodes d'identification et de projection des effets du changement climatique sur la biodiversité

- Méthodes d'observation diachronique (observations faites en fonction du temps : dans ces méthodes, on analyse le déplacement d'espèces au cours du temps vers les latitudes ou les altitudes plus élevées, en corrélation avec la température. Ainsi, l'analyse de séries historiques de relevés forestiers montre une remontée en altitude des espèces de sous-bois qui est corrélée à la température (Lenoir *et al.*, 2008) ; de même pour des relevés botaniques répétés pour les hauts sommets des Alpes après 70 ans à un siècle (Rixen *et al.*, 2014; Walther *et al.*, 2005) et pour la remontée en latitude des papillons dans le nord de l'Europe et en Grande-Bretagne (Parmesan *et al.*, 1999) et d'insectes ravageurs des forêts tels que la processionnaire du pin ou la tordeuse du mélèze (Esper *et al.*, 2007). Les observations diachroniques permettent aussi d'établir la relation entre une variation du calendrier des plantes et des animaux et une augmentation de la température (Parmesan, 2007). De telles observations sont rarement disponibles au-delà du siècle. Il serait très utile de pouvoir évaluer de façon pluridisciplinaire l'ampleur de telles variations autour de l'optimum climatique du Moyen-Âge.

- Ces observations forment la base des modèles de répartition des espèces selon les paramètres climatiques, dits modèles de niche écologique (Elith *et al.*, 2009). Ces modèles permettent de projeter les enveloppes climatiques favorables à différentes espèces selon différents scénarios climatiques.

- La principale limite des méthodes diachroniques est la difficulté à démêler le signal climatique des effets des usages et de la gestion des sols. Les analyses diachroniques des limites altitudinales des arbres indiquent bien un effet significatif de l'augmentation des températures hivernales à l'échelle planétaire (Harsch *et al.*, 2009). Mais en Europe cette remontée résulte aussi de la recolonisation forestière après relâchement de la pression de

pâturage et de récolte de bois par taillis (Bodin *et al.*, 2013). En tout cas, l'amélioration des plantes nous a appris qu'une espèce de région chaude et subtropicale à l'origine comme le maïs a pu être implantée dans des zones tempérées ou fraîches. Songeons à l'importance des acclimatations d'espèces végétales et animales depuis le début de la révolution agricole il y a 10 000 ans environ.

- Les modèles de simulation basés sur la physiologie des arbres et sur la dynamique des peuplements suggèrent que l'augmentation de la productivité dans les forêts métropolitaines depuis 1950 est principalement attribuable aux changements de gestion et à la déposition atmosphérique d'azote (Bellassen *et al.*, 2011). Cependant une partie de cette augmentation semble également résulter de conditions de croissance plus propices, avec des températures moyennes plus clémentes et des saisons de végétation plus longues. Les expériences de simulation qui font varier les paramètres de forçage climatique ou atmosphérique (teneur en CO₂) et les usages des sols sous différents scénarios permettent d'explorer leurs interactions et de comparer les productions simulées aux observations historiques. L'augmentation de la production photosynthétique liée à l'augmentation de CO₂ dans l'atmosphère depuis le début de l'ère industrielle est estimée à 6 % (Nemani *et al.*, 2003).

- L'étude à relativement long terme (mais pour l'essentiel inférieure au siècle) des paramètres démographiques, comme le succès reproducteur et la survie, constitue un bon indicateur de l'impact des variations climatiques et des activités humaines sur les populations animales. Certaines études ont par exemple permis de mettre en évidence les effets du climat (Le Bohec *et al.*, 2008) ou de la pêche (Cury *et al.*, 2011) sur les populations d'oiseaux marins *via* leurs impacts sur leurs ressources alimentaires marines.

- Les expérimentations en milieu naturel de réchauffement, éventuellement combinées à la manipulation des précipitations (augmentation ou diminution), de la disponibilité en azote, de la pression partielle de CO₂ atmosphérique sont d'une importance capitale pour comprendre les mécanismes d'adaptation des écosystèmes aux différents paramètres du changement climatique et atmosphérique. Malheureusement, beaucoup de ces expérimentations n'ont pu encore être conduites que sur des temps courts (quelques années) : elles ne permettent donc pas à proprement parler d'en tirer des conclusions de nature climatique. Cependant, des expérimentations multi-sites sont en place en zone arctique depuis plus de 20 ans (Elmendorf *et al.*, 2012). Les trajectoires temporelles de paramètres tels que l'abondance des différentes espèces, leur calendrier biologique, la productivité primaire, la respiration du sol ou les concentrations en carbone des sols sont analysées et permettent une analyse d'ensemble des effets de la température et des précipitations (Wu *et al.*, 2011). Il faudrait pouvoir poursuivre de telles expérimentations dans de véritables laboratoires-observatoires sur des temps nettement plus longs.

La nécessité de considérer simultanément les différents types de changement environnementaux et leurs interactions, c'est-à-dire non seulement le changement climatique mais aussi la surexploitation des ressources, la fragmentation des paysages et l'augmentation des invasions par des espèces exotiques (Massu *et al.*, 2011) a conduit à la notion de « changement planétaire », exacte traduction de « global change ». Si le changement climatique est caractérisé par une vitesse élevée d'augmentation de la température et de la variabilité climatique inter- et intra-annuelle, il aura pour conséquence une contrainte supplémentaire à laquelle seront soumis des écosystèmes déjà perturbés et parfois en déséquilibre. Cela se traduira par une réduction accrue de leur biodiversité.

Un changement climatique, quel que soit son sens, entraîne des rétroactions positives et négatives, nombreuses et complexes. À terme, il ne conduit pas nécessairement à des écosystèmes dégradés. Les géologues observent que les périodes les plus chaudes et les plus riches en CO₂ ont en général été des périodes où la biodiversité était la plus élevée. Le problème essentiel à l'échelle de temps humaine est celui des transitions.

Les interventions anthropiques à venir devraient jouer un rôle décisif, que ce soit *via* les usages des sols ou par des réponses spécifiques au changement climatique telles que la gestion des essences forestières, la colonisation assistée ou la conservation de populations relictuelles. Les activités humaines ont cependant en général des impacts pour l'instant plutôt négatifs, en précipitant la dégradation de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes.

L'évolution du climat au cours du XX^e siècle a sans doute eu un impact significatif sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, en interaction avec l'impact majeur des actions humaines directes. Quelques exemples permettent d'illustrer la diversité de tels impacts directs déjà constatés, au-delà des changements d'aires de répartition évoqués plus haut. Pour ce qui concerne le fonctionnement des écosystèmes, les observations satellitaires montrent une augmentation de la productivité primaire terrestre globale, de 6 % sur la période 1982-1999 (Nemani *et al.*, 2003), avec cependant une forte variabilité à l'échelle régionale (Barros *et al.*, 2014). Inversement, les périodes de sécheresse telles que les années 2000 à 2009 conduisent à une réduction de la productivité primaire terrestre globale (Zhao *et al.*, 2010). Dans ces deux cas, il s'agit de périodes de 9 à 17 ans, un peu courtes pour être considérées comme caractéristiques de changements climatiques. Dans les écosystèmes aquatiques, on constate que la production primaire augmente dans les cours d'eau et les lacs d'altitude – la température y étant un facteur limitant – alors qu'elle diminue dans les cours d'eau de plaine et de moyenne montagne (Massu *et al.*, 2011). En milieu marin, un réchauffement renforce la stratification des eaux de surface, qui se mélangent moins avec les eaux plus profondes riches en nutriments, entraînant une diminution de la production primaire.

Certaines variations de biodiversité sont liées aux épisodes El Nino de l'océan Pacifique, qui ne sont pas l'expression d'un changement climatique global mais correspondent à une variabilité climatique interannuelle ; elles entraînent on le sait une forte variabilité de la productivité halieutique (Ñiquen *et al.*, 2004)). L'une des questions posées, par contre, est l'impact possible d'un changement global sur cette variabilité climatique (Chen *et al.*, 2016).

Malgré son importance qui pourrait a priori sembler limitée, le réchauffement climatique d'environ un degré Celsius observé au XX^e siècle affecte déjà tous les niveaux d'organisation écologiques, des populations animales et végétales aux écosystèmes, en se superposant à l'impact majeur des changements d'origine anthropique. L'ampleur et la diversité des conséquences sur les services que les sociétés humaines retirent des écosystèmes est donc l'une des principales questions que pose ce changement climatique.

La 21^e Conférence sur le changement climatique qui s'est réunie en décembre 2015 à Paris s'est essentiellement concentrée sur les moyens à mettre en œuvre pour limiter le réchauffement climatique. 2015 coïncidait également avec l'examen à mi-parcours de la Convention internationale sur la Biodiversité 2020 et de la Stratégie Nationale sur la Biodiversité. Cependant, l'interface entre la biodiversité et le changement climatique est insuffisamment prise en compte pour pouvoir recommander une politique environnementale cohérente et efficace (CSPNB, 2015). Dans un rapport de prospective, la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) a notamment rappelé la capacité du vivant à évoluer et donc la responsabilité forte que portent nos sociétés pour maintenir cette capacité (Roncè *et al.*, 2015).

C'est dans ce contexte que le Comité des sciences de l'environnement de l'Académie des sciences a souhaité publier un rapport permettant de mieux faire le lien entre problématiques climatiques et biodiversité. L'objet de ce rapport est donc de présenter de manière synthétique et pédagogique l'état des connaissances scientifiques sur les principaux mécanismes d'adaptation au changement climatique, l'adaptabilité des systèmes écologiques à différentes échelles et ses limites, et les conséquences pour la gestion des espaces. Il est conçu comme **une série de fiches illustrées** rédigées par des spécialistes et il est structuré en deux grandes parties. La **première partie** présente les mécanismes biologiques d'adaptation au changement climatique, en partant du niveau des organismes, des populations et des espèces, jusqu'à celui des communautés et des écosystèmes. Dans cette partie sont mobilisées des connaissances issues des recherches en écologie, en génétique et en physiologie sur les espèces végétales et animales, terrestres et aquatiques. La **deuxième partie** donne un bref aperçu de la manière dont les activités de gestion et d'exploitation des écosystèmes peuvent prendre en compte ces mécanismes biologiques pour d'une part minimiser les impacts du changement climatique sur la biodiversité, et d'autre part tirer le meilleur parti possible de l'adaptabilité du vivant pour diminuer la vulnérabilité des sociétés au changement climatique (Malhi *et al.*, 2014).

2. De l'observation des changements à la compréhension des mécanismes biologiques d'adaptation

Un défi majeur est donc d'améliorer notre compréhension des mécanismes biologiques qui déterminent la réponse des organismes et des écosystèmes au changement climatique, ainsi que les limites de cette réponse, et les implications pour la gestion des espaces et des espèces. Trois décennies de recherche scientifique ont permis de documenter, de manière de plus en plus précise et détaillée, les changements de répartition des espèces, de leur fonctionnement physiologique, phénologique et démographique, et de celui des écosystèmes, et d'imaginer des évolutions possibles selon les scénarios d'évolution climatique envisagés. Au-delà de ces constats, ces recherches ont permis de commencer à

construire les éléments de compréhension nécessaires à l'anticipation des effets des changements de l'environnement et du climat sur les écosystèmes naturels et gérés. Toute une série de processus contrôlent la survie et les modifications des organismes, des populations, et des écosystèmes en réponse aux changements de température, de précipitations et aux perturbations par des événements extrêmes... Ces processus sont des enchaînements de mécanismes : au niveau des organismes (mécanismes physiologiques, comportementaux, génétiques affectant la survie, la reproduction, et la dispersion des individus) ; au niveau des populations (mécanismes démographiques et évolutifs); au niveau d'interactions interspèces, et entre espèces et les paramètres physiques et chimiques de leur environnement. L'ensemble détermine *in fine* la composition des communautés.

On connaît de manière assez précise la façon dont les individus réagissent au niveau physiologique, biochimique et moléculaire à des conditions changeantes de leur environnement. De nombreux gènes sont activés ou réprimés par un changement environnemental, rendant ainsi compte de la plasticité phénotypique. Au niveau génomique, la biodiversité est mesurée par la présence ou l'absence de certains gènes, par des variations du nombre de copies de certaines séquences, des insertions/délétions de plus ou moins grandes tailles, des différences ponctuelles (polymorphisme d'un seul nucléotide). On sait ainsi qu'entre deux variétés d'une même espèce il y a des dizaines de milliers de différences, dont beaucoup sont neutres alors que d'autres vont conditionner la diversité phénotypique au sein de l'espèce et en particulier sa tolérance à une élévation de température. Malgré les progrès spectaculaires dans la compréhension des mécanismes moléculaires des réponses aux changements environnementaux et dans le séquençage des génomes, l'inventaire des gènes qui répondent à un changement environnemental quelconque, et en particulier à un changement climatique, et l'analyse de leur diversité génétique n'en sont qu'à leurs tout débuts. Ils constituent autant de pistes de recherche pour tenter de prédire ou d'améliorer les possibilités d'adaptation des individus et des populations. Au niveau de la population d'une espèce, si les conditions défavorables perdurent, les individus avec les génotypes les plus favorables seront sélectionnés. Sur des temps plus longs, variables selon la durée de génération, des mutations pourront apparaître et être sélectionnées. La variabilité génétique, individuelle et au sein des populations, est donc un facteur essentiel d'adaptabilité sur le long terme. Un autre aspect, sans doute également important d'une manière générale pour l'adaptation à plus long terme, est le rôle joué par les éléments transposables, qui correspondent à des séquences d'ADN endogènes capables de se déplacer et de se multiplier dans le génome. En effet, on commence à disposer de données qui montrent qu'une perturbation environnementale (stress thermique ou autre) est susceptible d'induire la mobilisation de certains de ces éléments. Il en résulte qu'ils peuvent modifier de façon importante la diversité génétique des individus au sein des populations et qu'ils peuvent altérer de façon négative ou positive le fonctionnement des gènes, ayant ainsi un impact sur l'adaptation de l'espèce en réponse à la perturbation environnementale. La découverte de ces aspects moléculaires est devenue possible du fait de l'essor spectaculaire de la génomique et a donné naissance à une nouvelle sous-discipline, la génomique environnementale. Il faut également signaler les mécanismes épigénétiques pouvant permettre l'adaptation : un bel exemple est celui des plantes qui requièrent une période de froid plus ou moins longue pour pouvoir fleurir. Ce processus, appelé vernalisation, est très largement de nature épigénétique. C'est probablement de tels mécanismes qui ont permis la

colonisation des très hautes latitudes par les plantes au cours des spectaculaires périodes de réchauffement dans l'histoire de la Terre.

En plus de ces mécanismes agissant au niveau individuel, il faut prendre en compte au niveau de l'écosystème les interactions avec les autres facteurs environnementaux et les interactions entre individus et entre espèces, comme la compétition et les interactions entre niveaux trophiques. Concernant les interactions avec d'autres facteurs environnementaux, la remontée des espèces en latitude, qui leur permet de trouver des températures plus adaptées à leur survie, s'accompagne par exemple d'un changement de la photopériode tout au long de l'année. Or la floraison de nombreuses plantes et la reproduction chez les animaux, notamment chez les oiseaux, sont en partie déterminées par la photopériode. Le succès d'une remontée d'une plante vers les pôles peut donc dépendre de la diversité génétique contrôlant la relation entre photopériode et floraison.

Différentes espèces et populations ont des optimums physiologiques qui conditionnent leurs niches écologiques. Tous les mécanismes d'adaptation physiologique et génétique que nous venons de discuter peuvent être très différents selon les espèces, tout comme les limites de ces mécanismes, par exemple dans le cas de l'adaptation de la biodiversité aux variations de température et à une variation de la pluviosité. C'est la combinaison de ces mécanismes individuels et populationnels qui est le premier déterminant des changements de distribution géographique. À la suite des extinctions locales, des dispersions d'individus, et des changements d'abondance de différentes espèces, des mécanismes de réorganisation en cascade des communautés plurispécifiques et multi-trophiques interviennent en second lieu au sein des écosystèmes. Ces mécanismes sont complexes et incomplètement compris. Ils peuvent être sensibles aux variations climatiques qui par exemple désynchronisent les phases de développement saisonnier entre espèces, mais aussi être associés à certaines caractéristiques fonctionnelles des espèces telles que leur morphologie florale pour la pollinisation. L'ensemble de ces mécanismes se traduit *in fine* par des modifications des cycles biogéochimiques en réponse aux effets directs de différents paramètres climatiques, et aussi aux effets de ces changements de biodiversité. Par exemple, le remplacement de communautés plantes-sol ayant un recyclage lent du carbone et des nutriments par des communautés ayant un recyclage plus rapide affecte directement les capacités de séquestration du carbone ou de régulation de la qualité des eaux par les écosystèmes. Les mécanismes d'adaptation de la biodiversité au changement climatique se déclinent donc à différentes échelles d'organisation de la biodiversité ; ils interagissent entre eux. En particulier lorsqu'ils permettent de tamponner les effets du changement climatique (Malhi *et al.*, 2014), ils interfèrent avec les mécanismes d'adaptation des sociétés. Les limites de cette adaptation biologique, et la possibilité de réponses inadaptées, conduisent à penser en termes d'adaptabilité plus ou moins forte des systèmes écologiques au changement climatique, notion nécessaire mais non suffisante, pour développer les priorités de gestion de la biodiversité et des écosystèmes.

Conclusion

Le phénomène majeur induit par une augmentation des températures étant le déplacement vers les pôles ou les altitudes plus élevées de l'aire occupée par chaque espèce végétale ou animale, il est important de considérer leurs capacités d'adaptation lorsqu'elles ne sont pas en mesure de se déplacer ; notamment sous l'effet de la fragmentation des

milieux. En fait, les capacités d'adaptation individuelle par plasticité (par exemple de la physiologie ou du calendrier de reproduction) et l'adaptation génétique (par sélection) au changement climatique varient fortement selon l'organisme considéré : les organismes les plus spécialisés et à la démographie la plus lente sont les moins capables de telles adaptations.

La diversité attendue des réponses des espèces aux différents paramètres du changement climatique induit une réponse disparate des communautés (assemblages d'espèces) et des processus de recomposition de ces communautés selon les caractéristiques de chacune des espèces et des nouvelles interactions entre elles. Ainsi, les proies disponibles pour des prédateurs insectivores peuvent ne plus être disponibles au moment optimal du cycle de reproduction, les ravageurs de certaines espèces peuvent progresser vers les pôles plus vite que les prédateurs susceptibles de les limiter, si bien que des assemblages d'espèces inédits verront le jour. Mais le système des interactions et rétroactions est si complexe que le signe des effets peut être inverse. De telles disparités sont d'ores et déjà bien documentées, et leur prise en compte est indispensable pour comprendre le futur des communautés selon différents scénarios de changement climatique.

Les changements climatiques affectent à diverses échelles de temps le fonctionnement des écosystèmes, par exemple le recyclage des nutriments ou la séquestration du carbone, les variations de la température et de l'humidité modifiant en premier lieu la vitesse des processus biologiques. Les nouveaux assemblages d'espèces pourront ensuite modifier ce fonctionnement s'ils comportent par exemple des espèces dont le métabolisme est plus rapide ou plus lent. Ainsi, la progression des espèces arbustives dans les toundras augmente déjà substantiellement la séquestration du carbone et ralentit le recyclage de l'azote dans leurs sols.

Sur la base des informations scientifiques collectées dans les fiches de ce rapport et des conclusions résumées à grands traits ci-dessus, nos recommandations portent sur la recherche scientifique et sur un réexamen de certains aspects des politiques environnementales.

Recommandations

(1) Observatoires de la biodiversité : la complexité des mécanismes et l'ampleur et la disparité des réponses au changement climatique exigent le développement d'observatoires de la biodiversité, et donc des ressources humaines et financières appropriées. Ce développement doit se faire en lien étroit avec la recherche fondamentale et la modélisation et être accompagné d'un effort de formation. Cet effort doit inclure un développement de compétences en taxonomie animale, végétale et microbiologique. En France, avec la richesse de la biodiversité des DOM-TOM et son statut de second responsable de la biodiversité des océans, ces compétences, à de très rares exceptions près comme le Muséum National d'Histoire Naturelle, relèvent maintenant de structures non professionnelles composées pour l'essentiel d'amateurs éclairés qui réalisent un travail

d'observation considérable. Il faut développer la recherche participative en renforçant la collaboration entre le monde académique et ce monde amateur afin de l'encadrer en l'aidant à valoriser les données scientifiques ainsi accumulées.

- (2) **Échelles de temps emboîtées** : il est capital de prendre en compte à la fois les observations récentes et actuelles, à l'échelle du siècle ou moins, et les observations à l'échelle du millénaire et au-delà. À cet effet, les interactions entre écologues, historiens, archéologues et géologues doivent être renforcées.
- (3) **Modélisation** : le développement de scénarios de biodiversité s'appuyant sur les observations exige un effort accru de modélisation des dynamiques des écosystèmes, y compris les écosystèmes agricoles et urbains.
- (4) **Sciences de l'Homme et de la Société et éducation** : Pour faciliter l'adaptation des sociétés aux réponses de la biodiversité aux changements climatiques, l'apport des Sciences de l'Homme et de la Société et le développement d'une « éducation appropriée à un développement durable » sont indispensables.
- (5) **Santé humaine, animale et végétale** : face à l'amplification des pathologies émergentes qu'induisent le réchauffement climatique déjà avéré d'un degré Celsius et le développement mondial des transports, le rapprochement des recherches de santé publique et d'écologie des pathogènes et des vecteurs doit être accéléré et amplifié.
- (6) **Politiques agroforestières** : le glissement des aires bioclimatiques, et la tendance des ceintures de végétation du globe à suivre ces changements avec retard doivent amener à un réexamen approfondi des politiques agricoles et forestières. Pour l'agriculture, les problèmes principaux sont le besoin de développement de variétés adaptées, le déplacement attendu de l'aire de répartition des pollinisateurs et des ravageurs, et l'adaptation au climat de cultures pérennes comme la vigne. Pour les forêts, la « migration assistée » par plantation d'essences adaptées permettrait de limiter les risques de dépérissement forestier, dépérissement inévitablement accompagné d'un risque d'augmentation des incendies de forêt.
- (7) **Gestion de l'environnement** : l'interaction des effets potentiels des changements climatiques sur la biodiversité avec d'autres facteurs, et les risques d'effets de seuils sur certains services écosystémiques, exigent des interventions pour limiter ces facteurs : quotas de pêche, aires marines protégées, poursuite du développement de la trame verte et bleue facilitant la dispersion des organismes... les efforts de protection doivent porter en particulier sur les espèces les plus fragiles : les espèces spécialisées, peu plastiques, à démographie lente, mégafaune (grands mammifères et reptiles terrestres et marins, grands rapaces et oiseaux de mer...) et sur les écosystèmes les plus sensibles (zones humides, milieu marin, points chauds de la biodiversité, notamment les DOM-TOM...).

Références bibliographiques

- Barros V. R. et Field C. B. (2014). *Climate change 2014: impacts, adaptation and vulnerability. Part B: Regional aspects*: Cambridge University Press.
- Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A., Roques, A. et Larsson S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, **15** (6): 2084-2096.
- Bellassen V., Viovy N., Luysaert S., Le Maire G., Schelhaas M. J. et Ciais P. (2011). Reconstruction and attribution of the carbon sink of European forests between 1950 and 2000. *Global Change Biology*, **17** (11): 3274-3292.
- Bodin J., Badeau V., Bruno E., Cluzeau C., Moisselin J. M., Walther G. R. et Dupouey J. L. (2013). Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, **24** (2): 269-283.
- Chen W., Lee J. Y., Ha K. J., Yun K. S., et Lu R. Y. (2016). Intensification of the western north pacific anticyclone response to the short decaying El Nino event due to greenhouse warming. *Journal of Climate*, **29** (10): 3607-3627.
- Cristofari R., Bertorelle G., Ancel A., Benazzo A., Le Maho Y., Ponganis P. J., Stenseth N. C., Trathan P. N., Whittington J. D., Zanetti E., Zitterbart D. P., Le Bohec C. et Trucchi E. (2016). Full circumpolar migration ensures evolutionary unity in the Emperor penguin. *Nature Communications*, **7**: 11842.
- CSPNB. (2015). *Avis du CSPNB sur la biodiversité et l'adaptation au changement climatique*. Retrieved from url: <http://www.developpement-durable.gouv.fr/sites/default/files/CSPNB%20201510.pdf>.
- Cury P. M., Boyd I. L., Bonhommeau S., Anker-Nilssen T., Crawford R. J. M., Furness R. W., Mills J. A., Murphy E. J., Osterblom H., Paleczny M., Piatt J. F., Roux J. P., Shannon L., et Sydeman W. J. (2011). Global seabird response to forage fish depletion-one-third for the birds. *Science*, **334** (6063): 1703-1706.
- Davis B. A. S., Brewer S., Stevenson A. C., Guiot J., & Contributors, D. (2003). The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews*, **22** (15-17): 1701-1716.
- Diamond J. M. (2005). *Collapse: How societies choose to fail of succeed*: London, Viking Press.
- Elith J. et Leathwick J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **40**: 677-697.
- Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D., Bjork R. G., Bjorkman A. D., Callaghan T. V., Collier L. S., Cooper E. J., Cornelissen J. H. C., Day T. A., Fosaa A. M., Gould W. A., Gretarsdottir J., Harte J., Hermanutz L., Hik D. S., Hofgaard A., Jarrad F., Jonsdottir I. S., Keuper F., Klanderud K., Klein J. A., Koh S., Kudo G., Lang S. I., Loewen V., May J. L., Mercado J., Michelsen A., Molau U., Myers-Smith I. H., Oberbauer S. F., Pieper S., Post E., Rixen C., Robinson C. H., Schmidt N. M., Shaver G. R., Stenstrom A., Tolvanen A., Totland O., Troxler T., Wahren C. H., Webber P. J., Welker J. M. et Wookey P. A. (2012). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, **15** (2): 164-175.

- Esper J., Buntgen U., Frank D. C., Nievergelt D. et Liebhönd A. (2007). 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274** (1610): 671-679.
- Gerland P., Raftery A. E., Sevcikova H., Li N., Gu D. A., Spoorenberg T., Alkema L., Fosdick B. K., Chunn J., Lalic N., Bay G., Buettner T., Heilig G. K. et Wilmoth J. (2014). World population stabilization unlikely this century. *Science*, **346** (6206): 234-237.
- Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S. et Duncan R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, **12** (10): 1040-1049.
- Hoffmann A. A. et Sgro C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, **470** (7335): 479-485.
- Le Bohec C., Durant J. M., Gauthier-Clerc M., Stenseth N. C., Park Y. H., Pradel R., Gremillet D., Gendner J. P. et Le Maho Y. (2008). King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105** (7): 2493-2497.
- Leadley P., Proenca V., Fernandez-Manjarres J., Pereira H. M., Alkemade R., Biggs R., Bruley E., Cheung W., Cooper D., Figueiredo J., Gilman E., Guenette S., Hurtt G., Mbow C., Oberdorff T., Revenga C., Scharlemann J. P. W., Scholes R., Smith M. S., Sumaila U. R. et Walpole M. (2014). Interacting Regional-Scale Regime Shifts for Biodiversity and Ecosystem Services. *Bioscience*, **64** (8): 665-679.
- Lenoir J., Gegout J. C., Marquet P. A., de Ruffray P. et Brisse H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320** (5884): 1768-1771.
- Lynch H. J. et LaRue M. A. (2014). First global census of the Adélie Penguin. *The Auk*, **131** (4) : 457-466.
- Malhi Y., Gardner T. A., Goldsmith G. R., Silman M. R. et Zelazowski, P. (2014). Tropical forests in the anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, **39**: 125-159.
- Massu et Landmann G. (2011). *Connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité en France métropolitaine, synthèse de la bibliographie*: ECOFOR.
- Maxwell S., Fuller R. A., Brooks T. M. et Watson J. E. M. (2016). The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, **536** (7615): 143-145.
- McClintock J. B., Silva-Rodriguez P. et Fraser W. R. (2010). Southerly breeding in gentoo penguins for the eastern Antarctic Peninsula: further evidence for unprecedented climate-change. *Antarctic Science*, **22** (3): 285-286.
- Nemani R. R., Keeling C. D., Hashimoto H., Jolly W. M., Piper S. C., Tucker C. J., Myneni R. B. et Running, S. W. (2003). Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, **300** (5625) : 1560-1563.
- Ñiquen M. et Bouchon, M. (2004). Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, **51** (6-9) : 563-574.
- Pandolfi J. M. et Kiessling, W. (2014). Gaining insights from past reefs to inform understanding of coral reef response to global climate change. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **7**: 52-58.

- Parmesan C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13** (9): 1860-1872.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J. K., Thomas C. D., Descimon H., Huntley B., Kaila L., Kullberg J., Tammaru T., Tennent W. J., Thomas J. A. et Warren M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399** (6736): 579-583.
- Parmesan C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421** (6918): 37-42.
- Passy P., Gypens N., Billen G., Garnier J., Thieu V., Rousseau V., Callens J., Parent J. Y. et Lancelot C. (2013). A-model reconstruction of riverine nutrient fluxes and eutrophication in the Belgian Coastal Zone since 1984. *Journal of Marine Systems*, **128**: 106-122.
- Rixen C., Wipf S., Frei E. et Stöckli V. (2014). Faster, higher, more? Past, present and future dynamics of alpine and arctic flora under climate change. *Alpine Botany*, **124** (2): 77-79.
- Ronce O. et Pelegrin, F. (2015). *Réponses et adaptations aux changements globaux: quels enjeux pour la recherche sur la biodiversité ?* Retrieved from url: http://www.fondationbiodiversite.fr/images/documents/Prospective/prospective-adaptations-changements-globaux_web.pdf.
- Stocker T. F. et Qin D. (2013). *Climate change 2013: the physical science basis*: Cambridge University Press.
- Thackeray S. J., Henrys P. A., Hemming D., Bell J. R., Botham M. S., Burthe S., Helaouet P., Johns D. G., Jones I. D., Leech D. I., Mackay E. B., Massimino D., Atkinson S., Bacon P. J., Brereton T. M., Carvalho L., Clutton-Brock T. H., Duck C., Edwards M., Elliott J. M., Hall S. J. G., Harrington R., Pearce-Higgins J. W., Hoyer T. T., Kruuk L. E. B., Pemberton J. M., Sparks T. H., Thompson P. M., White I., Winfield I. J. et Wanless S. (2016). Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, **535** (7611): 241-U294.
- Walther G. R., Beissner S. et Burga C. A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, **16** (5): 541-548.
- Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O. et Bairlein F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416** (6879): 389-395.
- Wu Z. T., Dijkstra P., Koch G. W., Penuelas J. et Hungate B. A. (2011). Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, **17** (2): 927-942.
- Zhao M. S. et Running S. W. (2010). Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, **329** (5994): 940-943.

Composition du Comité des sciences de l'environnement

Président

Jean-Claude Duplessy Membre de l'Académie – Directeur de recherche émérite au CNRS

Membres

Jean-Claude André Correspondant de l'Académie des sciences – Ancien directeur du Centre européen de recherche et de formation avancée en calcul scientifique

Édouard Bard Membre de l'Académie des sciences – Professeur au Collège de France

Jacques Blamont Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université Pierre-et-Marie-Curie

René Blanchet Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université Nice-Sophia Antipolis

André Capron Membre de l'Académie des sciences – Directeur honoraire de l'Institut Pasteur de Lille

Anny Cazenave Membre de l'Académie des sciences – Chercheur au Centre national d'études spatiales

Marie-Lise Chanin Correspondant de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS

Michel Combarrous Correspondant de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université de Bordeaux

Vincent Courtillot Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université Denis Diderot et à l'Institut de physique du Globe de Paris

Henri Décamps Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS

Michel Delseny Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS

Christian Dumas Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'École normale supérieure de Lyon

Anne Fagot-Largeault Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite au Collège de France

François Gros Secrétaire perpétuel honoraire de l'Académie des sciences – Professeur honoraire au Collège de France et à l'Institut Pasteur

Philippe Janvier Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS

Henri Korn	Membre de l'Académie des sciences – Professeur honoraire à l'Institut Pasteur et directeur de recherche émérite à l'Inserm
Patrick Lavelle	Correspondant de l'Académie des sciences – Professeur à l'université Pierre-et-Marie-Curie – Directeur du Laboratoire d'écologie des sols tropicaux
Sandra Lavorel	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche au CNRS
Jean-Dominique Lebreton	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS
Yvon Le Maho	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche au CNRS
Michel Le Moal	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université de Bordeaux
Jean-Louis Le Mouél	Membre de l'Académie des sciences – Physicien à l'institut de physique du Globe de Paris
Henri Leridon	Correspondant de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite à l'institut national d'études démographiques
Hervé Le Treut	Membre de l'Académie des sciences – Professeur à l'université Pierre-et-Marie-Curie – Directeur de l'institut Pierre-Simon-Laplace
Henry de Lumley	Correspondant de l'Académie des sciences – Directeur de l'institut de paléontologie
Daniel Mansuy	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS
Ghislain de Marsily	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université Pierre-et-Marie-Curie et à l'École nationale supérieure des mines de Paris
Bernard Meunier	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche au CNRS, membre du conseil d'administration de Palumed
Dominique Meyer	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à la faculté de médecine de l'université Paris-Sud Orsay
Georges Pédro	Correspondant de l'Académie de sciences – Directeur de recherche émérite à l'Inra – Secrétaire perpétuelle honoraire de l'Académie d'agriculture de France
Georges Pelletier	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite à l'Inra

Michel Petit	Correspondant de l'Académie des sciences – Président du conseil d'administration de l'institut océanographique, Fondation Albert 1 ^{er} , Prince de Monaco
Jean-Loup Puget	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche au CNRS
Philippe Sansonetti	Membre de l'Académie des sciences – Professeur à l'Institut Pasteur et au Collège de France
Maxime Schwartz	Correspondant de l'Académie des sciences – Ancien directeur de recherche au CNRS – Professeur honoraire à l'Institut Pasteur et Directeur général honoraire de l'Institut Pasteur
Philippe Taquet	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite au Muséum national d'histoire naturelle
Roger Temam	Membre de l'Académie des sciences – Professeur à l'Indiana University
Alain-Jacques Valleron	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université Pierre-et-Marie-Curie

Composition de la commission de relecture finale

Jean-Claude Duplessy	Membre de l'Académie – Directeur de recherche émérite au CNRS
Christian Dumas	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'École normale supérieure de Lyon
Sandra Lavorel	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche au CNRS
Jean-Dominique Lebreton	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS
Vincent Courtillot	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université DenisDiderot et à l'Institut de physique du Globe de Paris
Yvon Le Maho	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche au CNRS
Philippe Janvier	Membre de l'Académie des sciences – Directeur de recherche émérite au CNRS
Ghislain de Marsily	Membre de l'Académie des sciences – Professeur émérite à l'université Pierre-et-Marie-Curie et à l'École nationale supérieure des mines de Paris

Coordination éditoriale : Jean-Yves Chapron, directeur du service des publications de l'Académie des sciences, assisté de Joëlle Fanon.

Fiches thématiques

PARTIE I

Les mécanismes biologiques d'adaptation aux changements climatiques

1. Individu

1. Adaptations physiologiques chez les vertébrés – *Frédéric Angelier* p. 27
2. Mécanismes d'adaptation des plantes aux changements climatiques – *François Tardieu* p. 31
3. Mécanismes moléculaires d'adaptation aux changements climatiques : impacts de la génomique – *Michel Delseny* p. 35
4. Organismes du sol – *Jean-Luc Chotte* p. 41
5. Plasticité phénotypique – *Anne Charmantier* p. 45
6. Adaptations des insectes au changement climatique – *Jérôme Casas et Sylvain Pincebourde* p. 53

2. Populations et échelle de temps

1. Réponses adaptatives au changement climatique – *Ophélie Ronce* p. 59
2. Mécanismes démographiques et génétiques – *Denis Couvet et Franck Courchamp* p. 63
3. Déplacement d'aire de répartition – *Isabelle Chuine* p. 69
4. Les fluctuations de la biodiversité dans le « temps long » : méthodes d'estimation et impact des climats – *Philippe Janvier* p. 73

3. Écosystèmes

1. Mécanismes de réassemblage des communautés terrestres – *Wilfried Thuiller* p. 79
2. Mécanismes d'adaptation au niveau des écosystèmes marins – Réorganisation fonctionnelle des assemblages d'espèces et événements extrêmes – *David Mouillot* p. 83
3. Adaptation du fonctionnement des écosystèmes terrestres – *Sandra Lavorel* p. 87
4. La biodiversité des écosystèmes dulçaquicoles et le changement climatique – *Daniel Gerdeaux* p. 93
5. Les récifs coralliens peuvent-ils s'adapter au changement global ? – *Denis Allemand* p. 99
6. Mangrove, pressions anthropiques et climatiques – *François Fromard et Antoine Gardel* p. 105
7. Apport de la métagénomique pour évaluer la capacité d'adaptation du microbiote du sol aux changements environnementaux, notamment climatiques – *Pascal Simonet* p. 111

PARTIE II

Les activités de gestion et d'exploitation des écosystèmes

4. Atténuation

1. Atténuation du changement climatique par les écosystèmes terrestres –
Nicolas Viovy p. 119
2. Mécanismes d'atténuation du changement climatique par les processus biologiques
– *Christophe Rabouille, Laurent Bopp et Marion Gehlen* p. 123

5. Exploitation et gestion

1. Adaptation au changement climatique de l'agriculture – *Jean-François Soussana* p. 127
2. Gérer la biodiversité des sols pour améliorer la résilience des agrosystèmes et leur adaptation au changement climatique – *Patrick Lavelle* p. 131
3. L'approche écosystémique des pêches pour s'adapter à l'impact du changement climatique et de la surpêche en milieu marin – *Philippe Cury* p. 135
4. Gestion des forêts tempérées, changement climatique et biodiversité –
Jean-Luc Dupouey p. 139
5. Agrobiodiversité, sélection locale, hybridation intra et interspécifique pour l'adaptation aux changements globaux – *Yves Vigouroux* p. 143

6. Adaptation sociale

1. Gérer les écosystèmes forestiers tropicaux dans un climat changeant –
Bruno Locatelli, Jérôme Chave et Emmanuel Torquebiau p. 149
2. Adaptation des sociétés au changement climatique *via* la biodiversité et les services écosystémiques marins et côtiers – *Harold Levrel* p. 155

PARTIE I

Les mécanismes biologiques d'adaptation aux changements climatiques

- | | |
|-----------------------|--------------|
| 1. Individu | p. 27 |
| 2. Populations | p. 59 |
| 3. Écosystèmes | p. 79 |

Fiche 1.1. **Adaptations physiologiques chez les vertébrés**

Frédéric Angelier

Les adaptations physiologiques des vertébrés regroupent l'ensemble des mécanismes fonctionnels (fonctions métaboliques, endocrines et immunitaires) qui permettent à ces organismes de réaliser les étapes fondamentales de leur vie dans un environnement changeant. Ces adaptations jouent donc un rôle central dans la capacité des vertébrés à s'adapter aux changements climatiques.

Description du mécanisme

La richesse des écosystèmes dépend fortement des conditions climatiques qui déterminent l'énergie disponible, et de manière plus générale, le contexte environnemental dans lequel les vertébrés évoluent (Currie, 1991). Par leur impact majeur sur ce contexte environnemental, les changements climatiques affectent l'abondance et la diversité des systèmes biologiques (Kerr, 1999). Malgré cet effet global, tous les vertébrés ne semblent pas égaux face aux changements climatiques : certaines espèces s'adaptent à ces changements via une modification rapide de leurs stratégies de reproduction, migration et hivernage tandis que d'autres ne semblent pas disposer d'une telle capacité (Thomas *et al.*, 2004). La première réponse des vertébrés à des modifications de leur environnement consiste généralement en des comportements de fuite et de mise à l'abri, qui affecteront la distribution des espèces et populations. Cependant, ce type de réponse n'est pas toujours possible et la capacité d'adaptation des espèces de vertébrés aux changements climatiques implique également plusieurs mécanismes, tels que la plasticité phénotypique et la microévolution (inhérente à la variabilité génétique). Il est évident que les espèces diffèrent fortement dans leur capacité d'ajustement à ces changements et afin de mieux prédire leur devenir, il est essentiel de comprendre quelles caractéristiques fonctionnelles (ectothermes vs endothermes*) améliorent ou limitent cette capacité d'adaptation (Visser, 2008).

Chez les vertébrés, la réponse fonctionnelle aux changements environnementaux (énergie) est régie par des mécanismes physiologiques centraux (métabolisme, Seebacher et Franklin, 2012). Ces mécanismes activent et inhibent d'autres composantes comportementales et physiologiques (par exemple comportements sexuels) et orchestrent donc les stratégies que les organismes adoptent pour s'ajuster à ces modifications environnementales (effort reproducteur, prise de risque face à la prédation, Ricklefs et Wikelski, 2002). Ces mécanismes multiples regroupent entre autres les régulations métaboliques (métabolisme de base, protéines de choc thermique, fonctionnement mitochondriale, etc.), endocrines (hormones de stress, hormones thyroïdiennes, hormones sexuelle, etc.) et immunitaires (immunités innée et acquise, réponse immunitaire humorale et cellulaire, etc.). Leur étude prend tout son sens lorsque sont identifiées les contraintes majeures (températures extrêmes, sécheresse, famine, épidémie, etc.) liées aux

*À la différence des endothermes qui maintiennent leur température interne quasi constante à l'aide de processus métaboliques, les ectothermes ont une température interne beaucoup plus fluctuante et qui dépend directement de la température du milieu.

changements climatiques. En cas de modification environnementale, ces mécanismes orientent les ressources disponibles (temps, énergie) vers certaines fonctions (survie, défenses immunitaires) au détriment d'autres (reproduction, croissance). Leur activation engendre donc logiquement des bénéfices mais également des coûts pour l'organisme (Ricklefs et Wikelski, 2002). Par exemple, en cas de diminution des ressources alimentaires, la sécrétion rapide de glucocorticoïdes permet non seulement la mobilisation rapide des réserves énergétiques, mais également l'activation des comportements de recherche alimentaire et d'économie d'énergie. Cette sécrétion hormonale est néanmoins associée à une réduction importante des capacités immunitaires et à une augmentation de la production de radicaux libres (stress oxydant).

Pour chaque espèce, le fonctionnement de ces mécanismes a été sélectionné au cours de l'évolution, permettant une optimisation des performances des vertébrés dans une gamme donnée de conditions environnementales (Ricklefs et Wikelski, 2002). Or, les changements climatiques affectent les conditions environnementales auxquelles les vertébrés sont confrontés (température, précipitations, compétition et risque de prédation). Par conséquent, ces mécanismes physiologiques, initialement bénéfiques pour les organismes, peuvent s'avérer inadaptés aux nouvelles gammes de conditions environnementales engendrées par les changements climatiques (Angelier et Wingfield, 2013). Dans ce contexte, la capacité des vertébrés à s'ajuster aux changements climatiques dépend de la rigidité de ces mécanismes, de leur capacité à évoluer rapidement et donc de la variabilité génétique présente au sein d'une espèce et/ou d'une population (figure), et bien entendu de leur seuil limite d'adaptation.

Les mécanismes physiologiques peuvent s'ajuster aux nouvelles conditions induites par les changements climatiques grâce à des processus évolutifs qui sélectionneront les individus d'une population disposant d'une physiologie adaptée aux nouvelles conditions (« micro-évolution »). Des ajustements physiologiques individuels (« plasticité phénotypique ») et/ou des processus transgénérationnels peuvent également adapter la physiologie des individus et/ou de leurs descendants aux nouvelles conditions environnementales.

L'écophysiologie fournit ainsi des éléments fonctionnels cruciaux pour comprendre la capacité d'adaptation des vertébrés aux changements climatiques (Pörtner et Farrell, 2008). Il est donc nécessaire d'intégrer cette composante physiologique dans les modèles démographiques futurs afin de mieux prédire l'évolution des populations de vertébrés.

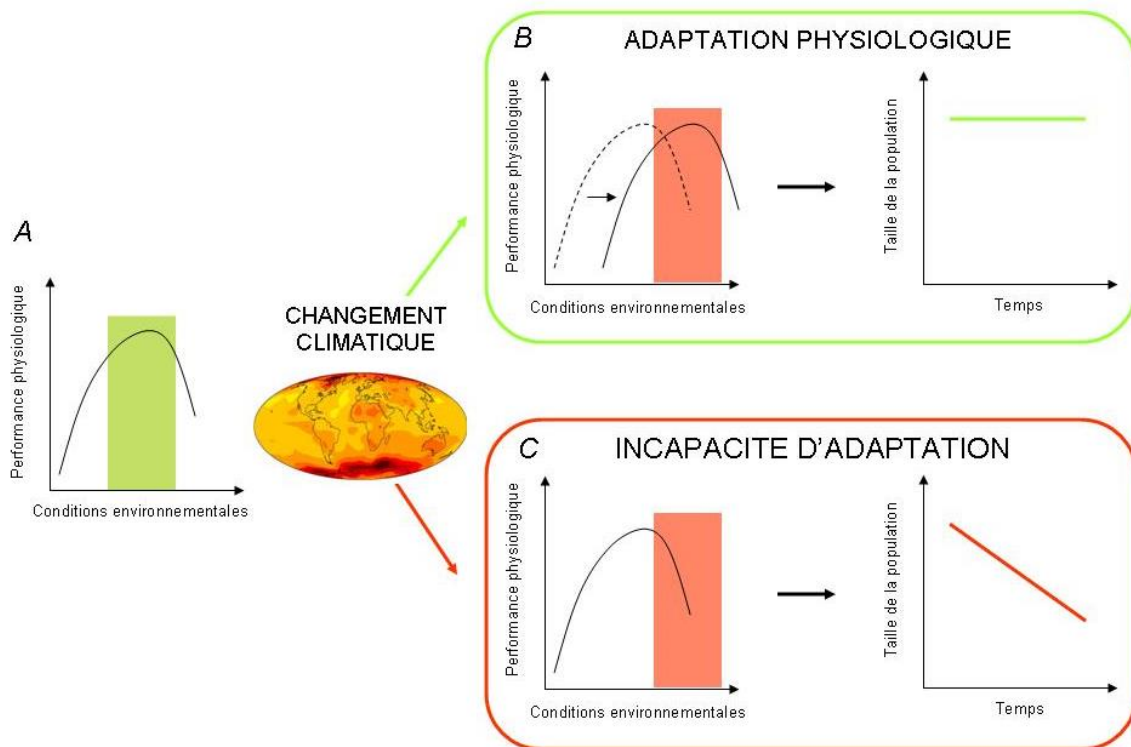


Figure – Les grandes fonctions physiologiques des vertébrés sont adaptées afin d’optimiser leurs performances pour une gamme donnée de conditions environnementales, représentée ici en vert (A). En réponse aux changements climatiques, la capacité des vertébrés à ajuster leur physiologie aux nouvelles gammes de conditions environnementales induites par les changements climatiques (représentées en rouge) peut déterminer le maintien (B) ou l’extinction (C) des populations.

Incertitudes : limites des connaissances sur ce mécanisme

Bien que ces mécanismes physiologiques déterminent la capacité d’adaptation fonctionnelle des vertébrés, certaines incertitudes persistent quant à leur pouvoir prédictif. Ces incertitudes découlent principalement de la multitude et de la complexité des mécanismes physiologiques potentiellement impliqués dans cette capacité d’adaptation. Un très grand nombre d’études physiologiques s’est focalisé sur des modèles de laboratoires et a ainsi fourni des éléments importants sur la régulation et les actions de ces principaux systèmes physiologiques. Cependant, ces mécanismes ont plus rarement été étudiés chez les animaux sauvages pour lesquels chaque espèce est confrontée à des situations particulières. Par conséquent, nous disposons à l’heure actuelle de relativement peu d’information sur leur plasticité, et leur prise aux processus micro-évolutifs. À ma connaissance, aucune étude n’a encore généralisé l’utilisation de paramètres physiologiques « clés », tels que les régulations métaboliques, endocrines ou immunitaires, pour prédire de manière robuste la réponse de populations de vertébrés à des changements climatiques à venir. Il est donc nécessaire d’améliorer notre connaissance dans ce domaine afin de mieux prédire la capacité d’adaptation des vertébrés aux changements climatiques.

Exemple de l’adaptation métabolique des vertébrés ectothermes aux changements climatiques (température)

Dans le contexte actuel des changements climatiques, les températures moyennes annuelles augmentent de manière importante et ce phénomène devrait s’accélérer dans les décennies à venir. Pour les ectothermes aquatiques, tels que les poissons, cette

augmentation des températures risque d'impacter directement le fonctionnement métabolique (taux métabolique de base et dépenses énergétiques associées) et par conséquent les performances (croissance, reproduction, survie). Le fonctionnement métabolique est en effet soumis à la sélection naturelle et, pour chaque espèce ou population, présente un optimum d'efficacité pour une gamme donnée de température (Eliason *et al.*, 2012). En modifiant rapidement les températures auxquelles sont confrontés ces vertébrés, le changement climatique risque donc d'engendrer un fonctionnement métabolique inadapté (dépenses énergétiques trop importantes pour les capacités cardiaques et respiratoires des poissons, Pörtner et Knust, 2007), avec des conséquences néfastes sur la croissance ou la survie de ces ectothermes (Neuheimer *et al.*, 2011). Le défi pour les années à venir est de comprendre si la capacité d'ajustement métabolique des populations de vertébrés ectothermes sera suffisamment rapide pour leur permettre de faire face aux changements climatiques à venir (Pörtner et Farrell, 2008).

Références bibliographiques

- Angelier et Wingfield (2013). Importance of the glucocorticoid stress response in a changing world: theory, hypotheses and perspectives. *General and Comparative Endocrinology*, **190**: 118-128.
- Currie (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *American Naturalist*, **137**: 27-49.
- Eliason *et al.* (2012). Difference in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science*, **332**: 109-112
- Kerr (1999). Weak links: 'Rapoport's rule and large-scale species richness patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **8**: 47-54.
- Neuheimer *et al.* (2011). Tolerance limit for fish growth exceeded by warming waters. *Nature Climate Change*, **1**: 110-113.
- Pörtner et Knust (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, **305**: 95-97.
- Pörtner et Farrell (2008). Physiology and climate change. *Science*, **322**: 690-692
- Ricklefs et Wikelski (2002). The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 462-468.
- Seebacher et Franklin (2012). Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **367** : 1607-1614.
- Thomas *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**: 145-148.
- Visser, (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**: 649-659.

Frédéric Angelier

Chargé de recherche CNRS

frederic.angelier@cebc.cnrs.fr

Fiche 1.2

Mécanismes d'adaptation des plantes aux changements climatiques

François Tardieu

Les plantes dépendent plus directement de leur environnement que les animaux, en particulier pour les variables affectées par le changement climatique comme la température, la disponibilité en eau du sol et la teneur en CO₂ de l'air : (i) Le flux d'eau qui traverse une plante chaque jour représente 20 à 200 % de son contenu en eau (contre 1-2 % chez l'homme) et peut varier de 1 à 5 en fonction du rayonnement solaire et de la sécheresse de l'air. (ii) La température des plantes peut varier chaque jour de dizaines de degrés, suivant le rayonnement (qui réchauffe la plante) et la transpiration (qui la rafraîchit) (Amigues *et al.*, 2006). (iii) La photosynthèse dépend du rayonnement et de la teneur en CO₂ de l'air, mais aussi de la transpiration : les caractères qui réduisent la transpiration (économie d'eau) réduisent aussi la photosynthèse (moindre biomasse) (Blum, 2009 ; Tardieu, 2012). ***C'est donc en termes d'optimisation entre des processus largement contradictoires que se pose l'adaptation des plantes au changement climatique :***

- *Optimisation du cycle végétatif.* Chez les plantes annuelles, la durée du cycle va de quelques semaines à un an suivant les espèces, avec une forte variabilité génétique à l'intérieur de chaque espèce. Plus le cycle est court et placé hors de périodes à forte probabilité de stress hydrique ou thermique, moins les plants risquent un stress. L'inconvénient est qu'un cycle court diminue aussi la photosynthèse cumulée, donc ce que les plantes produisent pendant leur cycle (Amigues *et al.*, 2006). Cet aspect est particulièrement bien connu dans le cas d'espèces cultivées comme le riz, le maïs ou le soja, qui ont été adaptées sous différentes latitudes.
- *Optimisation des échanges « eau - gaz carbonique ».* Les feuilles portent des milliers d'ouvertures submillimétriques, les stomates, qui se ferment quand la plante est en déficit hydrique avec un contrôle à la fois hydro-passif et hormonal (Brodrigg et MacAdam, 2011). Ces stomates permettent aussi l'entrée de gaz carbonique pour la photosynthèse. Il s'agit donc d'un échange « eau contre carbone », avec des stratégies soit dépensières (favorisant la croissance au prix d'un risque de stress hydrique), soit conservatrices (favorisant la survie au dépens de la croissance). Les espèces diffèrent quant à leurs stratégies, et une large variabilité génétique existe à l'intérieur de chaque espèce (Tardieu, 2012).
- *Optimisation du rapport « reproduction/production ».* L'avortement après la floraison est un mécanisme adaptatif permettant de produire des grains moins nombreux mais viables en cas de conditions défavorables. Cependant, il est une des causes majeures de perte de rendement chez les espèces agronomiques, avec une forte variabilité génétique. Un fort avortement est souvent considéré comme favorable par les agriculteurs en milieux très secs (Australie), et défavorable en milieux modérément secs (France).
- *Optimisation de l'architecture de la plante.* Une plante d'une même espèce, et souvent d'un même génotype, peut avoir une architecture allant d'une seule tige à

un buisson, avec des surfaces foliaires et un système racinaire variant de 1 à 4 suivant les conditions environnementales. Une augmentation de surface foliaire augmente la photosynthèse cumulée, mais aussi la consommation d'eau et de nutriments. Un système racinaire développé permet une meilleure absorption mais a pour inconvénient un fort coût en carbone qui peut compromettre le développement d'autres organes (en particulier les grains). Ces réponses ont une forte variabilité génétique à l'intérieur de chaque espèce, suivant les origines géographiques des variétés (Tardieu, 2012).

La sélection naturelle a abouti à des optimisations différentes entre lieux en fonction des conditions les plus fréquentes dans un lieu donné. Un comportement trop « dépensier » mène à la mort de la plante et à l'interruption de sa lignée en cas de stress sévère. Avec un comportement trop conservateur, les plantes sont dominées lorsque les conditions ne sont pas extrêmes.

La sélection par les agriculteurs puis par la génétique a amené à des comportements de plus en plus « dépensiers », avec des cycles plus longs, des surfaces foliaires plus élevées, un système racinaire plus réduit (pour beaucoup d'espèces) et une fréquence plus limitée d'avortements en cas de stress. Des recherches plus récentes mettent en jeu les optimisations présentées ci-dessus afin de maintenir le progrès des rendements avec une moindre consommation d'intrants.

Ces optimisations mettent en jeu des processus physiologiques qui coordonnent le fonctionnement de tous les organes de la plante, avec des variabilités génétiques contrastées entre processus. Ces processus sont de mieux en mieux compris grâce aux progrès de la physiologie et de la génétique.

- *Coordination entre transpiration et absorption d'eau par les racines.* Les flux d'eau entrant dans les cellules (en particulier racinaires) sont contrôlés par des canaux membranaires, en particulier les aquaporines dont l'activité est couplée à la transpiration et à l'horloge interne de la plante (Chaumont et Tyerman, 2014). Ceci permet des ajustements fins, et explique probablement une partie importante de la variabilité génétique de la réponse de la croissance au déficit hydrique (Caldeira et al., 2014).
- *Coordination des réponses à la température.* Les processus du développement (division cellulaire, élongation, émission d'organes...) ont une réponse coordonnée à la température avec une température optimale différente entre espèces, sans variabilité génétique notable à l'intérieur d'une espèce (Parent et Tardieu, 2012). La génétique a amélioré le comportement des espèces cultivées aux températures extrêmes et continuera à le faire, mais changer l'optimum de température d'une espèce requiert la reprogrammation des processus du développement, qui a pris des millions d'années d'évolution.

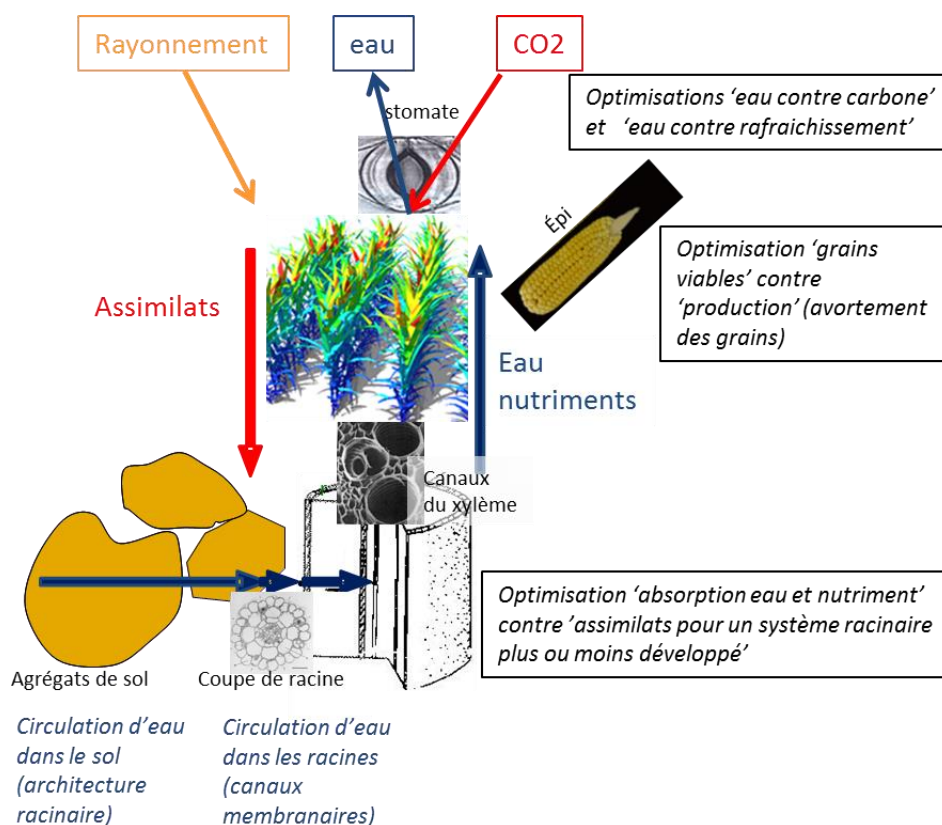


Figure – Principaux échanges et optimisations de processus dans la plante (rectangles noirs à droite) associés aux transports d'eau (bleu) et d'assimilats et de CO₂ (rouge).

La recherche d'une « résistance » fondée sur quelques gènes clés est donc illusoire. L'enjeu est de mieux prendre en charge les optimisations et coordinations décrites ici pour améliorer la tolérance des plantes aux changements climatiques. C'est en effet l'ensemble des adaptations locales qui peut devenir obsolète avec le changement climatique dans un milieu donné. La rapidité des changements et la fragmentation des paysages peuvent empêcher la migration des espèces sauvages vers des milieux qui leur deviennent mieux adaptés. En milieu agricole, les choix de variétés et de techniques culturales (dates et densités de semis) les génotypes actuels tendent à devenir inadaptés aux nouveaux contextes climatiques (Brisson *et al.*, 2010 ; Lobell *et al.*, 2014). Les incertitudes concernant les tendances à long terme et la variabilité interannuelle sont telles qu'elles imposent de (i) conserver des ressources génétiques naturelles, sources d'adaptation des espèces sauvages et agricoles pour les milieux futurs, (ii) identifier par analyses génétiques les formes de gènes (allèles) qui permettent aux plantes de s'adapter à de nouveaux milieux (iii) développer des modèles numériques permettant de prévoir quels caractères et quels allèles sont susceptibles de permettre l'adaptation aux conditions futures.

Limites des connaissances sur le sujet

Si les processus de base associés aux différents processus décrits ici commencent à être bien connus, les mécanismes de leurs réponses aux conditions environnementales, et surtout les contrôles génétiques de ces réponses le sont beaucoup moins. De même, les connaissances manquent sur la coordination entre mécanismes à l'échelle d'une plante ou d'un couvert, et la variabilité génétique de ces coordinations. La baisse considérable des

coûts de séquençage donne maintenant accès à la variabilité génétique moléculaire d'un nombre croissant d'espèces, en particulier de grande culture. Il faut maintenant pleinement exploiter cette diversité en la reliant à des caractères phénotypiques permettant aux plantes de produire plus malgré le changement climatique. Malgré le caractère contraint des réponses des plantes au climat, la recherche a donc des armes pour contribuer au défi de la sécurité alimentaire dans un contexte de conditions climatiques changeantes.

Les rendements des principales espèces cultivées ont rapidement progressé, de l'ordre de 1-2 % par an chez beaucoup d'espèces depuis les années 1940 (blé, maïs, riz, colza), y compris en conditions sèches chez le maïs. La sélection génomique, qui optimise la recombinaison de milliers de gènes, permet de poursuivre ce progrès. La recherche systématique d'allèles d'adaptation dans chacune des espèces et des espèces apparentées a permis l'identification de sources de résistances à des maladies ou à des stress particuliers (par exemple, un allèle de nanisme a permis la « révolution verte », un allèle de résistance à la submersion prolongée améliore considérablement les rendements du riz en Asie du sud). La transgénése offre de larges possibilités pour « reprogrammer » les plantes dans le contexte des optimisations présentées ci-dessus, en permettant l'expression de gènes dans des organes particuliers en fonction de contextes climatiques particuliers.

Références bibliographiques

Amigues J. P. *et al.* (2006). Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. *Expertise scientifique collective*. (INRA).

Blum A. (2009). Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crop Res.*, **112**: 119-123.

Brisson N., Gate P., Gouache D. *et al.* (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe ? A comprehensive data analysis for France. *Field Crop Res.*, **119**: 201-212.

Brodribb T. J. et McAdam S. A. M. (2011). Passive Origins of Stomatal Control in Vascular Plants. *Science*, **331**: 582-585, doi:10.1126/science.1197985.

Caldeira C., Jeanguenin L., Chaumont F. et Tardieu F. (2014). Circadian rhythms of hydraulic conductance and growth are enhanced by drought and improve plant performance. *Nat. Communications*, **5**: 5365, doi:10.1038/ncomms6365.

Chaumont F. et Tyerman S. D. (2014). Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations. *J. Plant Physiol.*, **164**: 1600-1618.

Lobell D. B. *et al.* (2014). Greater Sensitivity to Drought Accompanies Maize Yield Increase in the US Midwest. *Science*, **344**: 516-519, doi:10.1126/science.1251423.

Parent B. et Tardieu F. (2012). Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytol.*, **194**: 760-774

Tardieu F. (2012). Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *J. Exp. Bot.*, **63**: 25-31.

François Tardieu

INRA – LEPSE Montpellier

francois.tardieu@supagro.inra.fr

Fiche 1.3

Mécanismes moléculaires d'adaptation aux changements climatiques : impacts de la génomique

Michel Delseny

Les plantes sont constamment soumises à des aléas climatiques : variations de température, variations de l'ensoleillement, variations de l'hygrométrie... De nombreuses études, sur quelques espèces modèles, montrent que la plupart de ces plantes sont capables sur des périodes courtes de s'adapter à ces fluctuations, si elles restent dans certaines limites. Les mécanismes physiologiques et moléculaires qui permettent ces adaptations sont en partie élucidés et peuvent servir de point de départ pour prédire comment la biodiversité végétale pourrait s'adapter à un changement climatique durable. Comme souligné dans la fiche « Mécanismes d'adaptation aux changements climatiques » les mécanismes physiologiques sont largement contradictoires. L'essor de la génomique, au cours des vingt dernières années, a ainsi ouvert la voie à la découverte des mécanismes moléculaires d'adaptation et à l'analyse de leur variabilité génétique au sein des populations.

Mécanismes moléculaires d'adaptation aux changements environnementaux

Les mécanismes moléculaires d'adaptation aux changements environnementaux ont été étudiés selon plusieurs approches. La première a simplement consisté à imposer un stress (de quelques heures à quelques jours) à des plantes (soja, maïs, tomate, Arabidopsis, ...) en conditions de laboratoire, et à observer ce qui change dans leur composition en métabolites, en protéines ou en acides nucléiques. Très vite, il a été observé que différents types de protéines étaient induits par le stress, souvent de façon réversible. Ces nouvelles protéines ont souvent pu être corrélées à la capacité d'adaptation de la plante. D'abord limitée aux quelques ARNm responsables de la biosynthèse de ces protéines de stress, l'analyse de ces fluctuations est maintenant étendue à l'ensemble des ARNm (le transcriptome) présents dans un organe, un tissu ou une cellule donnée. Cependant, cette approche ne permet pas de distinguer les causes des conséquences, ni de déterminer ce qui est réellement important et ce qui l'est moins. Des approches d'ordre génétique ont alors été utilisées : elles ont à la fois consisté à isoler des mutants chez des plantes modèles et à identifier des variétés cultivées qui avaient des réponses contrastées à un stress déterminé, puis à les croiser et à déterminer comment la réponse au stress se distribuait dans la descendance. Grâce au génotypage des descendants on a pu ainsi repérer des zones chromosomiques qui sont responsables de la réponse au stress étudié. Ces zones sont appelées QTL (Quantitative Trait Loci). Les progrès de la génomique ont permis d'identifier les gènes sous-jacents aux QTL les plus importants, et ainsi, de déterminer quels sont les gènes majeurs qui jouent un rôle clé dans la réponse, favorable ou défavorable, à un stress donné. Maintenant, il n'est même plus nécessaire de réaliser des croisements : si l'on dispose de populations représentatives de la diversité des réponses, il est possible de séquencer l'ADN de ces populations et

d'associer des variants du génome avec le trait analysé et ainsi identifier le ou les gènes responsables. Les mutants permettent d'identifier plus rapidement des facteurs responsables de la réponse au changement et d'établir une hiérarchie dans leur mode d'action.

Le schéma général qui émerge de toutes ces études est que la perception du changement provoque l'activation d'une cascade de produits (H₂O₂, Ca⁺⁺, ...) et de protéines de signalisation (pour l'essentiel des protéines kinases et des protéines phosphatases), qui vont activer quelques facteurs de transcription qui vont à leur tour induire les protéines de défense et d'adaptation au stress (Nakashima *et al.*, 2014).

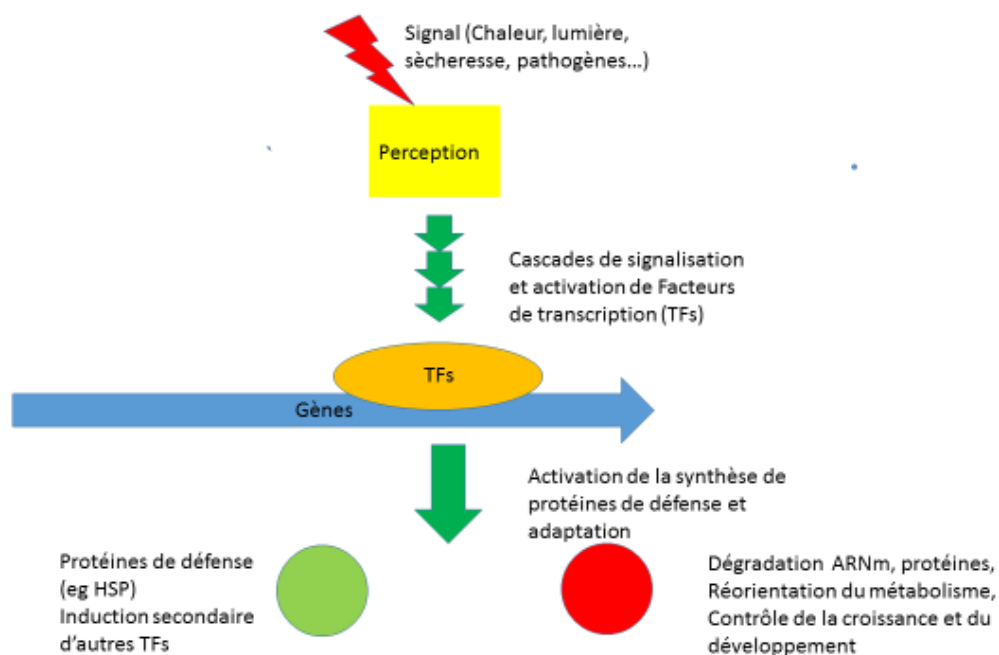


Figure – Schéma général de la réponse à un stress environnemental. Pour simplifier la présentation, une seule cascade de signalisation et un seul facteur de transcription ont été représentés. La situation réelle est évidemment beaucoup plus complexe, avec des interactions entre voies de signalisation, et des effets rétroactifs des protéines de défense et d'adaptation sur les facteurs de transcription et les voies de signalisation.

Selon les types de stress, les réponses sont plus ou moins complexes et peuvent impliquer des mécanismes hormonaux et différentes cascades de signalisation. Ces réponses moléculaires à court terme sont relativement bien connues. Elles sont le plus souvent conservées d'une espèce à l'autre, avec des variantes qui portent sur le nombre de copies des différents gènes, leur séquence, l'activité des diverses protéines et l'intensité globale de la réponse. Après ces réponses précoces, des réponses plus générales vont moduler les grandes fonctions physiologiques comme la croissance, la photosynthèse ou la reproduction. Cette connaissance donne accès, maintenant que des centaines de génomes de plantes ont été déterminés et que des milliers d'autres vont l'être dans les prochaines années, à une description détaillée de la biodiversité liée à la réponse aux stress (Clauw *et al.*, 2016). Selon

l'importance de cette diversité génétique, il devrait être possible de prédire si une espèce sera capable, ou non de s'adapter à un changement durable de ses conditions de vie. L'adaptation sur le long terme se fera alors par la sélection des combinaisons d'allèles les plus favorables au sein de la population et la sélection de nouvelles mutations.

L'exemple de la réponse au stress thermique

Le dispositif expérimental le plus souvent utilisé consiste en une exposition de quelques heures à une température de l'ordre de 35 à 40 °C, alors que la température ambiante habituelle est de 20 à 30 °C. Il permet de révéler une plasticité phénotypique importante. Les différentes plantes présentent une tolérance basale à ces variations de température, variable selon les espèces et au sein d'une même espèce, avec le plus souvent un seuil à ne pas dépasser au risque de tuer la plante. Cette tolérance peut se traduire par une altération de la croissance, une réduction de l'activité photosynthétique, une floraison précoce et/ou des perturbations du système immunitaire. Un premier choc thermique procure une adaptation et une tolérance à une seconde variation de température qui peut être plus élevée et plus longue que la première. C'est ce que l'on appelle une thermo-tolérance acquise (Charng *et al.*, 2006). Les plantes montrent aussi des capacités de récupération variables et il faut distinguer les effets à court terme des effets à long terme, davantage représentatifs d'une réelle thermo-tolérance. En réponse à un choc thermique, on observe très généralement la synthèse de protéines de choc thermique, les HSP (Heat shock Proteins), bien conservées d'une espèce à l'autre. Plusieurs de ces protéines sont présentes à un niveau basal dans les cellules, mais leur synthèse est activée par une élévation de température. Certaines sont aussi conservées chez les animaux. Elles fonctionnent comme des chaperones, c'est-à-dire des protéines facilitatrices du repliement des protéines (Haslbeck et Vierling, 2015). Elles limitent ainsi la dénaturation des protéines par la chaleur et/ou contribuent à leur donner une structure telle que les protéines incorrectement repliées seront éliminées par la machinerie de dégradation des protéines. Leur synthèse est induite par des facteurs de transcription, les Heat Shock Factors (HSF). Ces HSFs sont normalement inactifs et ils sont activés par une cascade de signalisation. Ils reconnaissent des éléments de séquence (HSE ou Heat Shock Element) dans les promoteurs des gènes qu'ils doivent activer (Ohama *et al.*, 2016). Ils sont également bien conservés d'une espèce à l'autre. Comme pour les différentes HSPs, il y a, selon les espèces, un nombre variable de gènes pour chaque type de facteur. Ces facteurs se répartissent en différentes classes qui ciblent des sous-ensembles distincts de gènes à activer. L'analyse des ARNm à la suite d'un choc thermique a montré une réorganisation très rapide du transcriptome et une dégradation d'environ 25 % des ARNm préexistants (Merret *et al.*, 2013). L'analyse fonctionnelle des gènes régulés négativement ou positivement lors d'un choc thermique, à l'aide de mutants ou par ingénierie génétique permet d'évaluer le rôle de chacun d'eux et de déterminer lesquels contribuent à une meilleure thermo-tolérance (Charng *et al.*, 2006, Lin *et al.*, 2014, Ohama *et al.*, 2016). Des QTL de thermo-tolérance ont également été identifiés chez différentes espèces. Ainsi, chez le riz africain, particulièrement tolérant à la chaleur, le QTL *TT1* (pour *Thermo-Tolerance 1*) a été associé à un variant du gène d'une sous-unité du protéasome, le complexe en charge de la dégradation des protéines. Le transfert de ce gène au riz asiatique lui confère une meilleure tolérance thermique et le survol de 150 variétés de riz asiatique a révélé l'existence de plusieurs autres allèles de ce gène corrélés à différents niveaux de thermo-tolérance (Li *et al.*, 2015).

Limites

Si certains mécanismes commencent à être bien connus au niveau moléculaire, nos connaissances demeurent cependant encore très limitées. Seules quelques espèces ont été étudiées et avec des schémas expérimentaux qui sont loin de représenter la complexité de la réalité : limitation du stress à quelques heures, isolement artificiel du choc indépendamment de tout autre phénomène (ainsi le stress thermique s'accompagne le plus souvent dans la nature d'une irradiation lumineuse intense et d'un important déficit hydrique du sol), absence quasi-totale d'études sur la durée et la répétition des événements... La diversité génétique au niveau moléculaire commence à peine à être révélée. Ces études portent particulièrement sur quelques espèces cultivées pour lesquels les données existent, mais ne sont pas encore véritablement exploitées du point de vue de l'adaptation de la biodiversité aux aléas climatiques. Au-delà de cette variabilité génétique, qu'en est-il de la variabilité épigénétique, c'est-à-dire qui ne porte pas sur la séquence de l'ADN, mais sur ses modifications par méthylation ou sur sa configuration au sein de la chromatine ? Celle-ci est sans doute importante, comme le suggèrent des études récentes (Crisp *et al.*, 2016), et contribue à un effet mémoire qui peut se révéler important pour les mécanismes d'adaptation. Un autre facteur, trop peu étudié, concerne d'éventuels remaniements du génome liés à la mobilisation d'éléments transposables (Cavrak *et al.*, 2014), dont on sait qu'ils constituent un facteur majeur de la diversité génétique entre génomes d'une même espèce.

Cependant, quelles que soient les limites actuelles, la conclusion est qu'à partir de l'observation de la physiologie des réponses, de la distribution des espèces en fonction des gradients thermiques ou hygrométriques et de la diversité génétique moléculaire, il existe probablement, pour la majorité des espèces une importante capacité d'adaptation aux changements climatiques. Ce potentiel se manifeste tant au niveau de la plasticité phénotypique des individus que de la possibilité de sélectionner des populations mieux adaptées à partir du réservoir génétique de l'espèce. Cependant, ce potentiel n'est sans doute pas infini.

Quelques recommandations et recherches prioritaires :

Poursuivre l'analyse physiologique et moléculaire de la réponse aux stress liés au changement climatique : en particulier en favorisant les études sur la durée, la combinaison de stress et la répétition qui sont plus représentatives des situations réelles que les cas de laboratoire analysés jusqu'à présent.

Exploiter les ressources génomiques actuelles et en créer de nouvelles pour inventorier et analyser la biodiversité des gènes sensibles aux variations environnementales.

Développer la génomique environnementale en particulier dans les situations d'interactions entre individus d'un écosystème (par exemple, le microbiome associé à la plante change-t-il au cours d'une fluctuation climatique ? comment la relation hôte-pathogène est-elle affectée par un changement climatique...)

Développer l'étude des effets épigénétiques des fluctuations environnementales.

Références bibliographiques

- Nakashima K., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. (2014). The transcriptional regulatory network in the drought response and its cross-talk in abiotic stress response including drought, cold and heat. *Front Plant Sci.*, **5**: 170. Doi :10.3389/fpls.2014.00170
- Clauw P., Coppens F., Korte A., Herman D, Slabbinck B., Dhondt S., Van Daele T., De Milde L., Vermeersch M., Maleux K., Maere S., Gonzalez N., Inzé D. (2016). Leaf Growth Response to Mild Drought: Natural Variation in Arabidopsis Sheds Light on Trait Architecture. *The Plant Cell*, **28**: 2417-2434.
- Charng Y. Y., Liu H C., Liu N. Y., Hsu C. C., Ko S. S. (2006). Arabidopsis Hsa32, a novel heat shock protein is essential for acquired tolerance during long recovery after acclimation. *Plant Physiol.*, **140**: 1297-1301.
- Haslbeck M., Vierling E. (2015). [A first line of stress defense: small heat shock proteins and their function in protein homeostasis.](#) *J. Mol. Biol.*, **427**: 1537-1548. doi: 10.1016/j.jmb.2015.02.002.
- Ohama N., Kusakabe K., Mizoi J., Zhao H., Kidokoro S., Koizumi S., Takahashi F., Ishida T., Yanagisawa S., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. (2016). The transcriptional cascade in the heat stress response of Arabidopsis is strictly regulated at the level of transcription factor expression. *Plant Cell.*, **28**: 181-201.
- Merret R., Descombin J., Juan Y. T., Favory J. J., Carpentier M. C., Chaparro C., Charng Y. Y., Deragon J. M., Bousquet-Antonelli C. (2013). [XRN4 and LARP1 are required for a heat-triggered mRNA decay pathway involved in plant acclimation and survival during thermal stress.](#) *Cell Rep.*, **5**: 1279-1293. doi: 10.1016/j.celrep.2013.11.019.
- Lin Y. P., Lee T. Y., Tanaka A., Charng Y.Y (2014). Analysis of an Arabidopsis heat sensitive mutant reveals that chlorophyll synthase is involved in reutilization of chlorophyllide during chlorophyll turnover. *Plant J.*, **80**: 14-26.
- Li XM., Chao DY., Wu Y., Huang X., Chen K., Cui L.G., Su L., Ye W. W., Chen H., Chen H. C., Dong N. Q., Guo T., Shi M., Feng Q., Zhang P., Han B., Shan J. X., Gao J. P., Lin H. X. (2015). Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermo-tolerance and adaptation of African rice. *Nature Genetics*, **47**(7): 827-833.
- Crisp P. A., Ganguly D., Eichten S. R., Borevitz J. O. and Pogson B. J. (2016). Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Sci Adv.*, **2**: 1501340 ; doi: 10.1126/sciadv.1501340.
- Cavrak V. V., Lettner N., Jamge S., Kosarewicz A., Bayer L. M., Scheid O. M. (2014). How a retrotransposon exploits the plant's heat stress response for its activation. *PLoS Genet.*, **10**(1): e1004115. doi:10.1371/journal.pgen.1004115.

Michel Delseny

Membre de l'Académie des sciences

Laboratoire Génome et développement des plantes

delseny@univ-perp.fr

Fiche 1.4

Organismes du sol

Jean-Luc Chotte

Le sol héberge une très grande diversité d'organismes qui établissent entre eux des relations complexes et variées. Peu de données scientifiques permettent d'apprécier les processus évolutifs de ces organismes face aux changements climatiques passés. En revanche ces organismes sont capables de s'acclimater, en modifiant leur métabolisme face à de nouvelles et temporaires conditions de leur environnement. Savoir si cette capacité d'acclimatation décrite pour des changements graduels permettra aux organismes des sols de s'adapter à des changements rapides est une question d'actualité.

Diversité des organismes du sol et réseaux d'interactions

Le sol est un milieu compact, où la diffusion de l'air et de l'eau est lente, où les ressources (feuilles et racines mortes) sont riches en composés peu appétants et/ou difficiles à décomposer et où les conditions d'humidité peuvent rapidement varier entre sécheresse ou saturation. Dans un tel milieu les organismes du sol établissent entre eux des relations multi-trophiques qui assurent en grande partie leur survie. Ces relations comme la prédation (un nématode qui consomme une bactérie ou un champignon) sont essentielles au recyclage des éléments nutritifs (azote, phosphore,...) pour les plantes. Ces relations s'établissent entre des organismes de taille et de fonctions très différentes :

- les bactéries et les champignons, de taille inférieure à 100 μm , sont le groupe le plus abondant et le plus divers (près de 10 000 espèces différentes par gramme de sol). Ils sont particulièrement abondants à proximité des racines des plantes (rhizosphère). Pour certains, ils contractent avec ces racines une relation symbiotique, la plante fournissant les métabolites carbonés aux microorganismes qui en « retour » fournissent aux plantes des nutriments (P, N, ..) ;
- les organismes de la microfaune (taille < 100 μm) sont représentés par plusieurs milliers d'espèces, principalement représentées par des nématodes et des protozoaires. Ils ont des régimes trophiques très divers comme par exemple les nématodes qui peuvent être phyto-parasites des plantes, consommateurs de bactéries, de champignons ou de débris organiques ;
- les acariens, collemboles, enchytréides sont les organismes les plus abondants de la mésofaune (taille est comprise en 100 μm et 2mm). Certains colonisent le sol d'autres les litières. Ces animaux sont herbivores, bactériovores, fongivores ou consommateurs de débris organiques ;
- la macrofaune (taille > 2mm) est composée de décomposeurs, de prédateurs, d'herbivores. Vers de terre, fourmis termites sont considérés comme des ingénieurs de l'écosystème du fait de leur impact sur les activités des autres organismes du sol.

Acclimatation, plasticité phénotypique et adaptation aux changements climatiques

Dans les sols ce sont les changements de température de l'air et du sol, du régime pluviométrique (abondance, fréquences des pluies) ou de pression partielle en CO₂ qui vont pousser les communautés à changer. Plusieurs processus interviennent à des échelles de temps différentes pour faire face à des changements environnementaux.

L'adaptation est un processus évolutif qui permet à partir d'un trait ou d'un ensemble de trait spécifique de l'individu d'améliorer la valeur sélective et reproductive de cet un individu. C'est un processus irréversible inscrit dans le patrimoine génétique de l'espèce. Il existe très peu de données permettant de comparer la diversité actuelle des organismes de la macrofaune, de la mésofaune, de la microfaune et/ou des bactéries et des champignons à la diversité de ces groupes il y a plusieurs décennies. Il existe encore moins d'étude permettant au cours du temps d'apprécier l'abondance relative de ces groupes dans un sol et l'impact de ces changements de diversité sur les relations trophiques qui s'exercent entre ces groupes.

Parmi ces rares études, l'une, conduite par l'Institut de botanique de Montpellier, concerne la diversité fongique. Elle montre qu'en l'espace de 170 ans les espèces de champignons décomposeurs et mutualistes ont retardé leur fructification de deux semaines au cours d'une période où le climat a également changé (distribution des pluies et température).

L'acclimatation est une forme d'adaptation qui s'installe plus rapidement et surtout qui n'affecte pas le génotype. Elle se définit comme un changement physiologique, anatomique, biochimique de l'individu au cours de son cycle de vie, lorsque celui-ci est exposé à un nouvel environnement. Ces modifications sont réversibles. La majorité des études concernant l'acclimatation des communautés microbiennes du sol se sont intéressées à la fonction de respiration hétérotrophe. Par des approches expérimentales, ces travaux ont mis en évidence les impacts des principaux facteurs des changements climatiques (pCO₂, humidité du sol, température) sur la diversité, l'abondance des microorganismes et leur métabolisme respiratoire lors des phases d'exposition de ces microorganismes à ces facteurs (voir encadré «le degré jour chez les microorganismes hétérotrophes»). Ces modifications sont soit directes, les microorganismes sont directement impactés par les facteurs de l'environnement, soit indirectes par des modifications de disponibilité de leur substrat ; solubilisation et diffusion de substrats améliorées par une augmentation de température modérée ou au contraire ralenties en période de sécheresse. Les impacts sur le plus long terme (arrêt de l'exposition, répétition de l'exposition) sont très faiblement documentés.

La plasticité phénotypique décrit la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en fonction de changements de l'environnement. Cette capacité est souvent considérée comme une étape du processus d'adaptation.

Le degré jour chez les communautés microbiennes hétérotrophes du sol

Au-delà de 35 °C, aucun modèle ne s'accorde sur l'impact des températures sur la respiration hétérotrophe des communautés microbiennes des sols. Lors d'une expérience originale, conduite en condition de laboratoire, la théorie du degré-jour traditionnellement utilisé en agronomie pour calculer l'accumulation de chaleur nécessaire au développement d'une plante ou des insectes a été appliquée sur la respiration des microorganismes du sol. Pour des températures d'exposition inférieure à 50 °C, le nombre de degré-jour et la disponibilité du substrat conditionne l'activité des communautés microbiennes. Pour des températures supérieures, la relation n'est plus linéaire, on constate un accroissement de la respiration durant les premiers instants de l'exposition à ces hautes températures alors que la biomasse microbienne décroît. Un travail complémentaire sur des stress thermiques de 60 °C pendant quelques heures indique que les communautés qui résistent à ce stress s'adaptent à des modifications ponctuelles de l'environnement par des modifications de leur métabolisme.

Besoins de recherche

Dans un milieu organisé comme le sol, filtre majeur pour les organismes, et dans lequel ces organismes établissent des relations multi-trophiques essentielles pour eux mais aussi pour les services rendus par le sol dans les agroécosystèmes, les connaissances sur les processus d'adaptation des communautés sont partielles. Elles ne concernent que certains groupes de ce réseau et sont souvent étudiés isolément. Il semble néanmoins important de maintenir chaque chaînon de ce réseau multi-trophique au risque de perturber les fonctions majeures comme le recyclage des nutriments et du carbone. Ces connaissances doivent nous permettre d'anticiper le point de bascule (ou point de non-retour) au-delà duquel les efforts nécessaires pour permettre au sol d'assurer ses fonctions seront vains. On sait par exemple que la répétition de cultures entraîne une baisse des réserves organiques des sols ainsi qu'une baisse de l'abondance et de la diversité de l'ensemble des organismes du sol. Les impacts sur le fonctionnement biologique du sol sont en revanche peu renseignés. Un exemple en milieu tropical révèle que les communautés microbiennes d'un sol sableux cultivé ou en jachère face à un stress thermique retrouvent en quelques heures la même activité respiratoire. En revanche les communautés qui ont survécu dans ces deux sols ne sont plus les mêmes que celle d'avant le stress. Connaître à quel niveau de stress, les communautés microbiennes seront capables de s'acclimater et anticiper au-delà de quel seuil de ressources organiques, les communautés seront plus en mesure d'assurer leurs fonctions sont des enjeux majeurs pour la gestion des sols cultivés.

Jean-Luc Chotte

Directeur de recherche IRD

UMR 210 Écologie fonctionnelle et biogéochimie des sols et des agro-écosystèmes

Jean-luc.chotte@ird.fr

Fiche 1.5

Plasticité phénotypique

Anne Charmantier

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire des phénotypes différents dans différents environnements.

Description du mécanisme

La plasticité phénotypique recouvre la variation de caractères morphologiques et de performances (physiologique, reproductrice, comportementale...) pour un génotype donné. Dans le cas des changements climatiques, la plasticité phénotypique peut permettre aux individus de s'accommoder immédiatement de changements dans leurs conditions de vie, avec cependant un degré d'ajustement qui varie éminemment selon l'espèce considérée et son habitat. Elle peut se bien sûr se répéter de génération en génération, ses effets se cumulant alors avec une éventuelle sélection naturelle modifiant la composition génétique de la population en réponse au changement environnemental considéré.

- De nombreuses études au cours des dernières décennies suggèrent que **la plasticité phénotypique joue un rôle important dans la réponse des êtres vivants aux perturbations** telles que le changement climatique. Un rôle fort et général de la plasticité dans des décalages du calendrier du cycle de vie (« phénologie ») en réponse au changement climatique a été démontré chez les poissons, les oiseaux, les mammifères et les plantes (Merilä et Hendry, 2014). La température est un déterminant majeur du développement de l'organisme chez les ectothermes, c'est-à-dire les organismes dont la température interne suit celle du milieu, et il n'est pas surprenant que les insectes aient également montré des changements importants de leur phénologie et de leur distribution.
- La plasticité explique aussi des changements de taille corporelle chez les oiseaux et les mammifères, et de physiologie et de croissance chez les végétaux, traits favorisant le maintien des performances dans un climat changeant. Parmi 29 études de végétaux terrestres propices à des approches expérimentales, toutes ont mis en évidence des réponses plastiques à des changements climatiques (Franks *et al.*, 2014). Quand des réponses plastiques et évolutives ont été recherchées simultanément chez ces végétaux terrestres, on a montré que les deux processus agissaient de concert.
- Les recherches sur la plasticité comme réponse au changement climatique se sont concentrées sur deux questions principales :
 - Quelle est la part des changements observés dans des populations naturelles qui semblaient être des réponses à des changements climatiques due à la

plasticité individuelle et celle due à un changement évolutif, c'est-à-dire à un changement de structure génétique à l'échelle de la population ?

- Quelle est la variable environnementale à l'origine du changement observé ?

Les réponses à ces questions ne peuvent être apportées qu'à partir de programmes à long terme dans lesquels les individus sont identifiés par des marques uniques, et dans lesquels chaque individu fournit des données répétées au cours de sa vie (Clutton-Brock et Sheldon, 2010). De telles données « longitudinales » sont peu nombreuses et particulièrement précieuses. Il est en effet impossible en pratique de mesurer *in natura* la variabilité d'un trait en se restreignant à des individus de génotype semblable, même lorsque la part du génotype concernée est clairement cernée et identifiée.

- Les traits qui répondent le plus communément de façon plastique au changement climatique sont reliés au calendrier des événements du cycle de vie, appelées « traits phénologiques ». Par exemple dans une étude sur 38 ans de *Boechera stricta*, une plante de la famille de la moutarde (Brassicaceae), la date de floraison a avancé significativement de 0,34 jours par an en moyenne, 80 % de ce glissement étant dû à la plasticité phénotypique (Anderson *et al.*, 2012). Les processus sous-jacents à ces décalages phénologiques mettent usuellement en jeu un ensemble complexe de facteurs, parmi lesquels une attention particulière est donnée à la température. Par exemple des décalages phénologiques chez de nombreuses espèces planctoniques (Dinoflagellés et Copépodes entre autres) en Mer du Nord ont été attribués au réchauffement de la mer (Ewards *et al.*, 2013).

Limites connues de la plasticité comme réponse adaptative au changement climatique

La plasticité est coûteuse. Bien qu'il soit prédit par la théorie (DeWitt *et al.*, 1998), le coût de la plasticité a rarement été estimé. Chez des animaux ectothermes comme les poissons, les reptiles, et les amphibiens, la plasticité physiologique mobilisée pour s'adapter au changement climatique a déjà conduit à une augmentation des rythmes physiologiques de 20 % au cours des 20 dernières années (Seebacher *et al.*, 2015). Des températures en augmentation déclenchent en effet une augmentation du rythme cardiaque, du métabolisme et des déplacements. Le rythme actuel et attendu du réchauffement va sans doute causer dans certains cas des stress physiologiques importants qui restent à évaluer.

La plasticité peut être incapable de suivre totalement les changements environnementaux. De nombreuses espèces végétales et animales peuvent montrer pour certains traits une plasticité phénotypique permettant d'ajuster leur cycle de vie au changement climatique. Toutefois cette réponse peut être insuffisante si la demande excède la fenêtre de plasticité de l'organisme, qui a évolué en réponse à une gamme de variation environnementale restreinte. Seule une réponse évolutive est alors à même de prendre le relais (fiche 2.1). En particulier, la plasticité sera en général incapable de permettre aux organismes de s'adapter à des événements climatiques extrêmes non plus qu'à des conditions climatiques extrêmement variables (Valladares *et al.*, 2007). La plasticité du comportement de dispersion paraît très souvent insuffisante pour permettre des changements de distribution en réponse au déplacement géographique des habitats induit par un changement climatique, ce qu'on appelle la « traque à l'habitat ». Le cas le plus extrême est celui des arbres, pour lesquels la migration assistée pourrait être la seule

solution qui permette à une espèce de suivre le déplacement des habitats qui lui sont favorables (fiche 2.3).

La plasticité peut être maladaptative. La plasticité est adaptative quand l'environnement altère les phénotypes dans la même direction que la sélection naturelle. Mais elle peut être maladaptative quand la réponse plastique diminue la survie ou la reproduction des individus. Par exemple, des écureuils terrestres de Colombie *Spermophilus columbianus* au Canada ont retardé leur émergence d'hibernation de 10 jours en 20 ans (un retard moyen de 0,47 jour par an) en raison d'une augmentation récente de chutes de neige tardives au printemps (figure 1, Lane *et al.*, 2012). Du fait de ces émergences plus tardives, ces écureuils disposent d'une période plus courte pour se reproduire et accumuler des graisses avant l'hibernation suivante, avec pour résultat une chute de 20 % de la survie adulte. Une telle réponse plastique maladaptative peut affecter le devenir de la population.

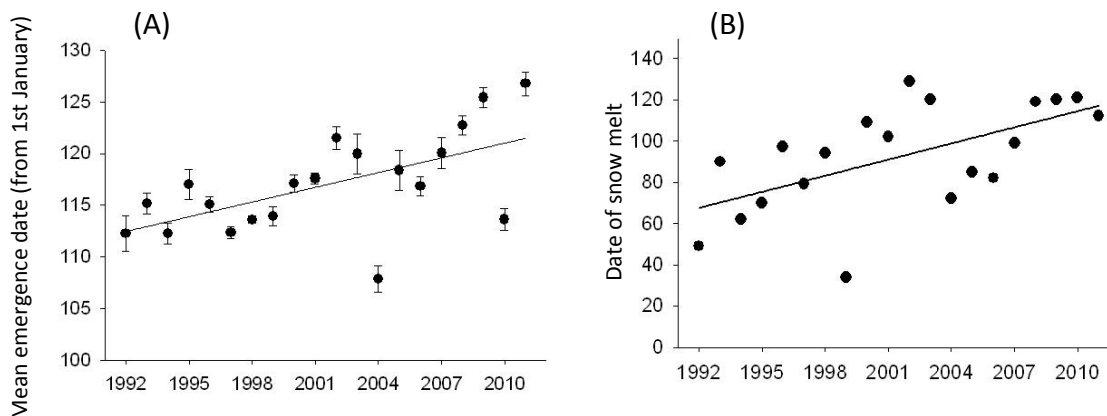


Figure 1 – Date moyenne (A) d'émergence d'hibernation des écureuils terrestres de Colombie, et (B) de fonte des neiges dans la zone d'étude en Alberta, Canada (Lane *et al.*, 2012). Au-delà de la tendance, l'étroite corrélation entre les deux séries, avec des fluctuations parallèles d'année en année montre clairement le rôle dominant de la plasticité.

La plasticité peut évoluer trop lentement. La capacité à répondre de façon plastique à un changement de l'environnement, notamment du climat, est-elle-même soumise à des pressions de sélection du fait du réchauffement. De fait, la plasticité peut avoir une base génétique (DeWitt et Scheiner, 2004 ; Pigliucci, 2005) et dans beaucoup de populations soumises à un réchauffement, les nouvelles pressions de sélection pourraient induire une évolution vers une plus forte plasticité individuelle. L'évolution de la plasticité a été démontrée expérimentalement au laboratoire, chez des microbes et quelques eucaryotes multicellulaires (Chevin *et al.*, 2013), confirmant les prédictions théoriques que l'évolution de la plasticité peut prévenir l'extinction d'une population dans des environnements contraignants ; on parle de « sauvetage évolutif » (Chevin et Lande, 2010). Les démonstrations d'une évolution vers plus de plasticité dans des populations naturelles restent anecdotiques (Nussey *et al.*, 2005), et l'on considère usuellement qu'une telle évolution vers plus de plasticité ne sera pas assez rapide pour suivre la vitesse attendue du changement des conditions écologiques.

Un exemple détaillé de réponse plastique au changement climatique : l'histoire du succès de reproduction de la mésange charbonnière en Grande-Bretagne

Le suivi pendant 47 ans d'une population de mésange charbonnière *Parus major* en Grande-Bretagne a montré un avancement de 14 jours dans la date moyenne de ponte du premier œuf (0,30 jour par an, figure. 2C) (Charmantier *et al.*, 2008). Ce décalage est fortement corrélé à l'augmentation de la température printanière dans la zone d'étude (figure 2A) qui a induit un décalage de 14 jours dans le pic d'abondance des chenilles de la Phalène brumeuse (*Operophtera brumata*), une des principales nourriture des poussins de Mésange charbonnière (figure 2B). Des analyses détaillées basées sur des femelles ayant niché plusieurs fois au cours de la période d'étude ont démontré que la plasticité phénotypique expliquait une plus grande part de ce décalage que l'évolution adaptative. Les femelles de mésange utilisent des signaux de l'environnement (photopériode, température, précipitations, phénologie des arbres) pour ajuster leur calendrier de reproduction à des fluctuations annuelles des températures printanières, de manière à faire coïncider étroitement la demande en nourriture de leurs poussins et l'abondance de nourriture qui sera disponible plusieurs semaines après que chaque femelle ait pris la décision de pondre (figure 2D). Cette forte plasticité a permis une croissance de la population en dépit d'un réchauffement climatique continu, ce que n'ont pas réussi à faire d'autres populations de mésange charbonnière, aux Pays-Bas, où un décalage phénologique persistant entre les oiseaux et leurs proies a affecté négativement le succès de reproduction (Reed *et al.*, 2013). Cet exemple illustre le fait que les réponses des organismes au dérèglement climatique peuvent varier non seulement d'une espèce à l'autre mais aussi d'une population à l'autre au sein de la même espèce.

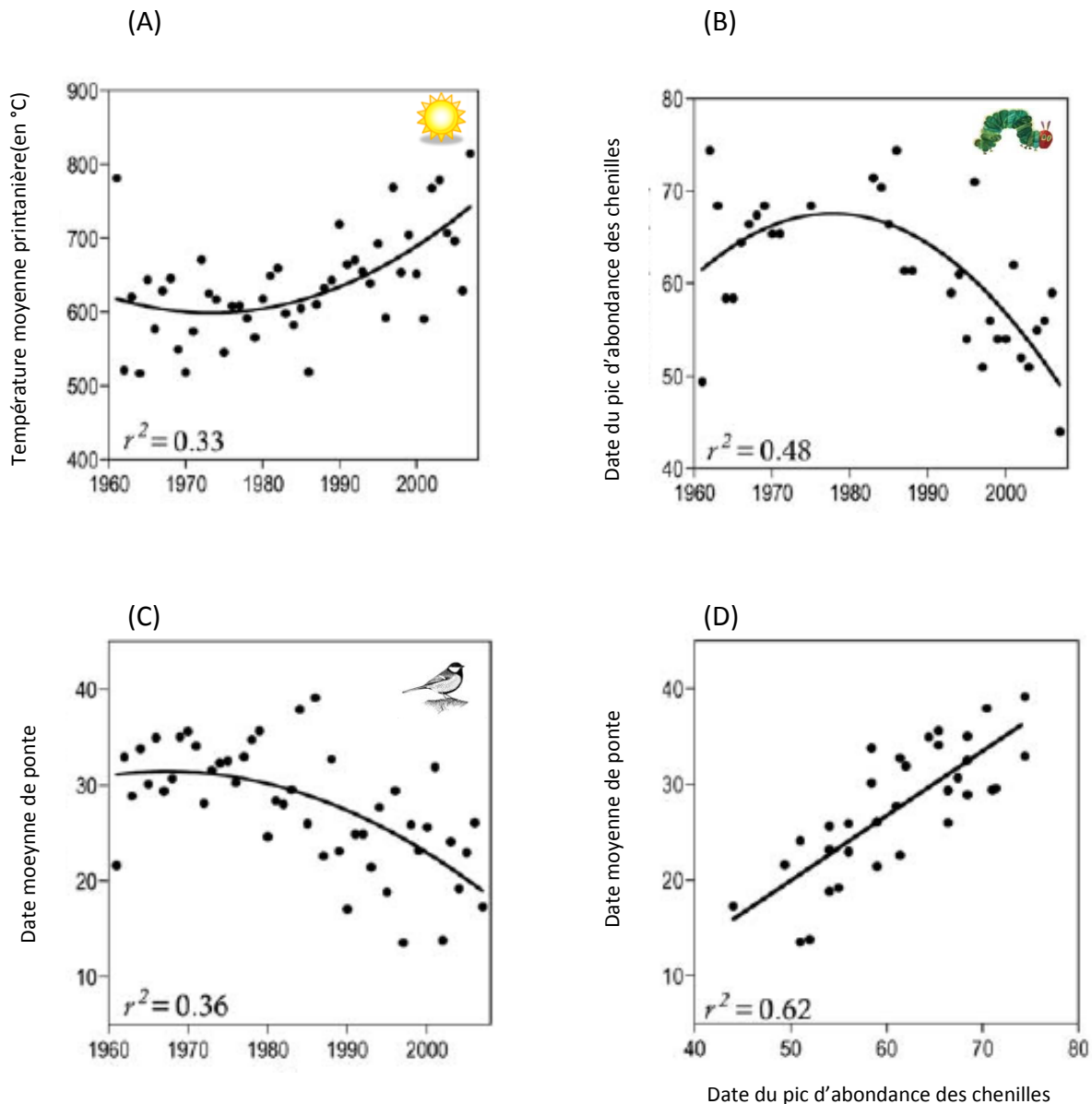


Figure 2 – Fluctuations annuelles de 1961 à 2007 de : (A) la température printanière moyenne à Wytham woods, Oxford, Grande-Bretagne ; (B) La date d’abondance maximum des chenilles de phalène brumeuse ; (C) la date moyenne de ponte du premier œuf ; (D) illustre la forte relation statistique entre la phénologie du prédateur et celle de sa proie. Adapté de Charmantier et al. 2008.

Incertitudes : limites de nos connaissances

Pour la plupart des populations naturelles répondant au changement climatique, la part relative de la réponse plastique individuelle et du changement évolutif d’origine génétique reste à déterminer. Par exemple, les décalages de la période de reproduction d’animaux peuvent être attribués au fait que chaque individu a la capacité d’ajuster son propre calendrier de reproduction aux conditions climatiques présentes, mais ils peuvent aussi résulter d’un changement graduel de la composition génétique de la population sous l’effet de pressions de sélection induisant une avance de la période de reproduction. La vitesse et la persistance d’une adaptation à un changement attendu dépendent fortement du rôle relatif de ces deux composantes. En outre, on ne connaît en général pas les limites

physiologiques de la plasticité. Dans l'exemple du calendrier reproductif des oiseaux, on sait que si le réchauffement climatique se poursuit, les mécanismes hormonaux nécessaires au déclenchement de la reproduction ne peuvent être mis en action trop tôt au printemps, mais on ne sait pas où est la limite.

La nature corrélative des études de terrain, qui rend difficile l'identification des facteurs environnementaux spécifiques qui induisent le changement observé est une autre difficulté persistante dans l'étude des réponses plastiques au changement climatique. Un exemple similaire bien connu est la difficulté à faire la part des effets de la pêche et ceux d'autres changements environnementaux dans la variation des stocks de poissons (Kuparinen et Merilä, 2008). Une grande fiabilité des informations sur la plasticité phénotypique individuelle nécessite des grands jeux de données et des programmes à long terme, qui n'existent à ce jour que pour un petit nombre d'organismes. Notre compréhension du rôle de la plasticité phénotypique provient d'extrapolations à partir d'études faites sur un petit nombre de modèles biologiques, d'où la nécessité d'élargir la gamme des taxons étudiés. Une étude récente souligne ainsi l'absence de séries temporelles sur les animaux marins et sur les plantes, limitant les conclusions sur ces groupes (Reusch, 2014). L'étude de communautés de plantes, d'oiseaux, de reptiles et d'amphibiens, d'insectes et de champignons dans la réserve de Kivach en Russie montre que les changements phénologiques dans des différents groupes diffèrent de façon marquée, suggérant donc des différences dans les taux de réponses plastiques (Ovaskainen *et al.*, 2013).

Références bibliographiques

- Anderson Jill T., David W., Inouye Amy M., McKinney Robert, Colautti I. and Mitchell-Olds. (2012). Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **27**(1743): 3843-3852.
- Charmantier A., McCleery R. H., Cole L. R., Perrins C. M., Kruuk L. E. B. and Sheldon. B. C. (2008). Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, **320** (5877): 800-803.
- Chevin L. M. and Lande R. (2010). When do adaptive plasticity and genetic evolution prevent extinction of a density-regulated population? *Evolution*, **64**(4) : 1143-1150.
- Chevin Luis-Miguel, Gallet Romain , Gomulkiewicz Richard, Holt Robert D., et Simon Fellous. (2013). Phenotypic plasticity in evolutionary rescue experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **368** (1610).
- Clutton-Brock Tim et Sheldon Ben C. (2010). Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **25** (10): 562-573.
- DeWitt T. J., Sih A. et Wilson D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13** (2): 77-81.
- DeWitt Thomas J. et Samuel Scheiner M. (2004). *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. New York: Oxford University Press.

- Franks Steven J., Jennifer J. Weber and Sally N. Aitken. (2014). Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, **7** (1): 123-139.
- Kuparinen Anna et Merilä Juha (2008). The role of fisheries-induced evolution. *Science*, **320** (5872): 47-48.
- Lane Jeffrey E., Kruuk Loeske E. B., Charmantier Anne, Murie Jan O. et Dobson F. Stephen (2012). Delayed phenology and reduced fitness associated with climate change in a wild hibernator. *Nature*, **489** (7417): 554.
- Merilä Juha et Andrew Hendry P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, **7** (1): 1-14.
- Nussey D. H., Postma E., Gienapp P. et Visser M. E. (2005). Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*, **310** (5746): 304-306.
- Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov, A., Meyke E., Delgado M. (2013). Community-level phenological response to climate change. *Proc. Nat. Acad. Sc. US*, **110**: 13434-13439.
- Pigliucci M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, **20** (9): 481-486.
- Reed T. E., Jenouvrier S. et Visser M. E. (2013). Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*, **82** (1):131-144.
- Reusch Thorsten B. H. (2014). Climate change in the oceans: evolutionary versus phenotypically plastic responses of marine animals and plants. *Evolutionary Applications*, **7**(1): 104-122.
- Seebacher Frank, White Craig R. et Franklin Craig E. (2015). Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change*, **5**(1): 61-66.
- Valladares Fernando, Gianoli Ernesto et Gomez Jose M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, **176** (4): 749-763.

Anne Charmantier

CEFE-CNRS, UMR 5175

<http://annecharmantier.free.fr>

Fiche 1.6

Adaptations des insectes au changement climatique

Jérôme Casas et Sylvain Pincebourde

Les adaptations des insectes incluent l'ensemble des stratégies physiologiques, comportementales et écologiques permettant le maintien, voire l'accroissement des populations d'insectes dans un climat changeant.

Description du mécanisme

- Les insectes présentent une capacité d'adaptation exceptionnelle dans le monde du vivant. Bien des insectes ont un cycle de vie court avec plusieurs générations par an, favorisant une vitesse d'adaptation rapide. En outre, les insectes sont ectothermes et sont à ce titre fortement dépendant des conditions environnementales. La diversité des styles de vie et des milieux colonisés contribue au portfolio fourni des stratégies d'adaptations des insectes, qui se déclinent au travers de la physiologie, du comportement et de l'écologie des insectes.
- Les insectes tolèrent une montée en température jusqu'à un certain seuil appelé température critique. De façon générale, cette température critique est particulièrement plastique. Ce seuil de tolérance augmente chez les générations issues de parents élevés dans des conditions plus chaudes (Schiffer *et al.*, 2013). Toutefois, cette adaptation se réalise souvent au détriment d'autres fonctions, comme par exemple un taux de reproduction plus faible. L'adaptation présente donc un coût en termes de fitness.
- La performance d'un insecte dépend de la température et cette dépendance se décrit par une courbe de performance thermique (norme de réaction appliquée à la température). Cette norme de réaction peut s'adapter rapidement lors d'un changement environnemental. Par exemple, Higgins *et al.* (2014) ont montré qu'un papillon a adapté sa norme de réaction en moins de 40 ans suite à une augmentation des températures extrêmes. Différents scénarios d'adaptation des normes de réaction sont possibles suivant les contraintes génétiques et physiologiques qui s'exercent sur cette courbe (Angilletta, 2009). Les conséquences populationnelles du réchauffement varient selon le scénario d'adaptation (figure 1). Cependant, le type de courbe de performance thermique est largement méconnu pour la majorité des espèces d'insectes, limitant ainsi la possibilité d'évaluer leur capacité d'adaptation.

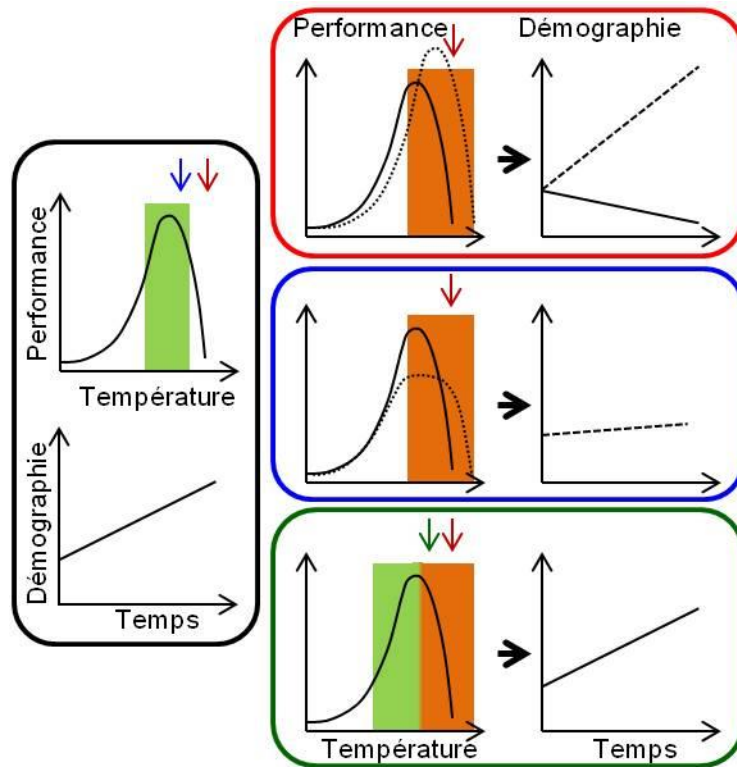


Figure 1 – Cadre conceptuel présentant l'influence d'un changement dans la courbe de performance thermique (norme de réaction à la température) sur la démographie d'une espèce suite à un réchauffement. Dans un climat favorable (cadre noir), la performance (ex : nourrissage, développement) est maximisée aux environs de la température moyenne de l'environnement (flèche bleue). La population a donc une croissance positive tandis que sans adaptation la population s'éteindrait. Les cadres colorés indiquent la réponse à un réchauffement (flèche rouge) pour différents scénarios. Dans l'hypothèse du « warmer is better » (cadre rouge), l'adaptation entraîne une augmentation de la performance à température élevée. Une démographie positive est maintenue. Dans l'hypothèse du « jack-of-all is master-of-none » (cadre bleu), la performance est améliorée à température élevée mais au détriment de la performance maximale. La démographie peut rester positive mais le taux de croissance est plus faible que précédemment. Enfin, dans le cas d'un changement de microhabitat (cadre vert) réalisé par l'espèce afin de conserver un environnement thermique similaire à l'original (zone verte et moyenne indiquée par une flèche verte), la norme de réaction est inchangée, et la démographie reste largement positive.

- Les insectes ont la capacité de se thermoréguler, afin de gérer leur température corporelle qui peut être bien différente de la température ambiante. Les stratégies de thermorégulation incluent des mécanismes physiologiques et comportementaux. Un insecte noir, grâce à la mélanisation, absorbe plus d'énergie en plein soleil et a une température plus élevée qu'un insecte blanc. La modification de la coloration est un moyen efficace d'abaisser la température corporelle, ce qui a été vérifié chez des espèces de libellules et de papillons en Europe (Zeuss *et al.*, 2014 - voir encadré).
- De par leur petite taille, les insectes peuvent accéder à des micro-habitats très diversifiés à l'échelle locale (par exemple, une canopée d'arbre), au sein desquels leur température corporelle diffère. Les insectes peuvent donc thermoréguler en se déplaçant vers des zones plus favorables à ces petites échelles. Par exemple, les sauterelles qui vivent généralement en haut des tiges des plantes herbacées peuvent descendre le long des tiges pour trouver près du sol un microclimat plus favorable lors d'un réchauffement (Barton and Schmitz, 2009). Cet effet microclimatique permet en outre aux insectes de se développer dans les milieux extrêmes : certains papillons pondent leurs œufs sous les feuilles de certaines plantes qui sont plus

fraîches que l'air ambiant lorsque la plante transpire (Potter *et al.*, 2009; Woods, 2013). À plus grande échelle, les aires de distributions géographiques des insectes sont largement modifiées par les changements environnementaux, et en particulier la température (Parmesan *et al.*, 1999). Cependant, les déplacements à différentes échelles spatiales s'accompagnent souvent de changements de niches écologiques, avec des conséquences sur la biodiversité. Notre capacité à prédire correctement le déplacement de niche à l'échelle locale (Pincebourde et Casas, 2015) et à l'échelle de l'aire de distribution (Araujo *et al.*, 2006) demande beaucoup d'information usuellement non disponible (figure 2).

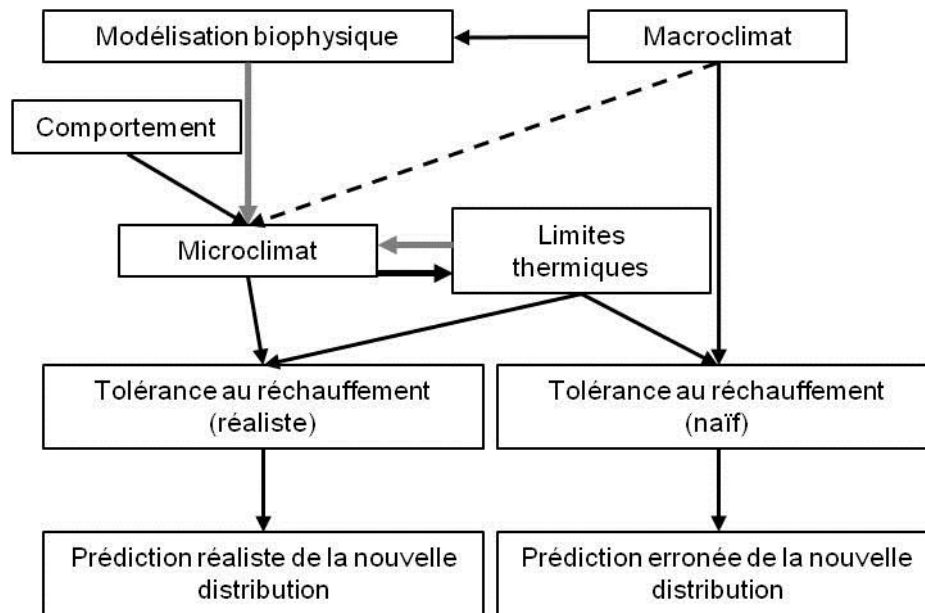


Figure 2. – Cadre conceptuel pour l'étude de la tolérance au réchauffement des insectes. La tolérance est usuellement supposée équivalente à la température mesurée au niveau macro-climatique, dû au manque de données concernant le microclimat dans lequel vivent les espèces. On parle alors de tolérance 'naïve'. Les prédictions de réactions au changement climatique peuvent être alors erronées selon que le microclimat amplifie ou gomme les températures extrêmes. Si l'on connaît le microclimat dans lequel vit l'organisme ainsi que ses stratégies de thermorégulation, il est alors possible de prédire une tolérance « habitat spécifique ». Issu de Pincebourde et Casas (2015).

- La thermorégulation comportementale dépend fortement de l'hétérogénéité microclimatique dans l'habitat. L'influence du réchauffement climatique sur cette mosaïque spatiale de microhabitats favorables et défavorables est encore mal connue. Toutefois, cette mosaïque peut totalement s'inverser sous l'effet du changement climatique, impliquant des bouleversements dans les distributions des insectes à l'échelle locale (Pincebourde *et al.*, 2007; Barton *et al.*, 2009). Le réchauffement peut aussi influencer la mosaïque thermique à micro-échelle. Par exemple, la température de surface d'une feuille d'arbre est hétérogène, mais le réchauffement tend à homogénéiser cette mosaïque, limitant d'autant plus la possibilité pour les petits organismes d'éviter les températures sub-létales à la surface des feuilles (Caillon *et al.*, 2014).

Incertitudes : limites des connaissances sur ce mécanisme

- ⇒ Prédire l'impact du changement climatique sur les insectes nécessite de comparer leurs seuils de tolérance thermique et leurs patrons de température corporelle au sein du microhabitat. Malheureusement, nous manquons encore cruellement de données sur ces deux aspects. D'une part, les seuils de tolérance thermique des insectes sont souvent mesurés de façon non coordonnée entre les études, sans avoir recours à un protocole standard car la méthodologie fait encore débat (Terblanche *et al.*, 2011). De plus, nous manquons encore de données pour des espèces tropicales en comparaison des espèces tempérées (Sunday *et al.*, 2011). D'autre part, l'amplitude du réchauffement régional ne va pas forcément se retrouver directement au sein des microhabitats et des patrons de température corporelle. Par exemple, une augmentation de la température de l'air entre 1 °C et 15 °C, selon la localisation géographique, est nécessaire pour augmenter de 1 °C la température corporelle des moules californiennes tout le long de la côte ouest des États-Unis (Gilman *et al.*, 2006). Toutefois, une évaluation globale de l'impact du filtre des différents types de microhabitats reste encore à faire.
- ⇒ Les conditions abiotiques moyennes sont importantes, mais également les amplitudes de variation. Les amplitudes des fluctuations thermiques journalières ont un effet sur les traits d'histoire de vie des insectes (Colinet *et al.*, 2015). Par exemple, la norme de réaction décrivant le taux de développement de la larve de moustique en fonction de la température suit une courbe différente lorsque la température est maintenue constante ou bien si elle fluctue quotidiennement de plusieurs degrés autour de cette même moyenne (Paaijmans *et al.*, 2013). La variance peut avoir un effet bénéfique sur le succès de l'insecte (à température modérée ou basse) ou bien négatif (à température élevée). Cependant, les relations entre un changement de la température moyenne et de la variance thermique sont encore très mal connues (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2006).
- ⇒ À l'image de l'ensemble des êtres vivants, les insectes sont influencés par plusieurs variables abiotiques (température, humidité, précipitation, vent etc.). Or, le changement climatique impacte souvent plusieurs de ces variables qui peuvent interagir entre-elles pour déterminer la réponse des insectes. La réponse des insectes dans ce monde multifactoriel et changeant est encore mal identifiée car difficile à appréhender expérimentalement (Koussoroplis et Wacker, 2016). L'approche de modélisation biophysique, en combinant les budgets thermiques et nutritionnels, semble prometteuse pour parvenir à une intégration de ces variables (Kearney *et al.*, 2009).

Box

La coloration des insectes est un trait à l'interface de plusieurs fonctions, dont la thermorégulation, la sélection sexuelle, et la communication avec les congénères et les autres espèces. La physiologie des pigments dépend en plus de l'alimentation. La température a été identifiée comme force de sélection prédominante dans de nombreux cas. Les insectes ont besoin de se chauffer au soleil pour maintenir une activité physiologique optimale dans des conditions à basse température. A l'inverse ils doivent éviter de surchauffer dans des conditions à haute température. Ainsi, les colorations

corporelles sombres, qui absorbent plus de radiations solaires, ont pu évoluer sous les climats froids tandis que des colorations plutôt claires se trouvent dans les climats plus chauds. En se basant sur ce principe, Zeuss *et al.* (2014) ont déterminé que les insectes ont tendance à s'éclaircir en réponse au réchauffement climatique récent. En échantillonnant un grand nombre d'espèces de libellules et de papillon en Europe, ils ont démontré que le changement dans la clarté des colorations de ces insectes depuis 1988 est bien corrélé à l'évolution de la température moyenne.

Références bibliographiques

- Araújo M.B. et Guisan A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33** (10): 1677-1688.
- Barton B. T. et Schmitz O. J. (2009). Experimental warming transforms multiple predator effects in a grassland food web. *Ecology Letters*, **12** (12): 1317-1325.
- Benedetti-Cecchi L., Bertocci I., Vaselli S. et Maggi E. (2006). Temporal variance reverses the impact of high mean intensity of stress in climate change experiments. *Ecology*, **87** (10): 2489-2499.
- Caillon R., Suppo C., Casas J., Arthur Woods H. et Pincebourde S. (2014). Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces: implications for behavioural thermoregulation by arthropods. *Functional Ecology*, **28** (6): 1449-1458.
- Colinet H., Sinclair B.J., Vernon P. et Renault D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual review of entomology*, **60**: 123-140.
- Gilman S., Wetthey D. et Helmuth B. (2006). Variation in the sensitivity of organismal body temperature to climate change over local and geographic scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **103**: 9560–9565.
- Higgins J. K., MacLean H. J., Buckley L. B. et Kingsolver J. G. (2014). Geographic differences and microevolutionary changes in thermal sensitivity of butterfly larvae in response to climate. *Functional Ecology*, **28** (4): 982-989.
- Kearney M., Porter W. P., Williams C., Ritchie S. et Hoffmann A. A. (2009). Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species' ranges: the dengue mosquito *Aedes aegypti* in Australia. *Functional Ecology*, **23** (3): 528-538.
- Koussoroplis A.M. et Wacker A. (2016). Covariance modulates the effect of joint temperature and food variance on ectotherm life-history traits. *Ecology Letters*, **19**: 143-152.
- Paaïjmans K.P., Heinig R.L., Seliga R.A., Blanford J.I., Blanford S., Murdock C.C. et Thomas, M.B. (2013). Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, **19**: 2373–2380.
- Parmesan C. *et al.* (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399** (6736): 579-583.
- Pincebourde S. et Casas J. (2015). Warming tolerance across insect ontogeny: influence of joint shifts in microclimates and thermal limits. *Ecology*, **9**(4): 986–997.

Potter K., Davidowitz G. et Woods H. A. (2009). Insect eggs protected from high temperatures by limited homeothermy of plant leaves. *Journal of Experimental Biology*, **212** (21): 3448-3454.

Potter K. A., Arthur Woods H. et Pincebourde S. (2013). Microclimatic challenges in global change biology. *Global change biology*, **19** (10): 2932-2939.

Sunday J., Bates A.E. et Dulvy N.K. (2011). Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society London B*, **278**: 1823-1830.

Terblanche J., Hoffmann A., Mitchell K., Rako L., le Roux P. et Chown S. (2011). Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *Journal of Experimental Biology*, **214**: 3713–3725.

Woods H. A. (2013). Ontogenetic changes in the body temperature of an insect herbivore. *Functional Ecology*, **27** (6): 1322-1331.

Zeuss D., Brandl R., Brändle M., Rahbek C. et Brunzel S. (2014). Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature communications*, **5**.

Sylvain Pincebourde

Chargé de recherche CNRS

IRBI, CNRS UMR7261

Sylvain.pincebourde@univ-tours.fr

Jérôme Casas

Professeur

IRBI, CNRS UMR 7261

Jerome.casas@univ-tours.fr

Fiche 2.1

Réponses adaptatives au changement climatique

Ophélie Ronce

L'évolution adaptative décrit des changements dans la composition génétique d'une population résultant de l'effet de la sélection naturelle; démontrer une évolution adaptative en réponse au changement climatique implique donc de démontrer que (i) des changements génétiques ont bien eu lieu, (ii) la sélection naturelle est la force évolutive causant ces changements, (iii) l'agent de la sélection peut être relié au changement climatique.

Le changement climatique modifie les pressions de sélection dans les populations naturelles. La sélection naturelle se produit lorsque la contribution des individus aux générations futures, via leur survie et/ou leur succès de reproduction, varie selon leur phénotype. On a montré que l'augmentation des températures était associée chez plusieurs populations de plantes et d'oiseaux à une sélection favorisant une plus grande précocité dans la date de ponte ou de floraison (par exemple quand le pic d'abondance des chenilles est plus précoce dans la saison, les mésanges qui pondent plus tôt produisent plus de poussins à l'envol que celles qui pondent plus tard, Reed *et al.* (2013) ; quand la saison de croissance est raccourcie par la sécheresse, les plantes de navet sauvage qui fleurissent plus tôt produisent plus de graines que celles qui fleurissent tard, Weis *et al.*, 2014). Afin de mieux comprendre les pressions de sélection futures, des populations ont été transplantées dans des localités où le climat présent mime leur climat futur (Etterson et Shaw, 2001). Des modèles théoriques reliant l'écophysiologie des espèces à leur démographie suggèrent par ailleurs que la vitesse d'évolution des traits dans les populations devrait nécessairement être très rapide pour faire face au changement climatique (Gienapp *et al.*, 2013).

Chez la plupart des espèces, la diversité génétique pour les traits de réponse au climat est élevée. Pour que la sélection naturelle induise des changements évolutifs entre générations, il faut que la variation sur laquelle elle agit soit transmissible à la descendance (variations génétiques ou épigénétiques). C'est le cas d'une grande part de la variation des traits de réponse au climat, permettant en principe des réponses évolutives rapides : ainsi en seulement 10 générations de sélection, la date de floraison de population de betteraves de l'Ouest de la France peut être avancée au niveau des populations d'Afrique du Nord (van Dijk et Hauteeke, 2007). La sélection naturelle a façonné des adaptations au climat à toutes les échelles : par exemple, la fréquence des porteurs de certains variants du gène Adh varie avec la température à l'échelle du continent australien chez la mouche du vinaigre (Umina *et al.*, 2005). À une échelle très locale, suite à un choc thermique, des colonies de corail rouge originaires de faible profondeur activent rapidement des gènes de réponse au stress, alors que des colonies originaires d'une profondeur plus élevée de quelques dizaines de mètres, où ces chocs sont moins fréquents, n'ont pas la même réponse (Haguenauer *et al.*, 2013).

Malgré ces capacités d'adaptation rapide, les cas bien documentés d'évolution contemporaine en réponse au changement climatique restent rares. Ces exemples incluent en particulier des changements génétiques dans le calendrier d'événements majeurs du cycle de vie (« phénologie ») de différentes plantes terrestres, insectes, oiseaux et poissons,

et des changements de fréquence de marqueurs moléculaires étroitement associés aux variations climatiques chez des plantes et des insectes (voir Merila et Hendry 2014 pour une revue, et l'encadré pour un exemple). Ces changements évolutifs sont souvent associés à des événements climatiques extrêmes, comme des pics de chaleur, sécheresses et gels. La rareté de ces exemples peut être expliquée en partie par la difficulté méthodologique à démontrer que des changements génétiques adaptatifs ont eu lieu en réponse au changement climatique (Merila et Hendry, 2014) et à la présence concomitante d'une certaine plasticité phénotypique, c'est-à-dire d'une variation des traits en réponse à l'environnement à génotype constant (fiche 1.5).

L'évolution adaptative en réponse au changement climatique peut être ralentie par diverses contraintes génétiques et démographiques. La réponse plastique adaptative au changement climatique peut tout d'abord limiter le besoin de changements génétiques supplémentaires (Charmantier *et al.*, 2008, voir fiche 1.5). Le très lent remplacement des générations, comme c'est le cas pour les espèces qui ont des cycles de vie très lents telles que les arbres forestiers ou les grands Vertébrés, ralentit l'évolution de ces populations. L'absence de variation génétique appropriée empêche l'adaptation chez certaines espèces très spécialisées, comme ces mouches tropicales qui ont perdu toute capacité de s'adapter à la sécheresse (van Heerwaarden *et al.*, 2009). Enfin, des corrélations génétiques entre traits s'opposant à la direction de la sélection imposée par le changement climatique peuvent ralentir considérablement les réponses adaptatives (Etterson et Shaw, 2001).

Le conservatisme de niche décrit le fait que la niche écologique, l'ensemble des conditions favorables au développement d'une espèce, en particulier climatiques, tend à rester inchangée sur des temps évolutifs très longs. Le conservatisme de niche est expliqué de manière ultime par le fait que l'adaptation à des conditions en dehors de la niche de l'espèce, c'est-à-dire dans des conditions ne permettant pas la croissance des populations, est très difficile (Holt, 1996). En effet, l'évolution est alors le résultat d'une course entre adaptation et déclin: seules les populations s'adaptant assez vite échappent à l'extinction et ont un avenir évolutif (voir figure). Le processus d'adaptation repose alors, non pas sur toute la diversité génétique, mais seulement sur les rares variants capables de prospérer dans les conditions écologiques où la majorité des individus dépérit (Gonzalez *et al.*, 2013).

Incertitudes et limites des connaissances

Les réponses évolutives au changement climatique restent une source d'incertitude majeure pour les scénarios sur le futur de la biodiversité. Les scénarios existants ignorent en général toute évolution en s'appuyant sur les hypothèses de conservatisme de niche et de séparation des temps écologiques et évolutifs. De nombreuses observations démontrent néanmoins que des phénomènes évolutifs rapides affectent les processus écologiques. Néanmoins, supposer que la capacité d'adaptation des populations naturelles sera suffisante pour atténuer les conséquences du changement climatique est un pari risqué, étant donné la forte hétérogénéité de la rapidité d'adaptation entre espèces. Nous manquons actuellement d'indicateurs fiables de la capacité des niches climatiques à évoluer. Il est donc difficile de savoir quand il est pertinent ou non d'incorporer ces réponses évolutives à des scénarios de biodiversité. L'accumulation d'exemples de réponses évolutives au changement climatique permettra de juger si ces changements ont la capacité d'atténuer les conséquences écologiques du changement climatique.

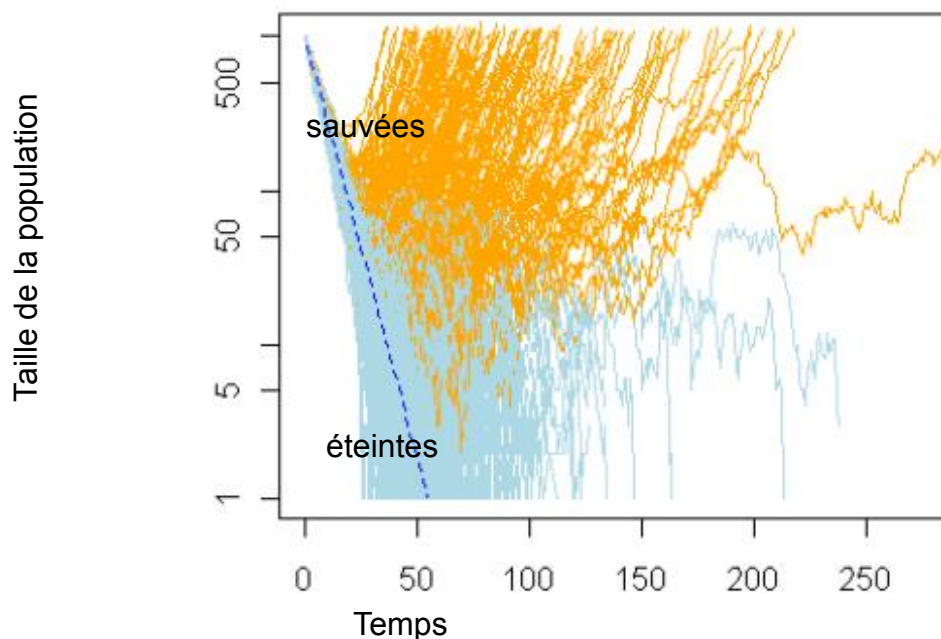


Figure – Simulations de trajectoires adaptatives dans un environnement hors de la niche de l'espèce, tel que les populations déclinent initialement; les trajectoires oranges correspondent à des populations où l'adaptation a été assez rapide et a permis d'évoluer la capacité à croître dans le nouvel environnement stressant, après une période de déclin initial; dans de nombreux cas, néanmoins, les populations se sont éteintes avant qu'elles puissent évoluer de telles adaptations (trajectoires bleues).

Les populations de thym *Thymus vulgaris* comprennent des individus produisant différentes huiles essentielles, ce qui confère au thym sa diversité d'odeurs. Ces différents types chimiques sont entièrement génétiquement déterminés. Les individus appartenant au type chimique non-phénolique sont plus tolérants au gel que les types phénoliques. Des données recueillies dans les années 1970, au Nord de Montpellier, montrent que les types phénoliques sensibles au gel étaient rares ou absents dans les zones les plus froides le long de gradients altitudinaux. Entre 1965 et 2009, les épisodes de gel sévère avec des températures en-dessous de -15 °C sont devenus rares dans ces zones froides. La distribution des types chimiques a également changé dans la même période avec en 2009 une fréquence accrue des types phénoliques sensibles au gel dans ces zones précédemment froides. On observe donc une évolution rapide des fréquences génotypiques associées aux types chimiques concomitante à l'augmentation des températures. Cette étude constitue donc un cas clair d'évolution contemporaine où les changements génétiques sont directement observables et les causes de la sélection liée au changement climatique bien comprises (Thompson *et al.*, 2013).

Références bibliographiques

Charmantier A., McCleery R. H., Cole L. R., Perrins C.M., Kruuk L. E., Sheldon B. C (2008). Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, **320**: 800-803.

Etterson J. R., Shaw R. G. (2001). Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*, **294**: 151–154.

- Gienapp F., Lof M., Reed T. E., McNamara J., Verhulst S., Visser M. E. (2013). Predicting demographically sustainable rates of adaptation: Can great tit breeding time keep pace with climate change? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **368**(1610): 20120289.
- Gonzalez A., Ronce O, Ferrière R., Hochberg M. E. (2013). Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution. *Phil. Trans. R. Soc., series B*, **368**(1610): 20120404.
- Haguenauer A., Zuberer F., Ledoux J. B., Aurelle D. (2013). Adaptive abilities of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* in a heterogeneous and changing environment: from population to functional genetics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **449**: 349-357.
- Holt R. D. (1996). Demographic constraints in evolution: Towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evol. Ecol.*, **10**: 1–11.
- Merila J., Hendry A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evol. Appl.*, **7**: 1-14.
- Reed T. E., Jenouvrier S., Visser M. E. (2012). Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *J. Anim. Ecol.*, **82**: 131-144.
- Thompson J., Charpentier A., Bouguet G., Charmasson F., Roset S., Buatois B., Vernet P., Gouyon P-H. (2013). Evolution of a genetic polymorphism with climate change in a Mediterranean landscape. *PNAS*, **110**: 2893–2897.
- Umina P. A., Weeks A. R., Kearney M. R., McKechnie S. W., Hoffmann A. A. (2005). A rapid shift in a classic clinal pattern in *Drosophila* reflecting climate change. *Science*, **308**: 691–693.
- van Dijk H., Hautekeete N. (2007). Long day plants and the response to global warming: rapid evolutionary change in day length sensitivity is possible in wild beet. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**: 349–357.
- van Heerwaarden B., Kellermann V., Schiffer M., Blacket M., Sgrò C., Hoffmann A. A. (2009). Testing evolutionary hypotheses about species borders: patterns of genetic variation towards the southern borders of two rainforest *Drosophila* and a related habitat generalist. *Proc. R. Soc. Lond., series B*, **276**: 1517–26.
- Weis A. E., Wadgyamar S. M., Sekor M., Franks S. J. (2014). The shape of selection: using alternative fitness functions to test predictions for selection on flowering time. *Evolutionary Ecology*, **28**: 885-904.

Ophélie Ronce

UMR 5554 Université Montpellier CNRS IRD EPHE CIRAD

ophelie.ronce@univ-montp2.fr

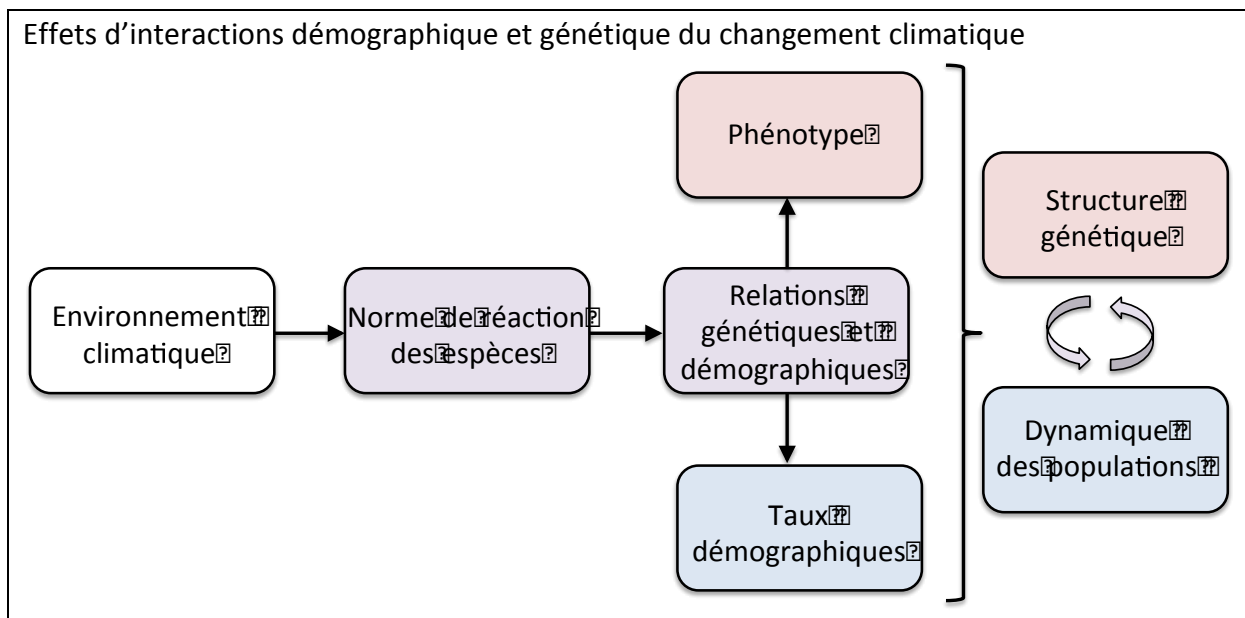
Fiche 2.2

Mécanismes démographiques et génétiques

Denis Couvet et Franck Courchamp

1. Mécanisme : réponse des populations au changement climatique

La réponse des populations au changement climatique à court terme dépend de leurs propriétés démographiques et de leurs propriétés génétiques. Les paramètres démographiques (taux de survie et de fécondité des différentes classes d'âge ou de taille, dormance des stades embryonnaires, disponibilités des partenaires sexuels, taux de dispersion, ...) et les facteurs génétiques (consanguinité et dépression associée, perte de variabilité génétique, ...) sont très fréquemment considérés isolément. Pourtant, si ces deux types de facteurs n'opèrent pas systématiquement à la même échelle temporelle, ils interagissent néanmoins souvent : les processus génétiques affectent les taux d'accroissement des populations, et l'effectif d'une population influe sur sa structure génétique. Par exemple, la consanguinité est classiquement reconnue comme ayant des effets sur le succès de reproduction (voir la figure). De fait, la variabilité génétique détermine l'évolution des paramètres démographiques lors de tout changement de l'environnement. Ce sera le cas pour le changement climatique, au-delà de la simple réponse aux variations climatiques associée à la plasticité (voir la fiche 1.5 « plasticité phénotypique »).



Le changement climatique peut conduire à des changements de sensibilité de nombreux caractères aux variations de l'environnement, conduisant à des interactions entre structure génétique et dynamique des populations, par l'intermédiaire des traits démographiques. Modifié d'après Ozgul *et al.*, 2010.

2. Limites : populations de faible effectif

Outre des difficultés liées à la vitesse du changement climatique par rapport à la vitesse de réponse des organismes, les petites populations rencontrent des difficultés particulières liées aux effets de la rareté et du hasard.

La rareté a d'une part des effets démographiques – difficulté de rencontre entre partenaires sexuels, réactions sociales à la rareté – et d'autre part des effets génétiques, liés au manque de variabilité, obérant l'adaptation.

Le hasard a deux types d'effets sur ces populations :

- pour une même valeur moyenne des paramètres démographiques, une population dans laquelle ces paramètres sont variables au cours du temps aura en général un taux de croissance plus faible qu'une population à taux constamment proches de leur moyenne, les variations aléatoires des paramètres démographiques ont donc un impact négatif, d'autant plus marqué que ces variations sont importantes et que la population est de faible taille. Tout changement moyen mis à part, la multiplication d'extremums climatiques sera pour cette raison défavorable de façon générale à la biodiversité, avec un risque d'impact marqué sur les petites populations ;
- la fixation de mutations délétères, lorsque par effet du hasard lié au faible nombre de descendants à chaque génération les autres allèles du gène en cause ne sont pas transmis et disparaissent de la population, affecte inévitablement les petites populations.

Ces effets de la rareté et du hasard interagissent de façon particulièrement défavorable sur les petites populations, qui entrent en dessous d'un certain seuil dans de véritables spirales d'extinction.

L'effectif minimum viable d'une population (ou MVP) désigne l'effectif seuil en deçà duquel s'enclenchent ces effets négatifs synergiques liés aux petits effectifs, et qui rendront particulièrement difficile son adaptation à tout changement environnemental marqué, et notamment donc aux changements climatiques. L'ordre de grandeur de l'effectif minimum viable MVP a été estimé à quelque 500 individus pour le court terme et 5 000 individus pour le long terme, même si ces valeurs varient entre espèces, notamment selon les caractéristiques biologiques et de l'habitat.

Les espèces « longévives », c'est-à-dire celles dont les individus ont une longue durée de vie comme les grands arbres, les cétacés ou les albatros, sont particulièrement sensibles au changement climatique, par lui-même et en interaction avec d'autres causes d'érosion de la biodiversité, comme la fragmentation des habitats ou la surexploitation. Le taux de croissance maximum des populations est en effet inversement lié à la longévité. Ce taux de croissance, qui peut atteindre 100 % par an chez des vertébrés de petite taille, ne dépasse pas 2 à 3 % par an chez les plus longévifs, chez lesquels les perturbations démographiques, et notamment celles résultant d'événements extrêmes, sont donc fortement préjudiciables. En outre, la longévité est associée à de faibles effectifs et à de vastes domaines vitaux en un équilibre très sensible à tout changement climatique. Le glissement des zones de forte productivité marine dans les régions antarctiques de l'hémisphère Sud augmente ainsi les distances d'alimentation des éléphants de mer et des manchots de manière déjà nettement préjudiciable. Le cas de l'Ours blanc (encadré ci-dessous) n'est qu'un des nombreux

exemples de fragilité des populations en environnement extrêmes, fragilité notamment face aux changements climatiques.

3. Réponses : sauvetage démographique, génétique ou évolutif

Pour les petites populations menacées par le changement climatique, trois types d'interventions peuvent prévenir leur extinction; 1) renforcer l'effectif trop faible, 2) diminuer la consanguinité et augmenter la variabilité génétique, à l'aide de quelques migrants (voir l'expérience spectaculaire dans le cas de la panthère de Floride), 3) assister la migration, ou déplacer une (des) populations vers des aires climatiques plus favorables (fiche 2.3.).

Ces opérations, qui peuvent impliquer des « populations » captives, nécessitent plusieurs précautions ; éviter l'habituation au milieu de captivité, qui obère le retour en milieu naturel; éviter, dans le cas d'hybridation entre populations distinctes, la possibilité d'incompatibilités comportementales, physiologiques, génétiques... Le choix des individus, des populations, doit tenir compte de telles incompatibilités génétiques ou comportementales. Le site choisi dans les cas de migration assistée doit faire lui aussi l'objet d'un choix raisonné prenant en compte notamment la qualité des habitats, leur disponibilité en ressources, la biodiversité locale, la réponse attendue des communautés humaines. Enfin, ces réponses ne sont pas définitives, et doivent souvent être maintenues à moyen terme ; par exemple, augmenter la variabilité génétique nécessite d'établir d'un flux migratoire récurrent tant que la population reste petite et isolée.

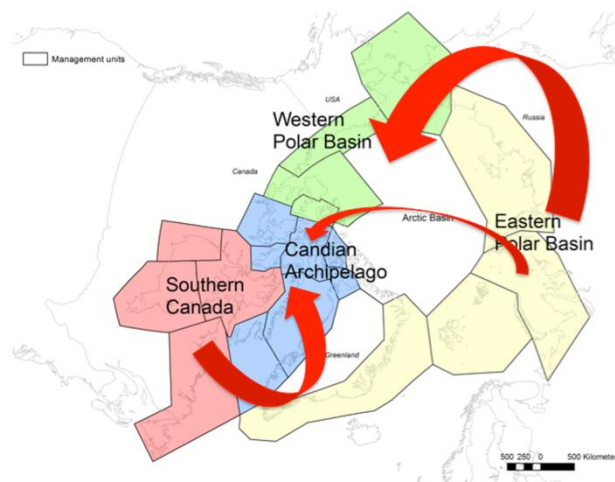
4. Incertitudes

Nombreuses, les incertitudes résultent de la variabilité complexe des processus démographiques et génétiques, des propriétés des génomes (taux de mutation, interactions entre gènes, degré de variabilité génétique, dérive génétique, potentiels de plasticité), de la sensibilité environnementale des paramètres démographiques (effets contrastés des changements globaux et des relations biotiques), et enfin de la dynamique des interactions avec les autres populations de l'écosystème. Différentes méthodes de modélisation permettent d'intégrer ces différents mécanismes et d'inférer les risques d'extinction des populations. Ces méthodes exigent souvent une grande quantité d'informations, qui n'est disponible que pour un nombre restreint d'espèces, le plus souvent avec un haut niveau d'incertitude. Leur principal écueil est qu'elles ne peuvent que très difficilement tenir compte des variations des interactions interspécifiques, comme la compétition, la prédation ou le mutualisme, ou de leur sensibilité au changement climatique. Une forte activité de recherche est néanmoins dévolue actuellement à la modélisation des effets potentiels des changements climatiques, mais, tout comme en sismologie par exemple, il est difficile de passer d'un diagnostic général à des prédictions ciblées.

Démo-génétique de l'ours polaire

L'ours polaire *Thalarctos maritimus*, dont les effectifs sont encore conséquents, est un exemple frappant d'espèce spécialisée en milieu extrême. Les modifications actuellement rapides de son environnement posent la question de sa survie au-delà du XXI^e siècle. Cette espèce se prête particulièrement bien à la modélisation, car son habitat, la banquise, a une sensibilité forte et modélisable au changement climatique. L'espèce, dont l'effectif est de l'ordre de 25 000 individus est

constituée d'une vingtaine de populations, structurées en 4 ensembles génétiques. Leur dynamique, et leur sensibilité au changement climatique varient mais la plupart sont en décroissance. Les deux populations les mieux connues ont été scénarisées. Un mécanisme majeur, intégratif, de l'impact du climat est le budget alimentaire. Il détermine la taille des portées et la probabilité de survie des juvéniles. Il dépend de la dynamique de la banquise, qui détermine la durée de la saison de chasse, la probabilité de rencontre entre partenaires sexuels – cette dernière dépendant de la taille et de la fragmentation de la banquise, deux facteurs qui interviennent de manière inverse. Les années de réchauffement important s'accompagnant d'une fonte exceptionnelle de la banquise durant l'été, auraient un impact démographique majeur. L'analyse des flux génétiques suggère que la rétraction de l'aire de distribution de l'ours polaire, anticipée par les modèles, est en cours. La faible plasticité de cette espèce spécialisée et la tendance générale au « conservatisme de niche » (fiche 2.1) ne laissent pas augurer de réelles possibilités de compensation.



Flux génétiques récents chez l'ours (entre 3 et 10 générations). L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité des flux, qui se font en direction des zones considérées comme « refuges » de l'ours blanc. D'après Peacock *et al.*, 2015.

Les résultats de ces modèles entraînent la recommandation de considérer cette espèce comme menacée selon l'ESA (loi des États-Unis sur les espèces menacées), par le service américain de la Faune (USFWS). Liées notamment aux conséquences sur les restrictions de la chasse, des controverses sont apparues du fait de l'incertitude inhérente aux scénarios climatiques, aux modèles associés, cette incertitude étant plus grande que dans les cas usuels traités par l'USFWS.

Références bibliographiques

Ozgul A., Childs D. Z., Oli M. K., Armitage K. B., Blumstein, D. T., Olson L. E., Tuljapurkar S. et Coulson T. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, **466**: 482-487.

Peacock E., Sonsthagen S. A, Obbard ME, Boltunov A, Regehr E. V, *et al.* (2015). Implications of the Circumpolar Genetic Structure of Polar Bears for Their Conservation in a Rapidly Warming Arctic. *PLoS ONE*, **10** (1): e112021.

Denis Couvet

Enseignant-chercheur

UMR CESCO, MNHN-CNRS-UPMC

MNHN, Département Écologie et gestion de la biodiversité

Centre d'Écologie et des sciences de la conservation

43 rue Buffon CP 135

75005 Paris

couvet@nhm.fr

Franck Courchamp

Directeur de recherche

Écologie systématique évolution, université Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, université Paris-Saclay

Laboratoire ESE

Université Paris-Sud XI

Bâtiment 362

91405 ORSAY Cedex

franck.courchamp@u-psud.fr

Fiche 2.3

Déplacement d'aires de répartition

Isabelle Chuine

Les individus d'une espèce se répartissent spatialement à la surface de la Terre en fonction de barrières géographiques et de l'adéquation des conditions environnementales (en particulier celles relatives au sol et au climat) à leur physiologie propre. Si ces conditions changent, les individus vont se distribuer autrement de manière à maintenir des conditions favorables à leur survie et reproduction.

- La répartition géographique potentielle d'une espèce est l'expression géographique de sa niche écologique. La niche écologique, primitivement définie comme l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles les individus d'une espèce sont capables de survivre et se reproduire indéfiniment, recouvre dans la définition actuelle l'ensemble des valeurs de certains traits (des caractères comme par exemple la capacité maximale d'endurcissement au gel pour une plante) permettant aux individus de survivre et se reproduire dans des conditions environnementales données (Higgins *et al.*, 2012). Cette définition plus opérationnelle permet notamment de comprendre que la niche écologique d'une espèce peut évoluer sous l'effet d'une pression de sélection (ex. climat).
- La définition de la niche basée sur les traits a permis de développer des modèles simulant le fonctionnement des organismes dans des conditions environnementales données pour prédire l'aire de répartition d'une espèce (Chuine et Beaubien, 2001 ; Régnière *et al.*, 2012 ; Kearney *et al.*, 2010). Par exemple, pour les plantes, ces modèles simulent en fonction des conditions météorologiques et pédologiques le déroulement du cycle annuel de développement, la croissance, les niveaux de résistance à des stress et les dommages occasionnés, desquels découlent le succès de reproduction et la probabilité de survie. Ce type de modèle a été développé aussi bien pour les plantes que les animaux ectothermes et endothermes.
- Les traits pris en compte dans ces modèles, c'est-à-dire les traits définissant la niche écologique, sont souvent des traits dont les valeurs varient en fonction des conditions environnementales, c'est-à-dire qu'ils sont plastiques (ex. date de floraison, date de ponte ; voir la fiche 1.5), mais aussi des traits fortement soumis à la sélection naturelle qui montrent de l'adaptation locale.
- Ces modèles, lorsqu'ils utilisent les scénarios usuels des modèles climatiques, montrent que les conditions climatiques favorables au maintien de chaque espèce vont poursuivre leur déplacement vers les pôles et les sommets au cours du prochain siècle (figure). Ainsi les conditions climatiques aux marges tournées vers les tropiques deviennent défavorables à la survie de l'espèce alors que celles aux marges tournées vers les pôles y deviennent favorables.

- Lorsque ces modèles sont couplés à des modèles simulant les capacités de migration des espèces, ils montrent que les espèces à taux de dispersion très limité telles que les arbres, ne pourront pas suivre le déplacement de leur répartition potentielle. Ces espèces n'auront pas le temps de coloniser les nouveaux territoires dont les conditions climatiques deviennent favorables à leur maintien, compte tenu de leur faible vitesse de migration, de la vitesse du changement climatique et des barrières à la migration engendrées par les changements d'utilisation des terres. Ce décalage attendu entre climat et aire des espèces souligne l'importance des dispositifs mis en place par l'homme pour aider les espèces à migrer (corridors ou migration assistée). La surface occupée par ces espèces va donc inévitablement diminuer. Ainsi, en ce qui concerne la forêt, on peut s'attendre à une perte de diversité spécifique temporaire (de quelques décennies à quelques siècles) du fait que les populations qui vont disparaître d'un lieu donné ne pourront pas être remplacées rapidement par les espèces plus thermophiles.
- Actuellement, ces modèles sont couplés à des modèles d'évolution de manière à tenir compte dans les simulations de l'évolution des traits déterminants la niche sous l'effet du changement climatique dans les siècles à venir, c'est-à-dire du potentiel d'adaptation *via* l'évolution génétique des traits (fiche 2.1).

Incertitudes : limites des connaissances sur ce mécanisme

Les incertitudes actuelles sur les capacités des espèces à suivre leur niche climatique résident principalement dans les limites de nos connaissances sur les vitesses de dispersion, et celles des processus démographiques relativement à la vitesse de changement du climat (fiche 2.2), et sur les capacités d'évolution génétique des traits déterminant la niche (fiche 2.1).

L'exemple du Hêtre, *Fagus sylvatica*, est particulièrement instructif. A la fin du dernier épisode glaciaire, l'espèce a progressé de 300 à 600 m par an vers le Nord (Saltré *et al.*, 2013). Une augmentation de 2 degrés en un siècle, correspondant à un déplacement climatique d'environ 300 km vers le Nord, induira un déplacement de sa répartition potentielle de 3 km/an, c'est-à-dire bien au-delà de ses capacités de dispersion. Il est donc indispensable de tenir compte de ces capacités dans la modélisation de l'effet du changement climatique car elles seront inévitablement un facteur limitant. Cependant, la niche écologique n'a pour le moment pu être caractérisée de façon fonctionnelle que pour quelques dizaines d'espèces de plantes et d'animaux du fait de la quantité importante d'information nécessaire. Obtenir de telles caractérisations fonctionnelles de la niche pour la majorité des espèces représente un réel défi pour la communauté des écologues qui nécessite de mettre en œuvre de nouvelles méthodologies de travail, mais aussi de réussir le pari des bases de données environnementales et biologiques ouvertes telles que DataOne (<https://www.dataone.org/what-dataone>).

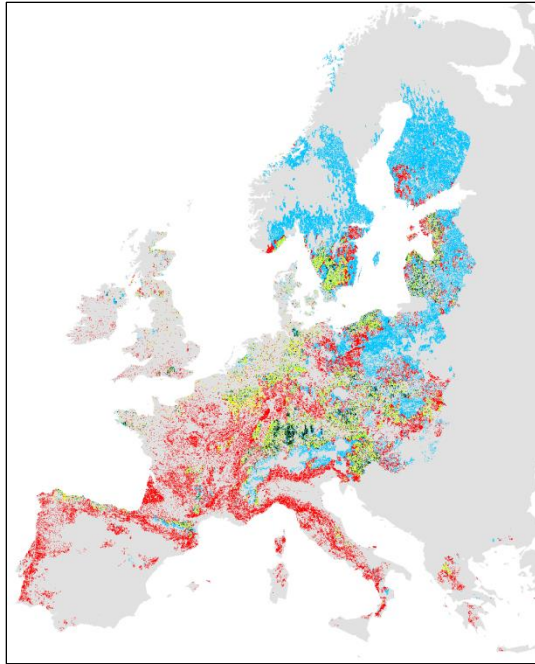


Figure. Changement d'aire de répartition du hêtre simulé pour 2100 selon des scénarios climatiques et d'utilisation des terres médians (d'après Saltré *et al.*, 2015). Le modèle d'aire de répartition PHENOFIT basé sur les traits d'histoire de vie de l'espèce tient notamment compte du potentiel de migration de l'espèce. Rouge : disparition de l'espèce ; jaune : diminution de la densité de population ; vert : augmentation de la densité de population ; noir : apparition de l'espèce ; bleu : aire favorable à l'espèce non colonisée. Les surfaces qui seront colonisées par le hêtre à la marge nord de sa répartition (noir) sont bien plus petites que celles où le hêtre pourrait vivre (bleu). Les zones où le hêtre s'éteint (rouge) réellement sont plus grandes que les zones où le climat devient défavorable à sa survie du fait de l'occurrence d'événements climatiques extrêmes à la fin du XXI^e siècle dont la fréquence est trop grande pour permettre au hêtre de recoloniser lors d'années plus favorables.

La biogéographie fonctionnelle est un champ disciplinaire très récent dont les premiers travaux ont à peine quinze ans. Des exemples bien documentés établissant la relation entre un changement de répartition géographique dû au changement climatique et un changement dans les valeurs de traits d'une espèce concernent pour le moment essentiellement des insectes, espèces mobiles à temps de génération court. Un exemple bien documenté en France concerne la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*). Cette espèce méditerranéenne est en train de remonter vers le nord de la France à la vitesse de 5,6 km/an. Cette progression résulte d'une augmentation de la probabilité de survie hivernale des larves à la faveur de séries d'hiver doux dans des régions où elles n'arrivaient pas à survivre auparavant. Celle-ci dépend de la température à l'intérieur du nid qui doit être supérieure à 0 °C pendant la nuit et 9 °C pendant le jour pour permettre aux larves de s'alimenter et survivre à l'hiver comme l'ont montré des travaux couplant observation, expérimentation *in natura* et modélisation (Battisti *et al.*, 2005 ; Buffo *et al.*, 2007). Ces conditions thermiques hivernales se rencontrent bien plus au nord qu'auparavant permettant la survie de cette espèce qui peut maintenant y effectuer l'ensemble de son cycle de développement.

Références bibliographiques

- Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A., Roques A., Larsson S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, **15**: 2084–96.
- Buffo E., Battisti, A., Stastny, M., Larsson, S. (2007). Temperature as a predictor of survival of the pine processionary moth in the Italian Alps. *Agricultural and Forest Entomology*, **9**: 65–72.
- Chuine I., Beaubien E. (2001). Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, **4**: 500-510.
- Higgins S. I., O’Hara R. B., Römermann C. (2012). A niche for biology in species distribution model. *Journal of Biogeography* (special Issue), **39**: 2091-2095.
- Kearney M. R., Briscoe N. J., Karoly D. J., Porter, W. P., Norgate N., Sunnucks P. (2010). Early emergence in a butterfly causally linked to anthropogenic warming *Biology Letters*, **6**: 674-677.
- Régnière J., Saint-Amant R., Duval P. (2012). Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, **14**: 1571-86.
- Saltré F., Saint-Amant R., Gritti E. S., Brewer S., Gaucherel C., Davis B. A. S., Chuine I. (2013). Climate or migration: what limited European beech post glacial colonization? *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 1217-1227.
- Saltré F., Duputié A., Gaucherel C., Chuine I. (2015). How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology*, **21**: 897-910.

Isabelle Chuine

Directrice de recherche CNRS
Centre d’Écologie Fonctionnelle et Evolutive

CNRS, 1919 Route de Mende
34293 Montpellier cedex 5

Fiche 2.4

Les fluctuations de la biodiversité dans le « temps long » : méthodes d'estimation et impact des climats

Philippe Janvier

La quantification de la biodiversité et de ses fluctuations au cours du Phanérozoïque, de la période actuelle à -541 millions d'années (Ma), est actuellement obtenue à partir de deux grands types de bases données et de protocoles permettant de construire des « courbes de diversité ». La plupart suggèrent une croissance épisodique de la biodiversité, entrecoupée de quelques périodes d'extinction, ou « crises » soudaines. Cependant, ces estimations ne sont pas exemptes de biais qui, sans remettre en question l'importance de quelques extinctions en masse, jettent un doute sur l'augmentation constante, voire exponentielle, de la biodiversité. Ces grandes crises de la biodiversité ont généralement eu lieu à des échelles de temps et avec une ampleur bien différentes de la crise que nous vivons, mais certains des processus adaptatifs impliqués dans les cas de changement climatiques paraissent avoir été comparables à ceux que nous constatons actuellement.

Étudiées depuis plus de 200 ans, les archives sédimentaires de la Terre et les fossiles qu'elles livrent ont très tôt permis de mettre en évidence d'importants changements dans les faunes et les flores fossiles qui permettent la démarcation entre les ères ou les périodes géologiques, caractérisée par l'apparition ou la disparition plus ou moins rapide de taxons (= groupes d'espèces nommés). Depuis les années 1980, les paléontologues ont tenté de quantifier l'ampleur des fluctuations de la biodiversité et leurs rythmes (taux relatifs d'apparition/extinction) au cours du temps géologique, ses éventuelles causes climatiques et surtout celles des extinctions en masse qui surprennent par leur rapidité à l'échelle géologique. En somme, il s'agissait de « comptabiliser » les espèces et les taxons avec une résolution temporelle la plus fine possible, mais qui peut être difficilement meilleure que quelques millions d'années (Ma).

Les « courbes de diversité » : méthodes et résultats

Il existe actuellement deux méthodes pour évaluer les fluctuations de la biodiversité au cours du temps géologique et qui toutes deux résultent en des « courbes de diversité ». La première est celle de J. Sepkoski (1981, 1984, 2002) toujours utilisée par de nombreux auteurs (Benton, 1995 ; Courillot et Gaudemer, 1996), malgré les nombreux biais dénoncés par les systématiciens (Patterson et Smith, 1989 ; Smith, 2007), notamment l'utilisation de catégories linnéennes de rang supérieur à l'espèce (ex : « famille », « genre » ; Fig. A-C) qui, pour Sepkoski, semblaient avoir, sinon une réalité phylogénétique, du moins une assez bonne cohérence en termes d'adaptation et d'écologie. La seconde méthode est celle de J. Alroy (Alroy *et al.*, 2008) qui procède d'un protocole plus précis (« subsampling », ou sous-échantillonnage) d'analyse des données issues de la « Paleobiology DataBase » et réduit considérablement les divers biais taxonomiques et biogéographiques d'échantillonnage (Smith, 2007), produisant ainsi des courbes de diversité assez différentes ; Fig. D).

Les courbes de diversité obtenues par le protocole de Sepkoski, tant pour les familles et genres d'animaux marins (Fig. A, B) que terrestres montrent à peu-près le même aspect : une augmentation plus ou moins rapide du nombre des taxons entre environ -540 et -440

Ma (organismes marins) ou vers 360 Ma (organismes terrestres), suivie d'une apparente période d'équilibre (plateau) jusqu'à la crise Permien-Trias (-252 Ma) puis la crise Trias-Jurassique (-200 Ma), à laquelle fait suite une forte augmentation de la biodiversité jusqu'à la période actuelle. La crise Crétacé-Paléogène (-66Ma, marquée notamment par la disparition des dinosaures non-aviens et des ammonites) apparaît, mais plus faiblement, avant la courbe fortement ascendante, (voire exponentielle selon certains) du Cénozoïque (à partir de -65 Ma), mais qui serait en fait une série de plateaux et de phases de croissance (Courty et Gaudemer, 1996) (Fig. C). Ceci a conduit certains chercheurs (Benton et Emerson, 2007) à considérer que la biodiversité actuelle est plus élevée qu'elle ne l'a jamais été et que sa diversification est sans limite, sauf cas de changement environnemental majeur d'origine éventuellement abiotique (ex. : volcanisme) qui occasionne parfois un léger « décrochement » dans la courbe.

En revanche, les courbes construites sur la base du protocole de Alroy estompent la forte augmentation de la diversité des métazoaires marins depuis le Mésozoïque et suggèrent plutôt une biodiversité globale assez proche de l'équilibre depuis 400 Ma, en dehors de quelques « pics » de diversité vers -400, -279, -160 et -100 Ma qui précèdent les crises biotiques et font apparaître ces dernières comme 'majeures' (Fig. 1D), comme le montre aussi dans une certaine mesure la courbe de Courty et Gaudemer (1996) (Fig. C). Les différences entre les courbes de diversité produites par ces deux protocoles de mesure de la biodiversité du passé semblent indépendantes de la quantité de taxons pris en compte, mais dépendent très fortement des biais d'échantillonnage et taxonomiques. Le protocole de Sepkoski appliqué à un corpus de données plus faible, mais sans tenir compte des biais d'échantillonnage, produira toujours la même courbe (Fig. E), montrant la croissance exponentielle de la biodiversité de vers -100 Ma à l'Actuel (« pull of the Recent ») (Alroy *et al.*, 2008).

Ces deux méthodes montrent toutefois toujours, avec une amplitude variable, l'existence de cinq crises biotiques principales (-445, -358, -252, -200 et -66 Ma), mais celle de J. Alroy (Fig. C) met surtout en évidence les pics d'augmentation de la biodiversité qui les précèdent et qui coïncident tous avec des augmentations de la température globale moyenne, mesurée à partir de données géochimiques (notamment O/O).

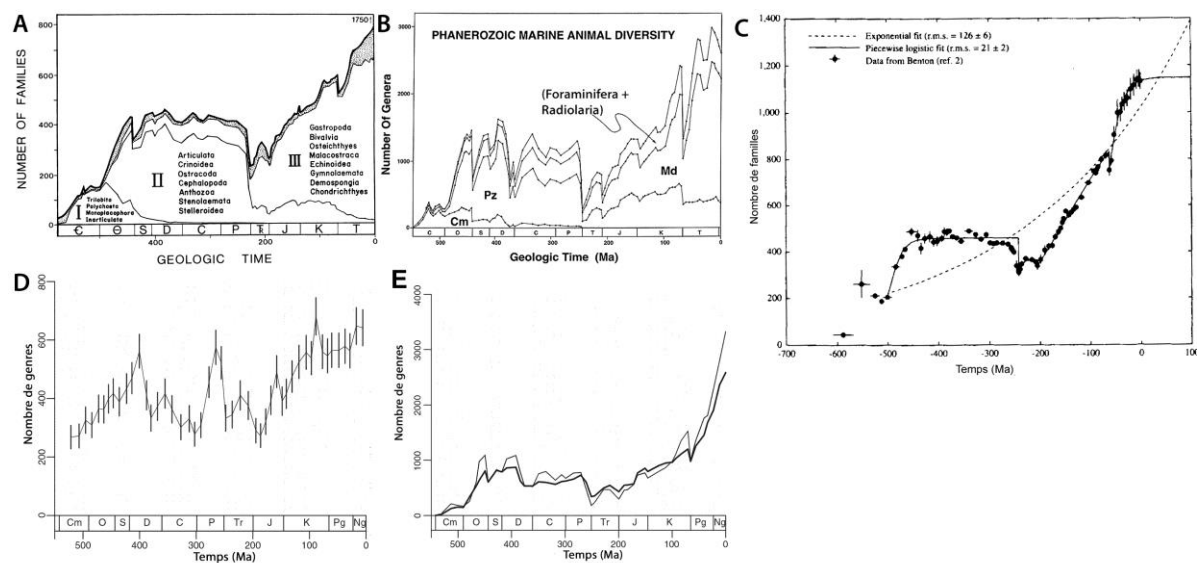


Figure – Courbes de diversité des invertébrés marins au Phanérozoïque. A, courbe dite « de Sepkoski » basée sur le comptage des familles d'après leurs dates d'apparition et de disparition (Sepkoski, 1981). B, courbe basée sur le comptage des genres selon le même protocole que la précédente (Sepkoski, 2000). C, courbe basée sur les données de Benton (1995) calculée selon une équation logistique Courtillot et Gaudemer (1996). D, courbe basée sur le comptage des genres selon le protocole de J. Alroy (« subsampling ») (Alroy *et al.*, 2008), soit la prise en compte des genres réellement observés dans chaque niveau stratigraphique, après correction des divers biais d'échantillonnage. D, Courbes de diversité des genres obtenues en appliquant le protocole de J. Sepkoski (soit, sans « subsampling ») avec sa base de données (Sepkoski, 1982) (trait fin) et celle de la PaleoBiology DataBase (trait épais). Seuls les biais taxonomiques ont été éliminés, mais pas les biais d'échantillonnage (Alroy *et al.*, 2008).

Autres biais méthodologiques intervenant dans la quantification de la biodiversité du passé

1. La question de la possibilité de préservation des organismes fossiles est évidemment cruciale dans ces analyses. Les gisements cambriens tels que Chengjiang et Burgess (-535 et -510 Ma) montrent que l'image que nous avons de l'« explosion cambrienne » des métazoaires serait bien différente si autant d'organismes sans squelette minéralisé n'y étaient pas exceptionnellement fossilisés grâce à leur protection par des voiles bactériens. Les courbes de diversité sont donc essentiellement basées sur le comptage des taxons présentant des tissus minéralisés, chitineux ou ligneux. Une grande part de la biodiversité du passé nous échappe donc pour le moment. Enfin, les périodes de « crises de biominéralisation » (vers -240 et -180 Ma) engendrent aussi des baisses de la biodiversité apparente dans le registre fossile.
2. La superficie des affleurements des sédiments fossilifères disponibles influe manifestement sur le nombre des taxons fossiles répertoriés (Smith, 2007). Les sédiments du Cénozoïque (65-0 Ma) sont plus abondants et accessibles que ceux du Mésozoïque (-252 à -65 Ma) qui, à leur tour, le sont plus que ceux du Paléozoïque (-540 à -251 Ma), du fait de l'érosion, la diagenèse et la tectonique. Nous avons donc plus de données sur la biodiversité du Cénozoïque que sur celle des périodes plus anciennes. De même, il y a un peu plus de spécialistes des faunes et flores cénozoïques et mésozoïques que paléozoïques. En outre, les spécialistes de groupes emblématiques (ex : vertébrés) sont souvent surreprésentés par rapport aux spécialistes de mollusques marins ou de plantes terrestres, ce qui introduit un déséquilibre dans la qualité de la connaissance du registre fossile.
3. La diversité taxonomique ou la disparité morphologique des taxons fossiles est d'autant plus

facile à estimer qu'elles sont proches de celles d'organismes actuels pour lesquels nous disposons des données abondantes et qui nous fournissent des « proxies » physiologiques ou écologiques pour l'interprétation des écosystèmes fossiles. Ainsi, les critères morphologiques de démarcation entre des espèces de mollusques cénozoïques, par exemple, sont sans doute voisins de ceux que nous utilisons pour les espèces actuelles (confirmés ou non par la phylogénomique), mais qu'en est-il pour des représentants paléozoïques de grands groupes éteints, comme les trilobites? Ainsi, plus les paléontologues taxonomistes ont accès à des référentiels actuels, plus ils ont tendance à multiplier le nombre des espèces fossiles, ce qui expliquerait en partie l'allure exponentielle de la courbe de Sepkoski à partir d'environ -100 Ma.

4. La prise en compte ou non des « lignées fantômes » modifie notablement le signal des courbes de diversité. Une lignée fantôme est une lignée dont les représentants ne sont pas conservés dans le registre fossile, mais qui devraient implicitement avoir existé depuis sa divergence d'avec son groupe frère fossile le plus récent. Par exemple, la lignée du coelacanthe actuel (*Latimeria*) présente une lignée fantôme de 160 Ma. En effet, aucun coelacanthe fossile n'est connu depuis 80 Ma, mais la phylogénie (basée sur les caractères morphologiques) des coelacanthes actuels et fossiles montre que le plus proche parent fossile de *Latimeria* est *Swenzia*, qui date de -160 Ma. Des espèces appartenant à la lignée de *Latimeria* ont donc dû exister depuis cette date, sans laisser de fossiles. Reconstituer les « lignées fantômes » implique la construction d'arbres phylogénétiques bien résolus et calibrés dans le temps, mais le fait de prendre en compte ou non ces lignées modifie notablement la quantification de la biodiversité pour une période donnée et l'ampleur des extinctions que l'on pourrait en inférer.

Que sait-on des processus d'adaptation de la biodiversité aux changements climatiques du passé ?

Depuis le début du Paléozoïque, les indicateurs fossiles des changements climatiques (glaciation ou réchauffement important) semblent être les mêmes que ceux que l'on constate dans la nature actuelle, avec toutefois une précision bien moindre sur le plan biogéographique ou physiologique et surtout avec une résolution temporelle bien inférieure à celle que nous pouvons atteindre pour les écosystèmes récents. La réponse des organismes fossiles aux changements climatiques passés est le plus souvent inférée sur la base de celle de taxons actuels phylogénétiquement proches (actualisme). On postule, par exemple, que des « coraux » paléozoïques éteints (tabulés, tétracoralliaires) avaient approximativement les mêmes exigences environnementales et climatiques que les actuels. Néanmoins, la connaissance de plus en plus précise des paléo-températures grâce à des indicateurs biogéochimiques, tant pour le domaine marin que terrestre, montre que ces inférences sont dans l'ensemble assez cohérentes.

Lors de phases les plus récentes de réchauffement climatiques, au Crétacé supérieur (-100 à -66 Ma) ou lors du Maximum Thermique Paléocène-Eocène (« PETM », -56 Ma) qui a vu la température atmosphérique moyenne globale augmenter de 6 °C et atteindre 23 °C en moins de 20 000 ans, on constate, comme actuellement, un déplacement des faunes et des flores vers les pôles, voire les atteignant. Pendant le PETM, on retrouve dans l'Arctique (Terre d'Ellesmere, 80°N) des faunes de crocodiles, de tortues et de grands mammifères presque identiques à celles qui peuplaient le Bassin Parisien à la même époque, sans déplacement relatif nord-sud notable de ces régions. De même, les faunes d'insectes et des flores proches de celles de l'Indonésie actuelle occupaient le Bassin Parisien. Dans les deux

cas, au Crétacé supérieur comme au PETM, le gradient thermique latitudinal restait faible de l'équateur aux pôles. Outre cette expansion des taxons vers les pôles, ces périodes de réchauffement sont souvent marquées par l'accroissement de la taille de certains organismes (notamment vertébrés, mollusques, plantes). Par contre, ce déplacement des faunes et des flores vers les pôles s'accompagne d'une recombinaison des taxons dans les écosystèmes et notamment de la mise en contact avec de nouveaux prédateurs, comme dans le cas des événements paléobiogéographiques (ex. : Isthme de Panama après les 50 Ma d'isolement de l'Amérique du Sud, collision Inde-Asie depuis 50 Ma), ce qui est la cause d'un taux d'extinction plus élevé et de remaniements écologiques majeurs. Au total, et malgré une résolution plus faible que celle des données actuelles (au mieux séculaires) sur les variations de la biodiversité moderne, les impacts des changements climatiques et environnementaux du passé semblent avoir été du même type que ceux que nous constatons actuellement, mais sans doute à un rythme beaucoup plus lent (sauf dans le cas de l'impact environnemental de certains événements volcaniques massifs à la fin du Crétacé qui sont inférieurs au siècle (Courtillet et Fluteau, 2014)) et en l'absence du facteur anthropique. Une des inconnues, pour laquelle nous n'avons pas de modèles récents, est le mécanisme d'adaptation des espèces (notamment végétales) aux nuits polaires en climat chaud dans les régions de très haute latitude (Spitzberg, nord Groenland, Antarctique). Un réchauffement comparable au PETM et avec la rapidité du réchauffement actuel aurait sans doute des conséquences catastrophiques pour les sociétés humaines actuelles et les écosystèmes polaires actuels, mais serait probablement sans effet notable, sinon bénéfique, pour beaucoup d'espèces, quoi qu'impliquant un profond remaniement des écosystèmes et donc des extinctions de certains taxons.

Enfin, les courbes de diversité sont focalisées sur le nombre des taxons ou des espèces, mais peu d'importance est donnée à l'abondance relative des individus dans au sein de chaque espèce (sauf selon le protocole d'Alroy). Les plus grandes crises biotiques (-252, -66 Ma) sont souvent suivies d'un pullulement de « taxons désastres » généralistes, peu diversifiés, voire monospécifiques, qui profitent des environnements désertés ou de la matière organique soudain disponible (« événements fongiques »). Une chute rapide de la biodiversité n'est donc pas forcément synonyme de disparition de la biomasse mais précède une phase de reconquête.

La recherche de protocoles et méthodes permettant la mise en évidence des fluctuations de la biodiversité fait appel à des outils statistiques et de calculs de plus en plus sophistiqués, mais doit en permanence prendre en compte de très nombreux biais (taxonomie, échantillonnage, etc.) liés au caractère incomplet des archives fossiles. Elle a cependant pu mettre en évidence au moins cinq crises biotiques importantes et préciser les étapes des processus de reconquête de la biodiversité qui leur fait suite. Il reste à savoir si la diversification croissante de la biodiversité depuis environ 150 ou 100 Ma est un artéfact taxonomique ou si la biodiversité est restée, tout en se renouvelant, dans un régime d'équilibre relatif depuis au moins les derniers 400 Ma, hormis pendant quelques 'pics' de diversité qui précèdent les grandes crises ponctuelles et les font apparaître comme majeures^(11,12). Toutefois ces recherches devraient tendre vers un niveau de résolution temporelle beaucoup plus fin, au plus 0,5 Ma (ce qui est déjà possible pour certaines tranches de temps, même très anciennes (Courtillet et Fluteau, 2014)), afin d'être comparable à celui utilisé dans l'étude des fluctuations enregistrées depuis l'émergence de l'homme, y compris les perturbations actuelles d'origine anthropique.

Références bibliographiques

- Alroy J. *et al.* (2008). Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science*, **321**: 97–100.
- Benton M. J. (1995). Diversification and extinction in the history of life. *Science*, **268**: 52–58.
- Benton M. J. (2010). The origins of modern biodiversity on land. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **365**: 3667–3679.
- Benton M. J. et Emerson B.C. (2007). How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. *Palaeontology*, **50**: 23-40.
- Courtillot V. et Gaudemer Y. (1996). Effect of mass extinctions on biodiversity. *Nature*, **381**: 146-147.
- Courtillot V. et Fluteau F. (2014). A review of the embedded time scales of flood basalt volcanism with special emphasis on dramatically short magmatic pulses. In G. Keller and A. Keller (eds), *Volcanism, Impacts and Mass Extinctions: Causes and Effects*, Geological Society of America Spec. Paper 505, doi:10.1130/2014.2505(15).
- Patterson C. et Smith A. B. (1989). Periodicity in extinction: the role of systematics. *Ecology*, **70**: 802-811.
- Sepkoski J. J. (1981). A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, **7**: 36-53.
- Sepkoski J. J. (1982). A compendium of fossil animal marine families. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, **51**: 1-125.
- Sepkoski J. J. (1984). A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, III: Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10**: 246–267.
- Sepkoski J. J. (2000). Crustacean biodiversity through the Marine fossil record. *Contributions to Zoology*, **64**: 213-222.
- Sepkoski J. J. (2002). A compendium of fossil animal marine genera. *Bull. Amer. Paleont.*, **363**: 1-560.
- Smith A. B. (2007). Marine diversity through the Phanerozoic: problems and prospects. *J. Geol. Soc.*, **164**: 732-745.

Ouvrage de vulgarisation

De Wever P. et David B. (2015). *Biodiversité de Crise en Crise*. Albin Michel, Paris.

Philippe Janvier

Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR7207)
Muséum national d'histoire naturelle (Sorbonne Universités)
philippe.janvier@mnhn.fr

Fiche 3.1

Mécanismes de réassemblage des communautés terrestres

Wilfried Thuiller

L'étude de l'impact du changement climatique sur la biodiversité est souvent réalisée au niveau des espèces mais ces dernières n'existent que par les caractéristiques de leur environnement et les interactions qui se sont établies entre elles. La disparition ou l'apparition d'une ou plusieurs espèces va donc modifier la dynamique et les fonctions de ces assemblages dans les écosystèmes. La recherche sur les modèles prospectifs de biodiversité se focalise sur la prise en compte explicite de ces interactions à différents niveaux trophiques.

1. De l'espèce aux pools régionaux de biodiversité.

La biodiversité est souvent mesurée par le nombre d'espèces observées dans un relevé, un habitat ou une région. On définit un pool régional comme toutes les espèces connues d'une région (Cornell et Harrison, 2014). L'histoire géologique et climatique a façonné, sélectionné et fait évoluer au cours du temps ce pool, ainsi que les caractéristiques et les fonctions des espèces. Au niveau d'une parcelle ou d'un écosystème, la coexistence des espèces résulte de mécanismes de filtrage climatique (les espèces adaptées aux conditions locales survivent), de dispersion (les espèces qui ont atteint cet écosystème) et d'interactions biotiques (les espèces qui arrivent à coexister avec les autres, à se nourrir et se reproduire persistent). Ces processus hiérarchiques façonnent la diversité d'un écosystème. On peut ainsi définir et quantifier la diversité d'un système par le nombre d'espèces, mais aussi par sa diversité fonctionnelle (la diversité des fonctions qui renseigne sur la fonctionnalité de l'écosystème, donc son aptitude à fournir des services écosystémiques), ou sa diversité phylogénétique (la diversité en lignées évolutives qui renseigne sur l'héritage évolutif d'un écosystème).

2. Impacts potentiels du changement climatique sur la biodiversité – scénarisation

Face à un changement climatique, les espèces ont trois types de réponses non-exclusives : i) traque à l'habitat (migration vers des conditions favorables), ii) ajustement phénotypique (plasticité, par exemple un changement phénologique), iii) ou évolution micro-évolutive de traits qui leur permettent de survivre dans ces nouvelles conditions. L'histoire passée (ex. : cycles de glaciation – déglaciation) nous a montré que la traque de l'habitat favorable était une réponse clé à la survie des espèces. C'est pour cette raison que les chercheurs construisent des modèles d'aires de répartition au niveau de l'espèce (voir fiche 2.3). Ces modèles qui le plus souvent allient le formalisme mathématique à la connaissance empirique proposent des scénarios de réponse des espèces à divers scénarii climatiques. En combinant ces projections par espèce au niveau d'un pool régional ou continental ou au sein d'un habitat, ces modèles permettent ensuite de faire des projections des conséquences potentielles du changement climatique sur la biodiversité, qu'elle soit exprimée par le nombre d'espèces, la diversité fonctionnelle (Buisson *et al.*, 2013 ; Thuiller *et al.*, 2014) ou la diversité phylogénétique (Pio *et al.*, 2014 ; Thuiller *et al.* 2011).

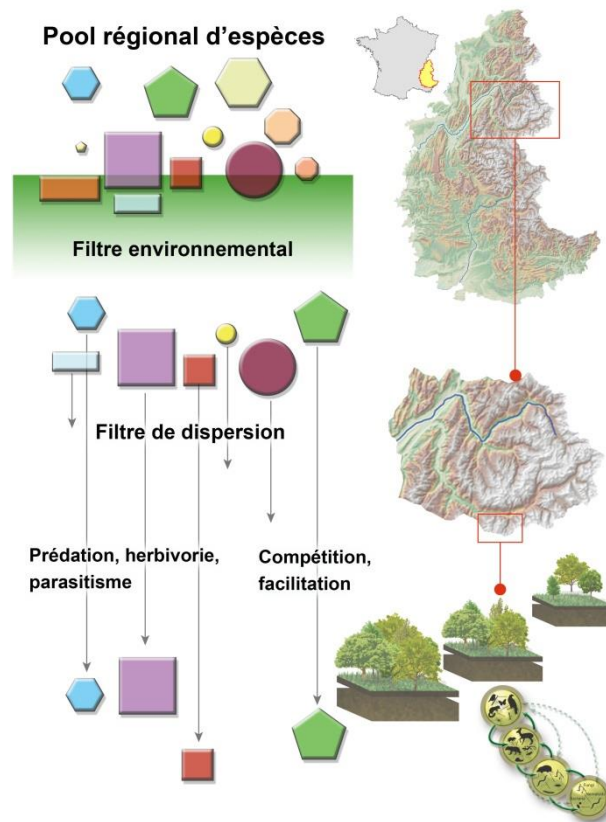


Figure – Succession de mécanismes gouvernant l'assemblage des espèces à partir d'un pool régional. L'histoire géologique et évolutive a façonné la répartition des grands groupes d'espèces à travers le monde et à échelle régionale (ex : pool régional d'espèces). Les communautés ensuite observées dans un habitat donné résultent d'une première sélection par l'environnement (seules les espèces tolérant les conditions persistent), par la dispersion (seules les espèces ayant pu atteindre cet habitat peuvent y persister) mais aussi par les interactions biotiques. Ces interactions biotiques influent à deux niveaux : au sein d'un même niveau trophique via la compétition ou la facilitation, mais aussi entre niveaux trophiques en conditionnant la disponibilité des ressources, le flux d'énergie, la dispersion ou la pollinisation, ou encore en générant des perturbations comme l'herbivorie ou le parasitisme. Tous ces mécanismes sont responsables d'un assemblage d'espèce à un temps donné.

3. Limites des approches actuelles dues aux manques de connaissance

La plupart des approches actuelles considèrent le milieu (climat et/ou usages des sols) comme le facteur clé de la réponse des espèces, les interactions entre espèces étant le plus souvent ignorées. Toutefois, la théorie écologique et de nombreuses preuves empiriques et expérimentales montrent l'importance majeure des interactions entre les espèces (ex. : un prédateur et sa proie, un pollinisateur et la fleur qu'il visite, un parasite et son hôte), ces interactions pouvant jouer un rôle important sur la réponse attendue au changement climatique (Van der Putten *et al.*, 2010). Des espèces très similaires peuvent avoir du mal à coexister, car elles utilisent les mêmes ressources, d'autres en revanche sont étroitement interdépendantes, d'autres enfin dépendent de ressources très spécifiques. Les découplages et les réassemblages potentiels dus au changement climatique risquent de fondamentalement modifier ces interactions qui sont encore mal connues. L'écologie prédictive se heurte ici à la fois à des lacunes théoriques et empiriques sur les réseaux spatialisés d'interactions entre espèces.

4. Vers une prise en compte explicite des interactions

L'ère du « Big Data » et des statistiques de traitement de l'information de réseau, mais aussi la toujours plus grande mise à disposition en archives ouvertes des connaissances et données écologiques permettent aujourd'hui l'émergence de prototypes de modèles intégrés qui déboucheront sur la prise en compte des réseaux d'interactions entre espèces et la création de modèles prospectifs plus robustes et moins biaisés (Purves *et al.*, 2013). Toutefois, plus complexe ne rime pas avec plus réaliste et un gros effort de validation, de tests, d'analyse de sensibilité des approches devra être entrepris avant que ces modèles puissent être utilisés pour la conservation et la gestion de la biodiversité.

Les modèles prospectifs de l'impact des changements climatiques sur la diversité des vertébrés européens tendent à suggérer une homogénéisation écologique en raison de la prolifération d'espèces généralistes au dépens d'espèces spécialistes, mais aussi d'une baisse des diversités fonctionnelles et phylogénétiques Thuillier *et al.*, 2011). Peu d'extinctions d'espèces au niveau Européen sont attendues mais une disparition des particularités locales est à prévoir, notamment dans les paysages de montagne vulnérables à une infiltration de la faune et de la flore communes avec, à terme, un remplacement d'espèces spécifiques de ces paysages. Les zones protégées européennes, qui ne sont déjà pas forcément optimales pour la préservation de la faune et de la flore, devront être repensées (Thuillier *et al.*, 2015).

Références bibliographiques

- Buisson L. *et al.* (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Glob. Change Biol.*, **19**: 387-400.
- Cornell H. V. et Harrison S. P. (2014). What Are Species Pools and When Are They Important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**: 45-67.
- Pio D. V. *et al.* (2014). Climate change effects on animal and plant phylogenetic diversity in southern Africa. *Glob. Change Biol.*, **20**: 1538-1549.
- Purves D. W. *et al.* (2013). Time to model all life on Earth. *Nature*, **493**: 295-297.
- Thuillier, W. *et al.* (2011). Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature*, **470**: 531-534.
- Thuillier, W. *et al.* (2014). The European functional tree of bird life in face of global change. *Nature Communications*, **5**: 3118, DOI: 3110.1038/ncomms4118
- Thuillier *et al.* (2015). Conserving the functional and phylogenetic trees of life of European tetrapods. *Philos. Trans. R. Soc. Lon. B, Biol. Sci.*, **370** (1662): 20140005.
- Van der Putten W.H. *et al.* (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philos. T. R. Soc. Lon. B.*, **365**: 2025-2034.

Wilfried Thuillier

Directeur de recherche CNRS

Laboratoire d'Écologie Alpine, Université Grenoble Alpes, CNRS

wilfried.thuillier@univ-grenoble-alpes.fr

Fiche 3.2

Mécanismes d'adaptation au niveau des écosystèmes marins – réorganisation fonctionnelle des assemblages d'espèces et événements extrêmes

David Mouillot

L'amplitude et la vitesse des changements environnementaux attendus dans l'ensemble des océans du globe n'auront pas eu d'équivalent au cours des derniers 20 millions d'années, et sont susceptibles de modifier la structure taxinomique mais aussi fonctionnelle des communautés biologiques. À ces grandes tendances s'ajoute aussi l'augmentation de l'intensité et de la fréquence des événements extrêmes (anoxie, chocs thermiques) qui entraînent de fortes mortalités et parfois des modifications durables des écosystèmes marins. Le défi est donc d'identifier les changements majeurs pour la diversité spécifique et d'anticiper la structure des futurs réseaux trophiques et les conséquences pour les cycles de nutriments.

1. Une mer de changements

Les surplus de CO₂ et autres gaz à effet de serre dans l'atmosphère ont été associés à l'augmentation de température et la diminution du pH dans tous les océans du globe, même si de fortes disparités régionales existent. Une décroissance de 0,1 unité de pH est déjà observée depuis l'ère industrielle entraînant une plus faible disponibilité du carbonate de calcium nécessaire à la calcification du squelette pour les coraux, coquillages et une partie du zooplancton (Gattuso *et al.*, 2015). En réponse au réchauffement, la circulation océanique et la stratification des eaux sont modifiées avec des conséquences sur la concentration en oxygène et la productivité primaire (Mora *et al.*, 2013). Globalement la magnitude et la vitesse des changements observés n'ont pas eu d'équivalent au cours des derniers 20 millions d'années. Par exemple la décroissance de 0,1 unité de pH au cours du dernier siècle est à comparer aux diminutions de ~0,002 unités par siècle lors du dernier événement de déglaciation du Pléistocène au cours duquel la teneur en CO₂ atmosphérique a augmenté de 30 % (Hönisch *et al.*, 2012).

2. Une réorganisation des assemblages d'espèces

Les assemblages marins sont principalement façonnés par l'histoire évolutive de leur bassin qui définit un pool régional d'espèces et de fonctions écologiques⁴. Ensuite les processus contemporains modifient la structure de ces assemblages sur des échelles d'espace et de temps plus réduites (Naeem *et al.*, 2012). Ainsi, même si moins documentée qu'en milieu terrestre, la redistribution spatiale des espèces marines sous changements climatiques récents est déjà largement amorcée pour la plupart des taxons avec un déplacement vers des eaux plus froides (Poloczanska *et al.*, 2013). Les modèles de niche anticipent donc une perte de biodiversité à l'équateur et un gain en zone tempérée ou arctique selon les scénarios IPCC-RCP 4.5 (optimiste : stabilisation des émissions) et 8.5 (pessimiste : augmentation des émissions) avec 1° de résolution spatiale (Garcia Molinos *et al.*, 2015). Un changement dans la structure des réseaux trophiques de la mer de Barents est aussi démontré depuis 2004 sous l'influence de poissons migrant de la région boréale vers la région arctique (Kortsch *et al.*, 2015). Cette réorganisation spatiale s'accompagne également de changements phénologiques comme les dates de migration ou de reproduction qui vont

impacter la dynamique temporelle des assemblages et conduire à la désynchronisation des relations prédateurs-proies. Les modèles peuvent fournir des prédictions robustes de ces réorganisations taxonomiques d'assemblages (Garcia Molinos *et al.*, 2015) mais restent encore largement insuffisants concernant leurs conséquences fonctionnelles.

3. Le fonctionnement des nouveaux assemblages

Tout l'enjeu est désormais de mieux prévoir comment les futurs assemblages d'espèces vont fonctionner alors qu'ils n'ont pas d'analogues contemporains. Ces assemblages sont constitués d'espèces qui n'avaient jamais coexisté auparavant et qui évoluaient sous d'autres conditions environnementales. Il s'agit de mieux comprendre les interactions entre espèces ainsi que les flux de matières et de nutriments qui vont réguler le fonctionnement de ces futurs écosystèmes. La modélisation doit nous permettre, à partir d'interactions réalisées par le passé ou actuellement, de pouvoir inférer les futures interactions au sein d'assemblages en pleine réorganisation. Par exemple les relations trophiques en milieu marin sont principalement liées à la taille des organismes (les gros mangent les petits). En se basant sur une modélisation des interactions proie-prédateur nous pouvons par exemple prédire la structure trophique des futurs assemblages de poissons en Méditerranée où de nombreuses espèces vont migrer (Albouy *et al.*, 2014). En complément une meilleure connaissance des nutriments stockés et recyclés par les individus des différentes espèces doit nous permettre d'inférer le fonctionnement des écosystèmes à partir de la structure des assemblages (Allgeier *et al.*, 2015). Ainsi la structure en taille et la diversité en espèces de poissons permettent de prédire le stockage et le recyclage de l'azote et du phosphore qui sont à la base de la production primaire et qui régulent la compétition algues-coraux (Allgeier *et al.*, 2014). L'intégration des interactions ou du recyclage des nutriments aux modèles de « niche » (fiche 2.3) devrait faire émerger une nouvelle génération d'outils prédictifs du fonctionnement des nouveaux assemblages sous contraintes (climat ou pêche).

4. La variance plus que la moyenne : une prise en compte des événements extrêmes

Au-delà des tendances à long terme, l'ampleur et la fréquence des événements extrêmes, notamment des épisodes brutaux de réchauffement, tels qu'El Niño, devraient s'intensifier avec l'émission de gaz à effets de serre (Cai *et al.*, 2014). Ces événements extrêmes devraient induire de fortes modifications du fonctionnement des écosystèmes marins. En effet si l'acclimatation progressive des organismes laisse suggérer un pouvoir adaptatif important, la tolérance aux événements extrêmes semble bien plus réduite (Palumbi *et al.*, 2014). On observe ainsi une augmentation récente des événements de forte mortalité pour les poissons et invertébrés marins suite aux stress climatiques ou aux crises anoxiques (chute brutale de l'oxygène dissous) (Fey *et al.*, 2015) (fiche 5.3). Une meilleure connaissance des réponses fonctionnelles des organismes aux événements extrêmes reste un enjeu majeur. Cela nécessitera de nouvelles expérimentations permettant d'établir ces seuils critiques alors que la modélisation pourrait un jour permettre d'estimer la probabilité de dépasser ces seuils suivant différents scénarios d'émissions.

La température moyenne annuelle de la surface de l'eau devrait s'élever de 2,8 °C en mer Méditerranée d'ici 2100 selon le scénario médian (ni optimiste ? ni pessimiste) A2 de l'IPCC. Cette augmentation modifierait la distribution géographique de nombreuses espèces côtières en se basant sur un modèle de niche à 0,1° de résolution spatiale. Ainsi 54 des 256 espèces n'auraient plus de niche climatique favorable et pourraient disparaître avec notamment un fort effet « cul-de-sac » en mer Adriatique qui agirait tout d'abord comme un refuge pour les espèces d'eau froide puis comme une trappe à extinction lors de son réchauffement (Lasram *et al.*, 2010). Au-delà cette perte de diversité taxonomique, la diversité des liens trophiques proie-prédateur diminuerait sur 73,4 % des côtes avec un nombre moyen d'espèces de proies par prédateur qui passerait de 30 actuellement à moins de 26 (Albouy *et al.*, 2014). En effet ce sont les espèces à la base du réseau trophique (par exemple le gobies) qui seraient les plus vulnérables au changement climatique induisant une perte de diversité de proies pour les niveaux trophiques supérieurs (par exemple les mérous). L'impact sur leur productivité reste difficile à prévoir. L'impact sur leur productivité reste difficile à prévoir.

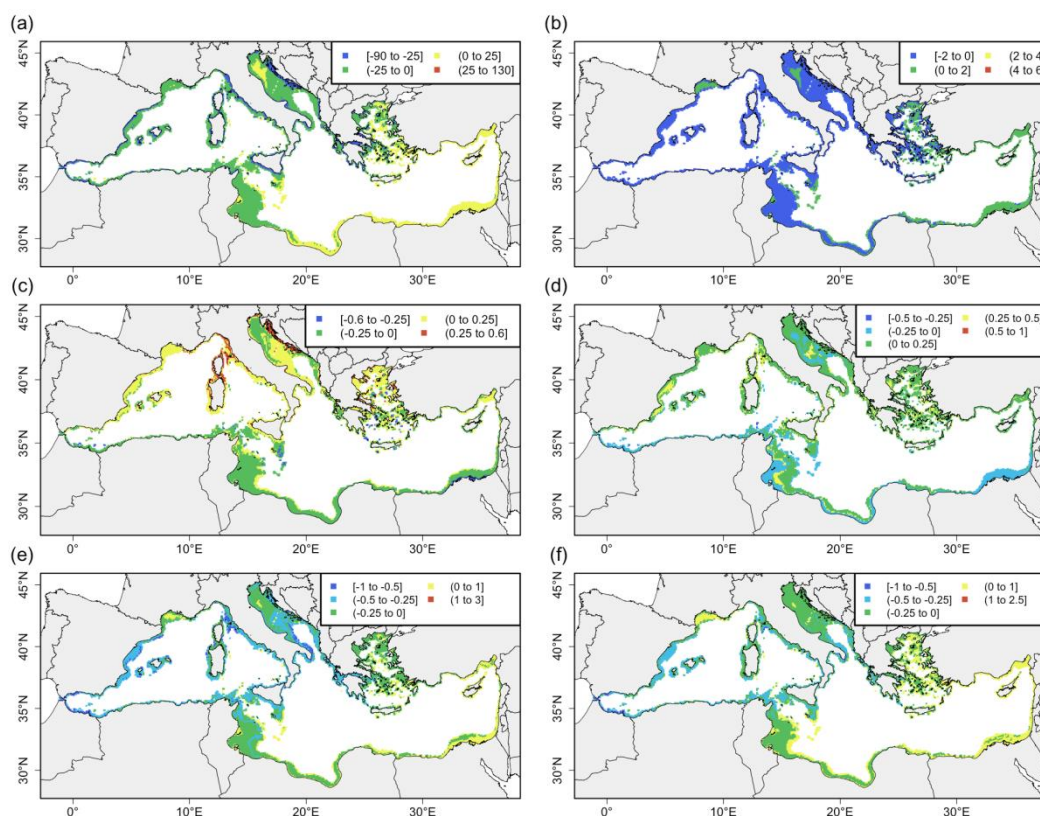


Figure – Les variations de richesse en espèces (a) du nombre de liens trophiques, (b) de connectance, (c) de niveau trophique moyen, (d) du nombre d'espèces de prédateur par espèce de proie, (e) et du nombre d'espèces de proies par espèce prédatrice, (f) prévues pour les assemblages de poissons côtiers méditerranéens d'ici la fin du XXIe siècle. Pour une meilleure représentation, nous utilisons le $\log(x+1)$ de la différence relative entre les périodes actuelles et futures.

Références bibliographiques

Albouy C. *et al.* (2014). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global Change Biology*, **20**: 730-741.

- Allgeier J. E., Layman C. A., Mumby P. J. et Rosemond A. D. (2014). Consistent nutrient storage and supply mediated by diverse fish communities in coral reef ecosystems. *Global Change Biology*, **20**: 2459-2472. doi:10.1111/gcb.12566
- Allgeier J. E., Layman C. A., Mumby P. J. et Rosemond A. D. (2015). Biogeochemical implications of biodiversity and community structure across multiple coastal ecosystems. *Ecological Monographs*, **85**: 117-132, doi:10.1890/14-0331.1.sm
- Cai W. *et al.* (2014). Increasing frequency of extreme El Nino events due to greenhouse warming. *Nature Clim. Change*, **4**: 111-116, doi:10.1038/nclimate2100
- <http://www.nature.com/nclimate/journal/v4/n2/abs/nclimate2100.html#supplementary-information>
- Fey S. B. *et al.* (2015). Recent shifts in the occurrence, cause, and magnitude of animal mass mortality events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**: 1083-1088. doi:10.1073/pnas.1414894112
- García Molinos J. *et al.* (2015). Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Clim. Change*, **6** : 83-86. doi:10.1038/nclimate2769
- Gattuso J.P. *et al.* (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, **349** (6243), aac4722, doi:10.1126/science.aac4722
- Hönisch, B. *et al.* (2012). The Geological Record of Ocean Acidification. *Science* **335**: 1058-1063. doi:10.1126/science.1208277
- Kortsch S., Primicerio R., Fossheim M., Dolgov A. V. et Aschan M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**: 20151546, doi:10.1098/rspb.2015.1546
- Lasram F. B. *et al.* (2010). The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac' for endemic fishes facing climate change. *Global Change Biology*, **16**: 3233-3245. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x
- Mora C. *et al.* (2013). Biotic and Human Vulnerability to Projected Changes in Ocean Biogeochemistry over the 21st Century. *Plos Biology*, **11**. doi:10.1371/journal.pbio.1001682
- Naeem S., Duffy J. E. et Zavaleta E. (2012). The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science*, **336**: 1401-1406. doi:10.1126/science.1215855
- Palumbi S. R., Barshis D. J., Traylor-Knowles N. et Bay R. A. (2014). Mechanisms of reef coral resistance to future climate change. *Science*, **344**: 895-898. doi:10.1126/science.1251336
- Poloczanska E. S. *et al.* (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, **3**: 919-925. doi:10.1038/nclimate1958

David Mouillot

Professeur à l'Université de Montpellier

Laboratoire UMR 9190 MARBEC

david.mouillot@umontpellier.fr

Fiche 3.3

Adaptation du fonctionnement des écosystèmes terrestres

Sandra Lavorel

Sous le contrôle du climat, le fonctionnement des écosystèmes terrestres est assuré par les interactions entre la structure des communautés végétales, animales et du sol, le carbone, l'azote, le phosphore, l'eau et l'atmosphère. La variabilité interannuelle et les changements pluri-décennaux du climat impactent en effet les cycles biogéochimiques à la fois par leurs *effets directs* sur les processus à l'interface atmosphère – végétation ou au sein du sol, et leurs *effets indirects* liés aux modifications de la biodiversité. Les écosystèmes terrestres sont donc susceptibles d'adapter leur fonctionnement au changement climatique par une modification des processus biochimiques, des réponses physiologiques et génétiques des organismes, des adaptations biotiques conduisant au remaniement des communautés, et des rétroactions entre communautés biotiques et cycles biogéochimiques.

Description des mécanismes

Effets directs à court terme sur les processus biogéochimiques

L'adaptation du fonctionnement des écosystèmes aux effets directs du climat passe par la régulation des effets de la température et des précipitations sur l'absorption, la métabolisation et le relargage des nutriments (carbone, phosphore, azote, etc.) et de l'eau.

Ainsi l'accélération du métabolisme sous l'effet de l'augmentation des températures de l'air et sol conduit à une accélération des processus de recyclage du carbone et de l'azote par les plantes (photosynthèse, transfert et métabolisation des composés carbonés et azotés) et les microorganismes du sol (respiration, et les deux mécanismes clés du cycle de l'azote, la nitrification et la dénitrification par exemple). Certains de ces effets directs peuvent varier au cours du temps sous l'effet de l'acclimatation physiologique par laquelle le métabolisme végétale est régulé après une période prolongée d'exposition (voir fiche 1.2).

La réduction de la disponibilité en eau des sols sous les effets combinés de la réduction des précipitations et de l'augmentation de la température ralentit quant à elle le métabolisme et le recyclage en réduisant l'absorption par les racines, la photosynthèse par la fermeture des stomates des feuilles, et les activités des microorganismes du sol. L'effet net de l'augmentation de la température sur le recyclage des nutriments est donc fortement régulé par la disponibilité en eau. Différents types de plantes montrent des sensibilités différentes à ces modifications climatique du fait de leur physiologie. De ce fait les écosystèmes dominés par des espèces à photosynthèse en C4, plus communément en climat tropical, sont relativement moins sensibles que les écosystèmes dominés par des espèces à photosynthèse en C3 caractéristiques des climats tempérés.

Les effets directs des paramètres climatiques sont plus généralement régulés par les interactions entre facteurs, en particulier avec la fertilité des sols (Rustad *et al.*, 2001). Ainsi, la stimulation du recyclage du carbone et des nutriments par l'augmentation de la

température peut être réduite par le déficit en azote qui limite la métabolisation du carbone dans la plante et les activités des microorganismes des sols.

Effets indirects à moyen et long terme *via* les modifications des communautés biotiques et processus de rétroactions

Les changements de températures et de régimes de précipitations induisent des modifications de la distribution géographique des espèces (voir fiche 2.3), et par là de la composition des communautés (voir fiches 3.1 et 3.2). Si ces nouveaux assemblages d'espèces sont dominés par des espèces ayant des traits fonctionnels* différents de ceux des communautés initiales, le fonctionnement des écosystèmes sera modifié (Chapin *et al.*, 2000). Par exemple, un climat plus humide, favorisant des espèces végétales dont les tissus sont plus riches en azote et moins riches en fibres induit une augmentation de la productivité primaire, de la décomposition des litières et de la minéralisation du carbone et de l'azote dans le sol (Lavorel, 2013).

Les interactions entre les réponses de la composition des communautés végétales d'une part, et des communautés animales et microbiennes du sol d'autre part régulent les effets des paramètres climatiques. Par exemple, l'augmentation sous les effets de la sécheresse de l'abondance de plantes à croissance et à métabolisme plus lent, avec des tissus plus résistants à la décomposition par les organismes du sol, conduit à un ralentissement du recyclage du carbone et de l'azote dans le sol, et donc à une plus forte séquestration du carbone et une baisse de la fertilité. Par suite, ces mêmes plantes continuent d'être favorisées par rapport à des plantes à métabolisme plus rapide, ce qui induit un renforcement de la séquestration du carbone et de la baisse de la fertilité (Wardle *et al.*, 2004). Ce type de rétroactions contribue aussi à modifier les émissions de gaz à effet de serre par les écosystèmes vers l'atmosphère (Kardol *et al.*, 2010).

* Traits fonctionnels, définition : caractéristiques morphologiques, physiologiques ou reproductives liées à la réponse des organismes à leur environnement abiotique (climat, sol / substrat, eau...) et biotique (pollinisateurs, prédateurs, parasites...) et leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes.

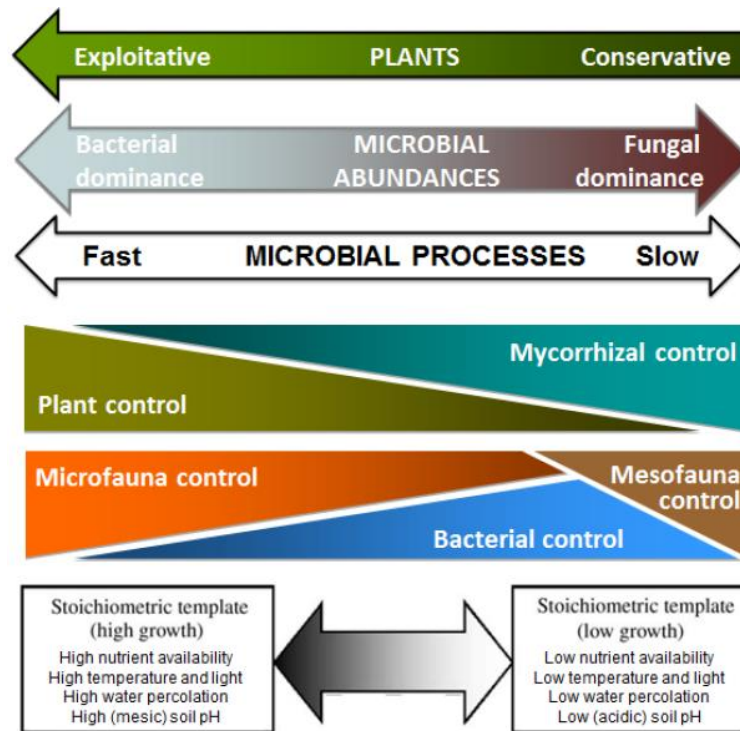


Figure – Synthèse des interactions entre traits fonctionnels des plantes et composition fonctionnelle des organismes du sol et de leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes. D'après Grigulis *et al.* (2013) et Mulder *et al.* (2013).

De la même manière, les invasions par des espèces exotiques favorisées par un climat leur devenant favorable peuvent modifier le fonctionnement des écosystèmes sous l'effet de leurs traits fonctionnels (Pyšek *et al.*, 2012). Dans certains cas, ces invasions initient un processus d'auto-renforcement, comme c'est le cas pour les arbustes fixateurs d'azote qui accélèrent son recyclage ou pour les graminées qui favorisent les incendies à leur propre bénéfice.

Limites de ces mécanismes

L'ensemble de ces mécanismes implique des interactions entre des processus tellement nombreux et complexes qu'il est difficile de prédire l'effet net a priori. Celui-ci dépendra en effet du contexte géographique et local, y compris des caractéristiques du pool local d'espèces. De plus différents processus agissent à différentes échelles de temps, de quelques minutes à plusieurs années, avec des effets retards, des processus de régulation interne et des processus évolutifs. Par exemple les effets interactifs de l'augmentation de température, des modifications de régimes de précipitations et de l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres sont encore mal compris.

Pour mieux comprendre tous ces processus, des approches couplant l'observation (ex. tours à flux, télédétection), l'expérimentation (ex. réchauffement, précipitations) et la modélisation sont nécessaires.

Effets de manipulations de réchauffement à long terme sur la végétation et la séquestration de carbone dans le sol dans les prairies de montagne

La progression des espèces ligneuses en altitude ou vers les latitudes plus élevées affecte directement le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, une expérimentation de réchauffement de prairies subalpines (+2 °C en moyenne) maintenue pendant 23 ans dans le Colorado (Harte *et al.*, 2015) a montré une augmentation annuelle moyenne de 4 g.m⁻² de la biomasse ligneuse en supplément des 1.8 g.m⁻² d'augmentation annuelle moyenne sur la période dans des parcelles de référence. Cette progression s'explique principalement par l'avancement de la date de déneigement, elle-même due à la fois à l'effet direct du réchauffement et à l'augmentation de l'albédo des végétations plus ligneuses : alors que pour les parcelles de contrôle la date de déneigement est avancée de 0,5 jour par an, elle est encore en moyenne de 7,7 jours plus précoces dans les parcelles réchauffées. L'augmentation de la couverture ligneuse a résulté en une augmentation annuelle moyenne de 3 % du stock de carbone organique dans le sol. Celle-ci est attribuée à la production par les ligneux bas de carbone plus récalcitrant à la dégradation dans le sol que celui produit par les plantes herbacées, malgré leur production annuelle de biomasse plus lente. Ces effets sont cohérents avec les processus de rétroactions plantes – sol caractéristiques des systèmes alpins et arctiques (Wookey *et al.*, 2009).

Références bibliographiques

- Chapin F. I. *et al.* (2000). Consequences of changing biotic diversity. *Nature*, **405**:234.
- Grigulis K. *et al.* (2013). Combined influence of plant and microbial functional traits on ecosystem processes in mountain grasslands *Journal of Ecology*, **101**: 47.
- Harte J., Saleska S. R., Levy C. (2015). Convergent ecosystem responses to 23-year ambient and manipulated warming link advancing snowmelt and shrub encroachment to transient and long-term climate-soil carbon feedback. *Global Change Biology*, **21**: 2349
- Kardol P., Cregger M. A , Company C. E., Classen A. T. (2010). Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects. *Ecology*, **91**: 767.
- Lavorel S. (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, **101**: 4.
- Mulder C. *et al.* (2013). Connecting the Green and Brown Worlds: Allometric and Stoichiometric Predictability of Above- and Below-Ground Networks. *Advances in Ecological Research*, **49**: 69.
- Pyšek P. *et al.* (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, **18**: 1725.
- Rustad L. *et al.* (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, **126**: 543.
- Wardle D. A. *et al.* (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**: 1629.

Wookey P. A. *et al.* (2009). Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of arctic and alpine ecosystems to environmental change. *Global Change Biology*, **15**: 1153.

Sandra Lavorel

Membre de l'Académie des sciences

Directeur de recherche CNRS

Laboratoire d'Écologie alpine, CNRS – Université Grenoble Alpes

sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

Fiche 3.4

La biodiversité des écosystèmes dulçaquicoles et le changement climatique

Daniel Gerdeaux

De la haute montagne au contact avec la mer, les écosystèmes d'eau douce sont très variés. Le fonctionnement écologique des eaux courantes (rivières, ruisseaux, fleuves et estuaires) diffère de celui des eaux stagnantes (lacs, étangs, mares, tourbières et lagunes) ; la nature du substrat et la vitesse du courant, importantes en eaux courantes, n'interviennent que pas ou peu dans les eaux stagnantes où le temps de séjour des eaux et leur profondeur sont plus importants. Les échanges par la voie aquatique sont restreints à des déplacements amont-aval dans les bassins versants avec quelques connections entre grands bassins, anciennes à la fin des glaciations ou actuelles par les grands canaux. Les réactions au changement de ces divers écosystèmes sont donc spécifiques. Les enjeux qui s'y rattachent sont multiples : importance pour le maintien de la biodiversité terrestre, services écologiques (régulation et épuration de l'eau et énergie renouvelable notamment), et engagements réglementaires.

Rappel des changements climatiques

Les écosystèmes dulçaquicoles de France métropolitaine subissent depuis plusieurs décennies un réchauffement estival des eaux des rivières d'amplitude variable suivant l'altitude du bassin versant de la rivière et son type d'alimentation. Daufresne *et al.* (2004) notent une augmentation de 1,5 °C sur le Haut-Rhône au niveau du Bugey entre 1979 et 1999. En Suisse l'écart de température entre les périodes 1978-1987 et 1988-2002 varie de 1,2 °C à zéro depuis les rivières du plateau suisse aux torrents alimentés par les glaciers (Hari *et al.*, 2006)(indicateur ONERC eaux du Léman <http://www.developpement-durable.gouv.fr/Temperatures-moyennes-des-eaux-du.html>).

Des changements hydrologiques sont également perceptibles, avec notamment une baisse significative des étiages dont l'occurrence est plus précoce, des débits hivernaux et de début de printemps augmentés. Les communautés biologiques répondent à ces changements comme celles d'autres écosystèmes : modifications des aires de répartition, de la phénologie, de la richesse spécifique (Heino *et al.*, 2009).

Les réponses et adaptations des espèces aux changements climatiques

Changements d'aires de répartition

Quand les changements produisent des conditions défavorables, les espèces peuvent rechercher des milieux plus favorables. Les espèces se propageant par une phase aérienne comme la plupart des insectes adultes ou par des semences voient leurs aires de répartition changer rapidement : les espèces de libellules des eaux dormantes du sud de l'Europe étendent leur aire de distribution de 115 km par décennie vers le nord (Grewe *et al.*, 2013). Les déplacements sont limités à l'intérieur des bassins versants pour les espèces dont tout le cycle de vie est en milieu aquatique. Dans ce cas, les espèces d'eau froide se réfugient dans le haut des cours d'eau laissant place aux espèces d'eau chaude qui colonisent progressivement l'amont des fleuves. Ces déplacements vers l'amont seront facilités par le

rétablissement de la connectivité des cours d'eau. Dans le bassin du Rhône à hauteur du Bugey, des poissons thermophiles remplacent progressivement en amont les espèces d'eau plus froide; le même type de remplacement est observé chez les invertébrés (Daufresne *et al.*, 2004). Ces changements ne sont pas tous graduels, certains dépendent d'événements hydroclimatiques extrêmes comme les crues ou les canicules.

Les aires de répartition des espèces se déplacent aussi vers le nord. Les populations les plus méridionales de beaucoup d'espèces inféodées aux milieux aquatiques vont probablement disparaître ou du moins être très réduites (Markovic *et al.*, 2014). Lors des dernières glaciations, la péninsule ibérique était un refuge où des communautés piscicoles ont persisté et développé des spéciations qui n'ont pu se déplacer vers le nord à la fin des glaciations. Ces espèces endémiques risquent de disparaître ou survivre dans quelques refuges plus froids comme des sources. Le chabot du Lez, fleuve côtier de l'Hérault, en est un exemple.

Les changements prédits dans la diversité seront ainsi plus importants en amont et en milieu des cours d'eau que dans les parties aval (Buisson et Grenouillet, 2009). Néanmoins ces parties aval sont potentiellement plus sujettes à l'apparition d'espèces invasives thermophiles.

Changements des traits de vie

La variabilité phénotypique est un important facteur permettant aux espèces de s'adapter aux conditions ambiantes locales, mais les mécanismes qui sous-tendent cette variabilité ne sont pas bien compris. L'omble de fontaine (*Salvelinus alpinus*) vit dans des habitats très variés (lacs, fleuves, torrents) à l'est de l'Amérique du nord qui imposent des pressions sélectives différentes. Dans une même population lacustre, les individus présentent des choix d'habitats en profondeur correspondant à des préférences thermiques différentes (Bertolo *et al.*, 2011). Cette diversité est une source de spéciation observée dans les grands lacs profonds africains ou le lac Baïkal. Elle peut être perdue par deux processus d'extinction différents mais potentiellement en interaction: le déclin démographique et l'inversion de la spéciation par hybridation, comme démontré dans les espèces de corégones, poissons des lacs suisses où la dégradation des habitats profonds par apports excessifs de nutriments aux lacs a contraint les différentes espèces à se rassembler dans les couches oxygénées et favorisé l'hybridation (Vonlanthen *et al.*, 2012). Cette diversité peut être retrouvée comme pour les espèces de cichlidés, poissons du lac Victoria, avec des laps de temps assez courts, inférieurs au siècle (Spinney, 2010). Ces processus d'adaptation ne sont possibles que dans des milieux assez grands.

À une échelle plus locale des communautés, les espèces de petite taille ont tendance à être favorisées (Daufresne *et al.*, 2007). Il en serait de même pour les individus avec cependant des mécanismes assez complexes sous-jacents, mettant en jeu notamment des problèmes d'allocation de l'énergie. Chez le chabot, une plus forte température favorise la croissance des juvéniles et leur permet d'atteindre plus rapidement la maturité sexuelle. À l'inverse, cette allocation préférentielle de l'énergie vers la reproduction tend à ralentir la croissance somatique chez les poissons adultes et à produire des individus de plus petite taille.

L'étude des traits de vie de différentes populations voisines (mais isolées) soumises à des conditions thermiques différentes laisse à penser qu'un champ important reste ouvert à des adaptations si les populations peuvent se déplacer. Sur l'ovogénèse du chabot, Reyjol *et al.* (2009) ont montré des réponses physiologiques différentes entre des populations. Des changements profonds sont observés dans les traits d'histoire de vie des saumons atlantiques et pacifiques, sans que soit mise clairement en évidence une relation causale unique du réchauffement (encadré). Différentes populations de *Gammarus pulex*, petit crustacé du Rhône vivant dans des habitats thermiques contrastés présentent des différences écophysiologiques de tolérance thermique (Foucreau *et al.*, 2014). Stoks *et al.* (2014) dressent une liste d'autres invertébrés aquatiques européens dont la plasticité de traits de vie leur donne un potentiel de résilience au changement climatique.

En France, des changements du cycle biologique du saumon atlantique ont été observés dans les rivières des Pyrénées atlantiques : les juvéniles grandissent plus vite et descendent en mer plus tôt. Une part importante des jeunes saumons mâles parviennent plus tôt à maturité, sans migrer en mer et accèdent furtivement à la fécondation des ovules d'une femelle sans participer à la compétition intra-sexuelle entre mâles (Grimardias *et al.*, 2010). On constate également un raccourcissement du cycle biologique en mer, bien mis en évidence dans les rivières de Bretagne et Basse-Normandie à partir d'observations faites sur 30 ans. Les jeunes saumons migrent plus tôt en mer à un an, la proportion de saumons qui ne restent qu'un hiver en mer augmente, les saumons de 3 hivers en mer sont de plus en plus rares. La durée d'un cycle biologique, ainsi réduite de 4 à 3 ans, s'accompagne de variations interannuelles plus fortes augmentant la sensibilité des populations aux facteurs environnementaux. Les mêmes changements ont été observés dans la plupart des rivières européennes (Russell *et al.*, 2012; Todd *et al.*, 2012), et sur les saumons du pacifique (Crozier *et al.*, 2011; Healey, 2011). Bien que ces changements contribuent à l'adaptation de ces espèces, ils ne seront pas suffisants si le réchauffement se poursuit (Munoz *et al.*, 2015) : Dans ces conditions, l'aire de distribution du saumon devrait se contracter en Europe, et l'espèce disparaître du Portugal et du sud de la France. Son abondance diminuerait dans le nord de la France et à une moindre mesure en mer du Nord et dans le sud de la Baltique (Lassalle et Rochard, 2009).

Changements dans le fonctionnement des écosystèmes

Avec le réchauffement printanier plus précoce, la dynamique des communautés est avancée de près d'un mois et les successions saisonnières sont modifiées différemment selon que les espèces sont eurythermes chaudes ou sténothermes froides, ce qui entraîne de profonds changements dans le fonctionnement global des systèmes. En lacs, le réchauffement des eaux et leur plus forte stabilité favorisent les espèces phytoplanctoniques capables de déplacements verticaux actifs comme des cyanobactéries dont le risque de prolifération est augmenté avec le réchauffement (Paerl et Paul, 2012). Ces espèces n'étant pas consommées par les organismes planctoniques augmentent la quantité et la qualité de matière organique morte qui sédimente dans les lacs. De même, le remplacement d'une espèce de bivalve filtreur par une autre plus tolérante face au réchauffement peut entraîner un changement dans l'importance relative entre les réseaux trophiques des communautés vivant sur le fond et les réseaux de celles qui vivent en pleine eau (Spooner *et al.*, 2012).

Le réchauffement des eaux favorise également des parasites dont l'impact sera accru (Karvonen *et al.*, 2010). Le parasite myxozoaire *Tetracapsuloides bryosalmonae* provoque la maladie prolifératrice des reins (PKD) qui cause des mortalités chez les salmonidés. En Suisse, Wahli *et al.* (2008) ont montré qu'il y a une bonne corrélation entre la prévalence de ce parasite et l'altitude ou la température de l'eau. Actuellement le parasite n'est pas présent au-dessus de 800 m, mais il se propagera vers l'amont si les températures augmentent, mettant en péril des populations de truite (Bettge *et al.*, 2009).

Il est difficile de prévoir les effets attendus dans les eaux continentales sans prendre en compte aussi tous les changements dans les écosystèmes terrestres. Woodward *et al.* (2010) soulignent qu'il y aura des changements importants dans les rapports Carbone Azote Phosphore (CNP) des détritiques qui seront apportés par les bassins versants (Jeppesen *et al.*, 2011). Il y aura donc des changements des flux élémentaires dont on sait qu'ils sont déterminants dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce.

Tous les écosystèmes subissent des pressions variées et la part du changement climatique dans les changements observés ces dernières décennies dans les écosystèmes dulçaquicoles est difficile à apprécier de façon générique. Selon le type d'écosystème, rivière de montagne ou de plaine, lac profond ou non, avec forte pression anthropique ou non, les écosystèmes répondent différemment aux changements. La bonne qualité écologique des biotopes est un facteur de résilience à mettre en priorité. La restauration de la qualité des masses d'eau continentales prévue par la Directive Cadre sur les Eaux de l'Union Européenne devrait atténuer les impacts des changements climatiques.

Références bibliographiques

- Bertolo A., Pepino M., Adams J. and Magnan P. (2011). Behavioural Thermoregulatory Tactics in Lacustrine Brook Charr, *Salvelinus fontinalis*. *PLoS One*, **6**.
- Bettge K., Wahli T., Segner H. et Schmidt-Posthaus H. (2009). Proliferative kidney disease in rainbow trout: time- and temperature-related renal pathology and parasite distribution. *Diseases of Aquatic Organisms*, **83**: 67-76.
- Buisson L. et Grenouillet G. (2009). Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions*, **15**: 613-626.
- Crozier L. G., Scheuerell M. D. et Zabel R. W. (2011). Using Time Series Analysis to Characterize Evolutionary and Plastic Responses to Environmental Change: A Case Study of a Shift toward Earlier Migration Date in Sockeye Salmon. *American Naturalist*, **178**: 755-773.
- Daufresne M., Bady P. et Fruget J. F. (2007). Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhone River. *Oecologia*, **151**: 544-559.
- Daufresne M., Roger M. C., Capra H. et Lamouroux N. (2004). Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology*, **10**: 124-140.
- Foucreau N., Cottin D., Piscart C. et Hervant F. (2014). Physiological and metabolic responses to rising temperature in *Gammarus pulex* (Crustacea) populations living under continental or

Mediterranean climates. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology*, **168**: 69-75.

Grewe Y., Hof C., Dehling D. M., Brandl R. et Braendle M. (2013). Recent range shifts of European dragonflies provide support for an inverse relationship between habitat predictability and dispersal. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 403-409.

Grimardias D., Merchermek N., Manicki A., Garnier J., Gaudin P., Jarry M. et Beall E. (2010). Reproductive success of Atlantic salmon (*Salmo salar*) mature male parr in a small river, the Nivelle: influence of shelters. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**: 510-519.

Hari R. E., Livingstone D. M., Siber R., Burkhardt-Holm P. et Güttinger H. (2006). Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology*, **12**: 10-26.

Healey M. (2011). The cumulative impacts of climate change on Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and implications for management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **68**: 718-737.

Heino J., Virkkala R. et Toivonen H. (2009). Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*, **84**: 39-54.

Jeppesen E., Kronvang B., Olesen J. E., Audet J., Sondergaard M., Hoffmann C. C., Andersen, H. E., Lauridsen T.L., Liboriussen L., Larsen S.E., Beklioglu M., Meerhoff M., Ozen A. et Ozkan K. (2011). Climate change effects on nitrogen loading from cultivated catchments in Europe: implications for nitrogen retention, ecological state of lakes and adaptation. *Hydrobiologia*, **663**: 1-21.

Karvonen A., Rintamaki P., Jokela J. et Valtonen E. T. (2010). Increasing water temperature and disease risks in aquatic systems: Climate change increases the risk of some, but not all, diseases. *International Journal for Parasitology*, **40**: 1483-1488.

Lassalle G. et Rochard E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, **15**: 1072-1089.

Markovic D., Carrizo S., Freyhof J., Cid N., Lengyel S., Scholz M., Kasperdius H. et Darwall W. (2014). Europe's freshwater biodiversity under climate change: distribution shifts and conservation needs. *Diversity and Distributions*, **20**: 1097-1107.

Munoz N. J., Farrell A.P., Heath J. W. et Neff B. D. (2015). Adaptive potential of a Pacific salmon challenged by climate change. *Nature Climate Change*, **5**: 163-166.

Paerl H. W. et Paul V. J. (2012). Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, **46**: 1349-1363.

Reyjol Y., Lena J. P., Hervant F. et Pont D. (2009). Effects of temperature on biological and biochemical indicators of the life-history strategy of bullhead *Cottus gobio* (vol 75, pg 1427, 2009). *Journal of Fish Biology*, **75**: 2880-2880.

Russell I.C., Aprahamian M. W., Barry J., Davidson I. C., Fiske P., Ibbotson A.T., Kennedy R.J., Maclean J.C., Moore A., Otero J., Potter T. et Todd C.D. (2012). The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of Atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival. *Ices Journal of Marine Science*, **69**: 1563-1573.

Spinney L. (2010). Dreampond revisited. *Nature*, **466**: 174-175.

Spooner D.E., Vaughn C.C. et Galbraith H.S. (2012). Species traits and environmental conditions govern the relationship between biodiversity effects across trophic levels. *Oecologia*, **168**: 533-548.

Stoks R., Geerts A.N. et De Meester L. (2014). Evolutionary and plastic responses of freshwater invertebrates to climate change: realized patterns and future potential. *Evolutionary Applications*, **7**: 42-55.

Todd C.D., Friedland K.D., MacLean J.C., Whyte B.D., Russell I.C., Lonergan M.E. et Morrissey M.B. (2012). Phenological and phenotypic changes in Atlantic salmon populations in response to a changing climate. *Ices Journal of Marine Science*, **69**: 1686-1698.

Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A.G., Young K.A., Mueller R., Lundsgaard-Hansen B., Roy D., Di Piazza S., Largiader C.R. and Seehausen O., (2012). Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, **482**: 357-363.

Wahli T., Bernet D., Segner H. et Schmidt -Posthaus H. (2008). Role of altitude and water temperature as regulating factors for the geographical distribution of *Tetracapsuloides bryosalmonae* infected fishes in Switzerland. *Journal of Fish Biology*, **73**: 2184-2197.

Woodward G., Perkins D.M. et Brown L.E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**: 2093-2106.

Pour en savoir plus

Anneville O., Beniston M.G., Gallina N., Gillet C., [Jacquet S.](#) , Lazzarotto J. and Perroud M. (2013). L'empreinte du changement climatique sur le Léman. *Archives des Sciences*, **66**: 157-172.

Florence Baptist, Nicolas Poulet et Nirmala Séon-Massin (coordinateurs) 2014. Les poissons d'eau douce à l'heure du changement climatique : état des lieux et pistes pour l'adaptation. Onema. Collection Comprendre pour agir. 128 pages.

Lassalle G. et Rochard E. (2009). Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, **15**: 1072-1089.

Daniel Gerdeaux

Directeur de recherche, INRA, Thonon-les-Bains

daniel.gerdeaux@thonon.inra.fr

Fiche 3.5

Les récifs coralliens peuvent-ils s'adapter au changement global ?

Denis Allemand

« Récifs coralliens et changement global » : Les récifs coralliens constituent l'écosystème marin le plus productif, équivalent des forêts primaires : sur moins de 0,2 % de la surface des océans, les récifs hébergent en effet environ 1/3 de toutes les espèces marines connues à ce jour. Menacés par des atteintes locales (pollutions, sédimentation excessive, urbanisation côtière...), les récifs coralliens sont, de nos jours, également menacés par des atteintes globales comme le réchauffement climatique depuis les années 1980 et plus récemment par l'acidification des océans qui résulte de l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Si de nombreuses observations de terrain (Meehan et Ostrander, 1997 ; Fabricius *et al.*, 2011) ou des expériences en laboratoire (Barshis *et al.*, 2013 ; Tambutté *et al.*, 2015) démontrent la sensibilité des coraux aux modifications environnementales, leur capacité à s'adapter génétiquement ou physiologiquement est à ce jour très peu connue : pourtant ce paramètre est crucial pour prévoir l'avenir des récifs coralliens.

Description du mécanisme

Wilkinson estime qu'environ 20 % des récifs ont définitivement disparu, que 25 % sont en grand danger et que 25 % supplémentaires seront menacés d'ici à 2050 si aucune action de gestion n'est menée (Wilkinson, 2008). Au-delà d'une valeur de concentration en CO₂ de 450 ppm, de nombreux scientifiques pensent que les récifs pourraient être en déclin irréversible (Veron *et al.*, 2009). D'une manière générale, les organismes peuvent théoriquement s'adapter par un processus génétique héritable par sélection naturelle d'une génération à une autre ou s'acclimater par un processus non génétique de type régulation physiologique. Cette acclimatation n'est normalement pas héritable, bien qu'une acclimatation transgénérationnelle puisse exister à travers un mécanisme épigénétique. La difficulté pour les coraux à s'adapter génétiquement réside cependant dans la vitesse actuelle de l'augmentation de la concentration en gaz carbonique atmosphérique et de la température globale : elles sont depuis le début de l'ère industrielle respectivement 70 et 1 050 fois plus élevée que durant les 420 000 dernières années (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Ces vitesses permettront-elles aux coraux d'évoluer suffisamment rapidement pour s'adapter ? En effet, comme les coraux sont des organismes longévifs, leur temps de génération est généralement très long ce qui empêche théoriquement les mutations bénéfiques de pouvoir s'installer. Cependant, une étude récente (van Oppen *et al.*, 2011) montre qu'une simple colonie d'*Acropora* de 30 cm de diamètre peut être le siège de 100 millions de mutations somatiques par génération cellulaire : les colonies coralliennes que l'on pensait être clonales forment en fait une mosaïque de génomes (Schweinsberg *et al.*, 2015) et pourraient permettre une adaptation génétique rapide des colonies coralliennes, qui reste cependant à démontrer. Ainsi l'éventuelle capacité des coraux à s'adapter est encore incertaine et la

seule solution durable que préconisent les scientifiques est par conséquent une diminution des émissions de gaz à effet de serre (Gattuso *et al.*, 2015).

L'étude du passé peut-elle nous aider à comprendre le futur ?

Durant les 20 derniers millions d'années, le pH des eaux de surface des océans est resté stable, autour de 8,2. Mais l'augmentation du gaz carbonique atmosphérique depuis le début de l'ère industrielle se traduit par une augmentation de la dissolution de ce gaz dans les eaux océaniques par simple diffusion, et donc une diminution du pH de ces eaux qui est aujourd'hui de 8,1 (IPCC, 2013). Si la différence absolue en terme de pH est faible, cela correspond néanmoins à une augmentation de la concentration en H^+ de l'eau de mer, et donc de l'acidité des océans, de près de 30 %. Tout en notant que le pH de l'océan est, et restera, basique, l'acidification (c'est-à-dire l'augmentation de la concentration en H^+ de l'eau de mer par rapport à la valeur actuelle) n'est donc pas un changement climatique *per se* mais un changement physico-chimique de la nature des eaux. Selon le scénario RCP8.5 (*Business as usual*), le pH des océans pourrait atteindre 7,8 à la fin de ce siècle (+150 % d'augmentation de l'acidité) et 7,4 en 2300 (Zheng et Cao, 2014). Or, durant la période géologique du Crétacé (145 - 65 millions d'années), la concentration de CO_2 a atteint des valeurs supérieures à 2000 ppm (au lieu de 400 ppm aujourd'hui) et le pH des océans était de 7,4 (Zeebe et Ridgwell, 2011). Les organismes marins continuaient pourtant de former des squelettes et des structures récifales. Les conditions physico-chimiques favorisant la précipitation de carbonate de calcium dépendent en fait de nombreux facteurs, du pH - et donc l'équilibre entre les différentes formes de carbonates (HCO_3^- , CO_3^{2-}) bien sûr, mais également de la concentration en calcium selon la formule : $\Omega = [CO_3^{2-}]_{sw}[Ca^{2+}]_{sw} / K_{sp}$ (où Ω est le taux de saturation en carbonate de calcium, $[CO_3^{2-}]_{sw}$ et $[Ca^{2+}]_{sw}$ représentent les concentrations de carbonate et de calcium dans l'eau de mer, et K_{sp} le produit de solubilité de la calcite / aragonite). Or durant le Crétacé, la concentration en calcium de l'eau de mer était très élevée, de l'ordre de 30 mM alors qu'elle est de 10 mM aujourd'hui (13). Ainsi, le taux de saturation en carbonate de calcium au Crétacé était similaire au taux actuel malgré une acidité beaucoup plus forte, expliquant des vitesses de calcification également similaires au Crétacé et aujourd'hui. En revanche, à la fin du Paléocène et au début de l'Éocène, les récifs coralliens ont subi une importante réduction de leur surface due à un réchauffement excessif des eaux océaniques de surface (de l'ordre de 31 à 34 °C), suggérant que l'importance de ce réchauffement dépassait les limites d'adaptation des coraux (Scheibner et Speijer, 2008).

Une tolérance déjà présente aujourd'hui chez certaines populations

Pour la majorité des coraux, une augmentation de la température de l'eau de mer pendant plusieurs jours au-delà de 29 - 30 °C environ suffit à induire le blanchissement des colonies (c'est-à-dire la perte massive des microalgues symbiotiques) et donc la mort du corail (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007 ; Meehan et Ostrander, 1997). Cependant, de grandes différences inter- ou intra-spécifiques suggèrent qu'il y aura dans le futur des gagnants et des perdants. Certaines populations de coraux sont capables de résister naturellement à des températures bien plus élevées sans montrer de signe de blanchissement, comme par exemple celles du golfe Persique qui ne commencent à blanchir qu'à des températures

supérieures à 34 - 35 °C (Hume *et al.*, 2015). De même, des populations de coraux vivant naturellement à des pH plus acides que la moyenne des océans comme en Papouasie Nouvelle Guinée (7,8 par rapport à 8,1) sont tout à fait capables de maintenir une couverture corallienne importante (Fabricius *et al.*, 2011). Cependant, là encore de grandes différences interspécifiques existent : dans ces conditions, les coraux massifs deviennent dominants par rapport aux coraux branchus. Ainsi, si certaines espèces semblent tolérantes, le récif lui-même est totalement déstabilisé et perd sa richesse spécifique et par conséquent sa faune associée. Il semble toutefois que la diversité corallienne et les taux de croissance puissent être maintenus dans certaines zones soumises à la fois à des hautes températures (≈ 30 °C) et à des bas pH (7,84) comme cela a été montré à Palau (Shamberger *et al.*, 2014).

Les mécanismes expliquant ces résistances sont encore peu connus. En ce qui concerne la température, il semblerait que les coraux tolérants montrent une plus forte expression d'enzymes anti-oxydantes, de protéines de choc thermique (HSP, *Heat-Shock Protein*), de certains facteurs de transcription, de récepteurs à activité tyrosine kinase ainsi qu'une augmentation de la réponse immunitaire innée, de l'adhésion cellulaire et une diminution de l'apoptose. Cette adaptation mettrait en jeu au moins une soixantaine de gènes (Barshis *et al.*, 2013 ; Bellantuono *et al.*, 2012). En ce qui concerne l'acidification des océans, le fait que les coraux soient plus ou moins sensibles résulterait de leur capacité plus ou moins grande à réguler le pH du milieu où leur squelette calcaire est élaboré (Holcomb *et al.*, 2014).

Le blanchissement des coraux, une solution adaptative ?

Les coraux vivent en symbiose avec des micro-algues (zooxanthelles) qu'ils hébergent au sein de leurs cellules et qui leur fournissent leurs besoins énergétiques. La différente sensibilité de ces microalgues à la température pourrait conditionner l'adaptation des coraux au changement climatique. Ainsi, les coraux du golfe Persique, particulièrement résistants au blanchissement, possèdent dans leurs tissus une zooxanthelle thermotolérante, *Symbiodinium thermophilum* (Hume *et al.*, 2015). Il a donc été suggéré que le blanchissement serait un mécanisme retenu par l'évolution pour permettre au corail de sélectionner rapidement les microalgues appropriées à une condition environnementale donnée (Buddemeier et Fautin, 1993). Cette théorie a fait cependant l'objet de fortes critiques (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2002) et de nombreux exemples montrent que l'adaptation aux conditions thermiques peut se faire également sans changements des microalgues et ne serait donc alors due qu'aux capacités de l'hôte.

Une acclimatation en cours ?

Plusieurs études suggèrent que les coraux sont capables de s'acclimater à de nouvelles conditions. Ainsi, il a été observé par exemple une diminution de la sensibilité thermique de coraux entre deux épisodes de blanchissement sur la Grande Barrière (Maynard *et al.*, 2008). À l'aide de transplantations croisées, Palumbi *et al.* ont montré que si la transplantation rapide de coraux *Acropora hyacinthus* « normaux » dans des zones plus chaudes provoque leur mort rapide, un préconditionnement de ces mêmes coraux pendant quelques mois dans des milieux dont la température est très variable leur confère une grande tolérance à la chaleur. Ces derniers coraux activent les gènes nécessaires pour la production de protéines protectrices. Une pré-exposition à des

températures élevées sur de courtes périodes, à des températures variables ou à des ensoleillements importants, pourrait permettre en quelques mois aux coraux de mieux tolérer un réchauffement. Ces nouvelles capacités de tolérance thermique pourraient dans certains cas être transmises par voie héréditaire, peut-être par un processus épigénétique, comme le suggèrent Hollie Putnam et ses collègues de l'Université d'Hawaii (Putnam *et al.*, 2016). Après 6 semaines d'incubation dans une eau de mer légèrement acidifiée (pH 7,7 versus 8,0) de colonies du corail *Pocillopora damicornis*, connu pour être sensible aux modifications environnementales, ces auteurs ont constaté une forte plasticité phénotypique et une méthylation de l'ADN du corail. Ils concluent que la méthylation de l'ADN, induite par les modifications environnementales, favoriserait la plasticité phénotypique du corail et pourrait ainsi constituer une voie d'adaptation épigénétique rapide et transmissible à la descendance des coraux aux stress environnementaux qu'ils subissent.

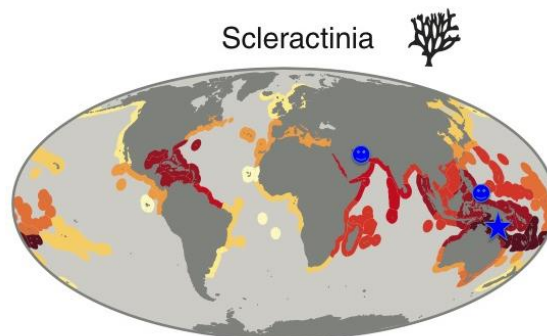


Figure 1 – Risque d'extinction des coraux constructeurs de récifs (modifié d'après Finnegan *et al.*, 2015). Le risque est d'autant plus élevé que la couleur est sombre. Étoile : Papouasie Nouvelle Guinée (zone d'extinction d'espèces suite à l'acidification de l'eau de mer) ; Smiley : zone d'acclimatation potentielles des coraux (Palau et golfe Persique).

Incertitudes et limites des connaissances sur l'adaptation biologique des coraux aux changements climatiques

Si l'adaptation est possible, qu'elles en seront les limites ? Les populations de coraux du golfe Persique semblent montrer que la limite supérieure de la tolérance à la température se situe autour de 35 °C, une température prévue selon les scénarios dans de nombreuses régions tropicales ou subtropicales avant la fin du siècle (Gattuso *et al.*, 2015). Dans le milieu naturel, un pH de 7,7 semble constituer la valeur limite d'acidification permettant encore le processus de calcification (Fabricius *et al.*, 2011). Si en laboratoire de nombreuses espèces de coraux continuent à calcifier à des pH beaucoup plus bas, elles présentent cependant de nombreuses altérations morpho-fonctionnelles (Tambutté *et al.*, 2015). Pour un même scénario du GIEC, l'importance des possibilités adaptatives des coraux pourra faire varier la vitesse de disparition des récifs pratiquement du simple au double, cette vitesse étant également dépendante des caractéristiques initiales du récif. Une grande partie du débat actuel porte donc sur la capacité des coraux à évoluer dans un contexte de changement rapide. Il semble fort probable que des coraux aient déjà répondu génétiquement au réchauffement global depuis le début de l'ère industrielle (Logan *et al.*, 2014). Madeleine van Oppen, chercheur à l'institut australien des sciences marines et ses collègues de l'Hawaii Institute of Marine Biology ont proposé une solution d'engineering biologique afin de restaurer des récifs coralliens dégradés : ces chercheurs suggèrent d'utiliser pour la restauration récifale, des colonies coralliennes « optimisées » pour les nouvelles conditions

environnementales en sélectionnant les organismes naturellement résistants sur le terrain (coraux du golfe Persique par exemple) ou rendus résistants par pré-conditionnement en aquarium ou après manipulation de leur communauté microbienne (van Oppen *et al.*, 2015).

Afin de mieux appréhender les mécanismes sous-tendant la sensibilité des coraux aux changements climatiques et leurs capacités d'adaptation, il est donc primordial de privilégier la connaissance physiologique de ces organismes, en élaborant de véritables programmes de physiologie de la conservation.

Références bibliographiques

Barshis D. J., Ladner J. T., Oliver T. A., Seneca F. O., Traylor-Knowles N., Palumbi S.R. (2013). Genomic basis for coral resilience to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sciences USA*, **110**: 1387–1392.

Bellantuono A. J., Granados-Cifuentes C., Miller D. J., Hoegh-Guldberg O., Rodriguez-Lanetty M. (2012). Coral Thermal Tolerance: Tuning gene expression to resist thermal stress. *PLOS ONE*, **7**: e50685. doi:10.1371/journal.pone.0050685.

Buddemeier R. W., Fautin D. G. (1993). Coral bleaching as an adaptive mechanism: a testable hypothesis. *BioScience*, **43**: 320-326.

Fabricius K. E., Langdon C., Uthicke S., Humphrey C., Noonan S. *et al.* (2011). Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nature Clim. Change*, **1**: 165-169.

Finnegan S., Anderson S. C., Harnik P. G., Simpson C., Tittensor D. P. *et al.* (2015). Paleontological baselines for evaluating extinction risk in the modern oceans. *Science*, **348**: 567-570.

Gattuso J.P., Magnan A., Billé R., Cheung W. W. L., Howes E. L. *et al.* (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, **349**: 6243.

Hoegh-Guldberg O., Jones R. J., Ward S., Loh W. K., Baker A. C. (2002). Is coral bleaching really adaptive? *Nature*, **415**: 601-602.

Hoegh-Guldberg O., Mumby P. J., Hooten A. J., Steneck R. S., Greenfield P. *et al.* (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**: 1737-1742.

Holcomb M., Venn A. A., Tambutté É., Tambutté S., Allemand D. *et al.* (2014). Coral calcifying fluid pH dictates response to ocean acidification. *Scientific reports*, **4**: 5207-5207.

Hume B. C. C., D'Angelo C., Smith E. G., Stevens J. R., Burt J., Wiedenmann J. (2015). *Symbiodinium thermophilum* sp. nov., a thermotolerant symbiotic alga prevalent in corals of the world's hottest sea, the Persian/Arabian Gulf. *Sci. Rep.*, **5**: 8562.

IPCC (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker TF *et al.* eds. Cambridge University Press, 1535 pp.

Logan C. A., Dunne J. P., Eakin C. M., Donner S. D. (2014). Incorporating adaptive responses into future projections of coral bleaching. *Global Change Biology*, **20**: 125-139.

- Maynard J. A., Anthony K. R. N., Marshall P. A., Masiri I. (2008). Major bleaching events can lead to increased thermal tolerance in corals. *Mar. Biol.*, **155**: 173-182.
- Meehan W. J., Ostrander G. K. (1997). Coral bleaching: A potential biomarker of environmental stress. *J. Toxicol. Environ. Health*, **50**: 529-552.
- van Oppen M. J. H., Souter P., Howells E. J., Heyward A., Berkelmans R. (2011). Novel Genetic Diversity Through Somatic Mutations: Fuel for Adaptation of Reef Corals? *Diversity*, **3**: 405-423.
- van Oppen M. J. H., Oliver J. K., Putnam H. M., Gates R. D. (2015). Building coral reef resilience through assisted evolution. *Proc Natl Acad Sciences USA*, **112**: 2307-2313.
- Palumbi S. R., Barshis D. J., Traylor-Knowles N., Bay R. A. (2014). Mechanisms of reef coral resistance to future climate change. *Science*, **344**: 895-898.
- Putnam H. M., Davidson J. M., Gates R. D. (2016). Ocean acidification influences host DNA methylation and phenotypic plasticity in environmentally susceptible corals. *Evolutionary Applications*, **9**: 1165. doi : 10.1111/eva.12408
- Scheibner C., Speijer R. P. (2008). Decline of coral reefs during late Paleocene to early Eocene global warming. *eEarth*, **3**: 19-26.
- Schweinsberg M., Weiss L. C., Striewski S., Tollrian R., Lampert K. P. (2015). More than one genotype: How common is intracolony genetic variability in scleractinian corals? *Mol. Ecol.*, **24**: 2673-2685
- Shamberger K. E. F., Cohen A. L., Golbuu Y., McCorkle D. C., Lentz S. J., Barkley H. C. (2014). Diverse coral communities in naturally acidified waters of a Western Pacific Reef, *Geophys. Res. Lett.*, **41**. doi:10.1002/2013GL058489.
- Tambutté É., Venn A.A., Holcomb M., Segonds N., Techer N. *et al.* (2015). Morphological plasticity of the coral skeleton under CO₂-driven seawater acidification. *Nat. Commun.*, **6**: 7368.
- Veron J.E., Hoegh-Guldberg O., Lenton T.M., Lough J.M., Obura D.O., *et al.* (2009). The coral reef crisis: the critical importance of <350 ppm CO₂. *Mar. Pollut. Bull.*, **58**: 1428-1436.
- Wilkinson C., Ed (2008). Status of Coral Reefs of the World. Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Center. 296 p.
- Zeebe R. E., Ridgwell A. (2011). Past changes in ocean carbonate chemistry. In: Ocean Acidification. Gattuso J. P., Hanson L. Eds., *Oxford University Press*, pp. 21 – 40.
- Zheng M. D, Cao L. (2014). Simulation of global ocean acidification and chemical habitats of shallow- and cold-water coral reefs. *Adv. Clim. Change Res.*, **5**: 189-196.

Denis Allemand

Centre Scientifique de Monaco, 8 Quai Antoine 1er, MC-98000 Monaco
allemand@centrescientifique.mc

Fiche 3.6

Mangrove, pressions anthropiques et climatiques

François Fromard et Antoine Gardel

Soumise à des contraintes naturelles fortes, la mangrove a développé au fil de l'évolution des adaptations spécifiques lui permettant de s'établir aux interfaces terre-mer des régions tropicales. La diversité et l'efficacité de ces processus – ancrage et respiration racinaire, régulation des excès salins, viviparité des propagules – ont assuré aux palétuviers un avantage compétitif pour la colonisation de milieux soumis au va-et-vient des marées et à l'instabilité sédimentaire. La pression anthropique grandissante que subissent les espaces côtiers depuis des décennies a conduit à un recul des mangroves, et aujourd'hui c'est le changement climatique qui aussi les affecte. L'élévation du niveau marin agit sur leur habitat, la hausse des températures favorise leur expansion aux marges nord et sud de leur aire. Par ailleurs, les populations de palétuviers établies sous conditions particulières (forte aridité, températures basses) se sont différenciées et donc adaptées à différentes situations climatiques régionales. Pré-adaptées à des conditions à la fois extrêmes et changeantes, la mangrove est-elle « préparée » au changement climatique, c'est une hypothèse qui doit être analysée.

La mangrove aujourd'hui

La mangrove est un écosystème forestier majeur de la planète, développé sur près de 75 % des littoraux des régions tropicales et intertropicales. Soumise à de fortes contraintes naturelles (cycle des marées, variations de salinité, anoxie et instabilité des substrats), la mangrove se caractérise par une faible diversité végétale et une *adaptation remarquable* des espèces inféodées – les palétuviers – associées à une productivité et une biomasse élevées. Son fonctionnement et sa dynamique sont étroitement liés aux processus de dynamique côtière et sont dépendants plus que tout autre écosystème des milieux adjacents (bassin versant, et milieu marin côtier, lagunaire, lagunaire, estuarien). Milieu d'interface instable et contraint, la mangrove se caractérise aussi par une résilience forte, lui permettant de se rétablir rapidement après perturbation, si le contexte hydrodynamique le permet. Associés à ces caractéristiques, les services écologiques fournis par la mangrove sont nombreux. Son rôle de protection des côtes face aux événements extrêmes, de nourricerie et nurserie pour de nombreuses espèces marines, son action de rétention de polluants et de sédiments sont reconnus (Lee *et al.*, 2014). Sa fonction de puits de carbone est aujourd'hui bien documentée et valorisée dans les actions de *compensation carbone* (Alongi, 2012).

La mangrove reste cependant un écosystème très menacé par l'homme, reculant de près de 1 % par an sous l'effet du développement de la crevetteculture, de l'urbanisation et du prélèvement de bois. Elle est aussi au premier rang des écosystèmes potentiellement perturbés par le changement climatique, concernée par l'élévation du niveau marin mais aussi par l'augmentation des températures ou l'irrégularité des précipitations. Ces processus

agissent déjà localement sur l'intégrité de la mangrove.

Mangrove et modification du niveau des océans

L'élévation du niveau des océans peut donc affecter directement la mangrove qui occupe, par définition, la zone de balancement des marées des littoraux tropicaux. Les dynamiques d'ajustement sédimentologique - *accrétion, érosion, subsidence* - peuvent cependant interférer avec les modifications du niveau marin et, selon les cas, atténuer ou renforcer leur impact sur la mangrove (Alongi, 2015). Sur la côte Pacifique mexicaine, on constate depuis les années 1970 un recul significatif de la mangrove sur sa frange littorale alors qu'elle progresse vers l'intérieur des terres, cette *translation adaptative* de l'écosystème étant attribuée à l'élévation du niveau marin (Lopez-Medellin *et al.*, 2011). Des observations identiques sont rapportées pour de nombreuses mangroves insulaires de faible superficie mais aussi dans la région des Sunderbans, où la plus grande mangrove du monde recule sous l'effet conjugué de la subsidence et de l'élévation du niveau océanique (Alongi, 2015). D'une façon générale, il faut noter que la migration de la mangrove vers l'intérieur des terres n'est possible que si la topographie est favorable et l'espace disponible et qu'aucun édifice humain (urbanisation, digues) ne l'en empêche. L'amplitude des marées est un paramètre essentiel intervenant aussi dans ces processus.

Des cartes prédictives de répartition mondiale de la mangrove ont été proposées basées sur divers scénarios de hausse du niveau marin, et sur la sensibilité différentielle des palétuviers à cette contrainte, montrant des réponses variées de la mangrove selon les régions (Record *et al.*, 2013).

Mangrove et augmentation des températures

Le développement de la mangrove aux limites nord et sud de son aire de répartition est contrôlé par la température des océans, la position hivernale de l'isotherme 20°C (température de surface des eaux marines) correspondant à sa limite actuelle dans les deux hémisphères (Saintilan *et al.*, 2014). La récurrence des événements de froids extrêmes (températures de l'air) est aussi un facteur de contrainte important pour l'expansion latitudinale de la mangrove (Osland *et al.*, 2017).

Dans un contexte climatique où la fréquence et l'intensité de ces événements diminuent (Vergés *et al.*, 2014), l'expansion de la mangrove est constatée aux dépens notamment de marais herbacés. Ces processus ont été documentés aussi bien aux limites nord de l'aire des mangroves (Louisiane, Osland *et al.*, 2017; Floride, Rodriguez *et al.*, 2016), qu'à ses limites sud (Nouvelle Zélande ou Afrique du Sud, Saintilan *et al.*, 2014). Il faut ajouter que la tolérance aux basses températures de la mangrove diffère selon les populations et les espèces, qui aux limites extrêmes de leur aire de répartition se sont *adaptées* aux conditions locales, rendant difficile l'analyse des dynamiques constatées.

Mangrove et précipitations

Une des hypothèses retenues dans le contexte du changement climatique est une augmentation des précipitations de l'ordre de 25 % à l'horizon 2050, avec de fortes inégalités régionales se traduisant par une augmentation effective aux hautes latitudes et une diminution aux marges des régions subtropicales (Gilman *et al.*, 2008, Solomon *et al.* 2007). Il est par ailleurs établi que (i) les mangroves équatoriales sont les plus productives, alors que celles des régions arides ont des biomasses faibles et des densités de peuplement

limitées (Saenger et Snedaker, 1993 ; Duke *et al.*, 1998), et que (ii) si la mangrove est adaptée à la salinité des littoraux, un excès de sel limite au contraire sa croissance.

Une diminution des précipitations, associée à une évaporation intense, conduirait alors à une augmentation de la salinité du substrat des mangroves, à une baisse de sa productivité, voire à son recul dans les zones concernées. Ces processus ont été constatés au nord de l’Australie (Gilman *et al.*, 2008), et récemment c’est près de 10 000 hectares de mangrove qui ont déperé dans ce pays, cette mortalité massive étant reliée à une diminution drastique des précipitations des années précédentes (Duke, 2017). De même, les mangroves aux limites les plus arides de leur aire (Golfe Persique, Mer Rouge), constituées de peuplements peu denses et arbustifs, sont aujourd’hui fortement menacées par la raréfaction des pluies, mais aussi par l’augmentation des températures et l’élévation du niveau marin.

Le cas particulier de la mangrove de Guyane : une dynamique très active liée aux variations océano-climatiques de l’Atlantique Nord

La mangrove guyanaise, la plus vaste des mangroves ultramarines françaises, est l’une des mieux préservées de la planète, non exploitée pour ses ressources ni altérée par les activités humaines. Elle est aussi soumise à une dynamique très active : la migration de bancs de vase le long du littoral détermine des phases d’avancée et de recul rapides de la ligne de côte, et une extension et un retrait cyclique de la mangrove établie sur ces bancs (Fromard *et al.*, 2004). Si l’origine amazonienne du matériel vaseux est établie (Allison *et al.*, 2000), des travaux récents viennent de démontrer que la dynamique observée est contrôlée par des facteurs océano-climatiques (Walcker *et al.*, 2015). Une analyse des phases d’extension et de retrait de la mangrove sur une longue période (1950-2015) a permis d’établir un lien direct entre ces processus et les caractéristiques des vagues océaniques, elle-même générées par les alizés et sous le contrôle de l’Oscillation Nord Atlantique (NAO). La NAO module ainsi le climat de l’Atlantique nord et influe, au niveau de la ceinture tropicale, sur le régime des alizés. Ceux-ci vont générer des vagues plus fortes lorsque l’indice NAO est positif ou au contraire plus faibles quand celui-ci est négatif, et cela notamment le long du littoral guyanais. L’Oscillation Nord Atlantique est ainsi identifiée comme principal moteur de la dynamique des mangroves de Guyane. Sa prévisibilité étant mal établie, la dynamique de la mangrove est elle aussi peu prévisible, bien que le jeu de donnée constitué lors de cette étude permette de mettre en évidence une certaine cyclicité des phénomènes (Walcker, 2015).

Dans le contexte du changement climatique, la NAO est sujette à perturbations, certains modèles suggérant une plus grande fréquence de ses phases positives, et donc pour la mangrove guyanaise des phases de recul plus intenses. Dans ce même contexte, un relèvement du niveau marin déterminerait aussi un déplacement de la mangrove vers l’intérieur des terres. C’est en limitant l’aménagement du littoral guyanais, en préservant notamment les savanes situées au contact de la mangrove, que l’on permettra alors à cet écosystème de s’y replier et de s’adapter au changement climatique. Dans une idée de valorisation des services écosystémiques fournis par la mangrove, ces perspectives sont importantes pour la Guyane, et d’une façon générale pour les mangroves du monde.

Références bibliographiques

- Allison M. A., Lee M. T., Ogston A. S., Aller R. C. (2000). Origin of Amazon mudbanks along the northeastern coast of South America. *Marine Geology*, **163** (1-4): 241-256.
- Alongi D. (2012). Carbon sequestration in mangrove forest. *Carbon Management*, **3**: 313-322.
- Alongi D. (2015). The Impact of Climate Change on Mangrove Forests. *Current Climate Change Report*, **1**: 30-39.
- Duke N. C., Ball M. C., Ellison J. C. (1998). Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangrove. *Global Ecology and Biogeography*, **7**: 27-47.
- Duke N. (2017). Climate calamity along Australia's gulf coast. *Landscape Architecture Australia*, **153**: 66-71.
- Fromard F., Vega C., Proisy C. (2004). Coastal evolution and mangrove dynamics in French Guiana over the last fifty years. A case study based on aerial and satellite remote sensing data and field surveys. *Marine Geology*, **208**: 265-280.
- Gilman E. L., Ellison J., Duke N. C., Field C. (2008). Threats to mangroves from climate change and adaptation options: a review. *Aquatic Botany*, **89**: 237-250.
- Lee S. Y., Primavera J. H., Dahdouh-Guebas F., McKee K., Bosire J. O., Cannicci S., Diele K., Fromard F., Koedam N., Marchand C., Mendelssohn I., Mukherjee N. and Record S. (2014). Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems: A reassessment. *Global Ecology and Biogeography*, **23** (7): 726-743.
- Lopez-Medellin X., Ezcurra E., Gonzalez-Abraham C., Hak J., Santiago L. S., Sickman J. O. (2011). Oceanographic anomalies and sea-level rise drive mangroves inland in the Pacific coast of Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **22**: 143-151.
- Osland M. J., Day R. H., Hall C. T., Brumfield M. D., Dugas J. L., Jones R. W. (2017). Mangrove expansion and contraction at a poleward range limit: climate extremes and land-ocean. *Ecology*, **98** (1): 125-137.
- Record S., Charney N. D., Zakaria M., Ellison A. M. (2013). Projecting global mangrove species and community distributions under climate change. *Ecosphere*, **4** (3): 1-23.
- Rodriguez W., Feller I. C., Cavanaugh K. C. (2016). Spatio-temporal changes of a mangrove-saltmarsh ecotone in the North-eastern coast of Florida, USA. *Global Ecology and Conservation*, **7**: 245-261.
- Saenger P. et Snedaker S. C. (1998). Pantropical trends in mangrove above-ground biomass and annual litterfall. *Oecologia*, **96**: 293-299.
- Saintilan N., Wilson N. C., Rogers K. L., Rajkaran A., Krauss K. W. (2014). Mangrove expansion and salt marsh decline at mangrove poleward limits. *Global Change Biology*, **20**: 147-157.
- Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K. B., Tignor M., Miller H. L. (eds.) (2007). *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 996 pp.
- Vergés A., Steinberg P. D., Hay M. E., Poore A. G., Campbell A. H., Ballesteros E., Heck K. L. Jr, Booth D. J., Coleman M. A., Feary D. A., Figueira W., Langlois T., Marzinelli E. M., Mizerek T., Mumby P. J., Nakamura Y., Roughan M., van Sebille E., Gupta A. S., Smale D. A., Tomas F.,

Wernberg T., Wilson S. K. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20140846.

Walcker R. (2015). Dynamique spatiale des mangroves de Guyane entre 1950 et 2014 : forçage atmosphérique et conséquence pour le stock de carbone côtier. Thèse université Toulouse 3, 159 p.

Walcker R., Anthony E., Proisy C., Gardel A., Cassou C., Aller R. C., Fromard F. (2015). Fluctuations in the extent of mangroves driven by multi-decadal changes in North Atlantic waves. *Journal of Biogeography*, **42**: 2209–2219.

François Fromard

ECOLAB – Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement - CNRS Toulouse

Francois.fromard@univ-tlse3.fr

Antoine Gardel

LEEISA – Laboratoire écologie, environnement, interactions des systèmes amazoniens - CNRS Cayenne

Antoine.gardel@cnrs.fr

Fiche 3.7

Apport de la métagénomique pour évaluer la capacité d'adaptation du microbiote du sol aux changements environnementaux et notamment climatiques

Pascal Simonet

La vie microscopique dans le sol est fondamentale pour celle qui se développe au-dessus de sa surface. La quantité et la qualité des récoltes, la résistance aux inondations, le lessivage des polluants et plus globalement la santé des plantes, des animaux et des hommes sont en effet directement conditionnés par la santé des communautés de bactéries, de champignons, de nématodes et de beaucoup d'autres (micro-)organismes qui colonisent le sol. Cette vie souterraine si fondamentale est-elle aujourd'hui menacée ? Quel est le potentiel de résistance de cette communauté de microorganismes vivant dans le sol (que l'on appelle aujourd'hui le microbiote tellurique) et sa capacité d'adaptation à une agriculture intensive, à la pollution chimique, à l'urbanisation, aux modifications du climat ? Peut-on envisager sa résilience suite à un retour à des pratiques plus respectueuses de l'environnement ?

Le défi scientifique pour répondre à ces questions est extraordinairement complexe tant les sols issus d'une variété de roches mères se caractérisent par leur très grande diversité. Au sein même d'un champ, d'une prairie, d'une forêt les différences de texture et structure du sol peuvent être très importantes. C'est également à une échelle spatiale très inférieure, submillimétrique, que le sol présente une très grande hétérogénéité et une complexité physicochimique qui va conditionner le développement, les activités, les relations des microorganismes entre eux (figure 1).

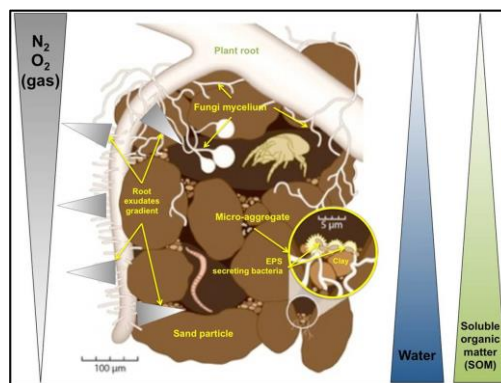


Figure 1 – Hétérogénéité et complexité du sol à une échelle submillimétrique.

Si le sol a été caractérisé de « boîte noire » par les microbiologistes c'est que moins de 1 % des microorganismes du sol, principalement des bactéries sont capables de se multiplier *in vitro* (Amann *et al.*, 1995). C'est l'invention de la PCR¹ à la fin des années 1980 qui a ouvert une nouvelle voie de recherche où n'ont pas tardé à s'engouffrer les écologistes microbiens pour développer ce qui allait devenir l'approche métagénomique, s'affranchissant de la culture des bactéries. La PCR a permis d'identifier, caractériser, classer des organismes difficiles à cultiver, des pathogènes ou des symbiontes des plantes quand un peu d'ADN bactérien pouvait être extrait à partir des tissus végétaux. La boîte de Pandorre était désormais ouverte. Si l'on a commencé alors à faire de la microbiologie sans plus s'intéresser aux bactéries mais seulement à leur ADN, les interrogations sur les performances de cette nouvelle approche n'ont malgré tout pas tardé à se manifester. Sera-t-elle réellement capable de décrypter toute la complexité du microbiote tellurique et susceptible d'apporter les réponses sur l'impact du réchauffement climatique qui permettraient à l'homme d'intervenir le cas échéant pour préserver la biodiversité microbienne tellurique et les fonctions essentielles qu'elle assure ?

Définir la métagénomique nécessite de rappeler que la génomique bactérienne est l'étude des génomes des bactéries, plus précisément des gènes qui les composent, de leur localisation sur le chromosome ou sur des plasmides, de leur position les uns par rapport aux autres, de leur séquence et de leur fonction. L'addition du préfixe méta (tiré du grec μετά (**meta**) au-delà) indique que le niveau individuel est transcendé pour considérer l'ensemble des génomes (le métagénome). Le terme « métagénomique » fut initialement réservé à une application précise, consistant à cloner l'ADN extrait du sol dans un hôte bactérien domestiqué (principalement *E. coli*) pour créer puis cribler ces banques d'ADN en vue d'identifier des gènes codant de nouvelles enzymes ou molécules (Handelsman *et al.*, 1998). On peut dire qu'aujourd'hui c'est son sens large qui fait référence englobant toute approche expérimentale basée sur l'ADN extrait de l'environnement, indépendante donc de la culture *in vitro*. La métagénomique se discerne ainsi de la microbiologie traditionnelle, fondamentale et industrielle qui étudie et exploite les isolats bactériens.

En pratique, la métagénomique c'est donc déjà l'extraction de l'ADN bactérien environnemental. Des échantillons de quelques grammes de sol sont prélevés sur le terrain et traités selon 2 types de méthodes (Courtois *et al.*, 2001). La première (méthode directe) consiste à lyser les cellules bactériennes directement dans l'échantillon de sol en lui appliquant des traitements physiques (broyage à sec, microondes, chocs thermiques, ultrasons, etc.), enzymatiques (lysozyme, cellulases etc.) ou chimiques (détergents) utilisés seuls ou en combinaison. Cette étape est suivie d'une non moins importante série de traitements de purification de l'ADN aboutissant à une solution plus ou moins colorée par les acides humiques non éliminés. La taille moyenne des fragments d'ADN extraits est généralement inférieure à 20kb². Cette méthode semble toutefois plus efficace en termes de quantité d'ADN isolé que celle consistant à extraire d'abord les cellules bactériennes de la matrice avant de les lyser (méthode indirecte). Par centrifugations différentielles ou sur gradients de densité d'un polymère, l'échantillon de sol traité par la méthode indirecte est

¹ La PCR (initiale anglais pour la méthode intitulée en français « réaction de polymérase en chaîne ») est une technique d'amplification de l'ADN *in vitro* qui permet d'augmenter en laboratoire le nombre des copies d'une séquence d'ADN sélectionnée par l'expérimentateur.

² Le Kb (pour kilobase) est une unité de mesure représentant une longueur de 1 000 paires de bases d'ADN double brin ou de 1 000 bases s'il s'agit d'ARN.

fractionné jusqu'à fournir une suspension purifiée des principaux contaminants et largement enrichie en cellules bactériennes. L'ADN est ensuite extrait de ces cellules par des traitements de lyse plus ménagés, moins préjudiciables à l'ADN dont la taille des fragments extraits peut atteindre de 50 à 100kb (Bertrand *et al.*, 2005).

Le choix de la méthode d'extraction à utiliser dépendra des objectifs. Par exemple, une analyse taxonomique du microbiote basée sur l'amplification PCR et le séquençage de pools de gènes *rrs* (16S rDNA)³ amplifiés préférera la plus grande efficacité de la méthode directe en se satisfaisant de la piètre qualité de l'ADN extrait. En revanche, la construction de banques d'ADN métagénomique bénéficiera de la plus longue taille des fragments d'ADN extraits par la méthode indirecte surtout si les fonctions recherchées résultent de l'expression de plusieurs gènes organisés en opérons (Courtois *et al.*, 2003). Très populaire aujourd'hui, le séquençage direct de l'ADN métagénomique imposera, selon la technologie utilisée, le recours à l'une ou l'autre méthode d'extraction de l'ADN. Par exemple, de très longues lectures comme le proposent certaines plateformes ne pourront être obtenues qu'avec une matrice d'ADN de qualité, extraite donc par la méthode indirecte (figure 2).

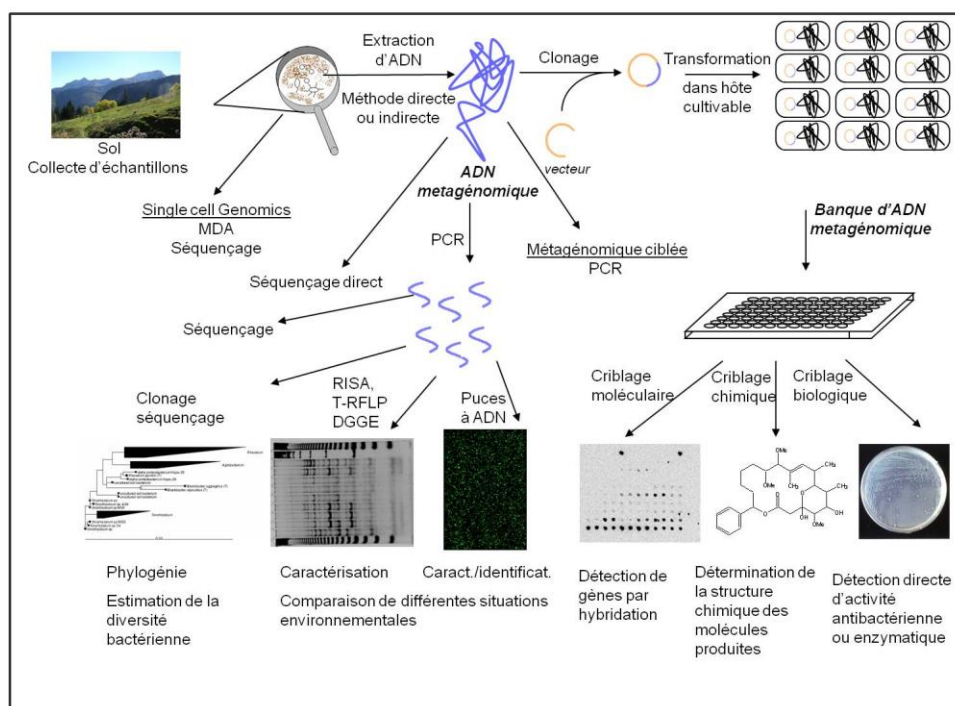


Figure 2 – Approche métagénomique appliquée au sol. Méthodes d'utilisation de l'ADN bactérien extrait du sol (le métagénome) et applications fondamentales (décryptage taxonomique ou fonctionnel du microbiote) et industrielles (découverte de nouvelles enzymes ou molécules chimiques).

³ Le gène *rrs* ou *16S rDNA* est transcrit en ARN ribosomique 16S (ARNr 16S) qui constitue la petite sous-unité des ribosomes chez les procaryotes (bactéries et Archaea). Ce gène, ubiquiste et présent en plusieurs copies dans chaque microorganisme est constitué de zones dont la séquence ADN présente des vitesses d'évolution très différentes qui permettent à la fois de l'amplifier aisément par PCR et d'exploiter les séquences les plus divergentes comme marqueurs de différents niveaux taxonomiques et pour reconstruire l'histoire évolutive (phylogénie) des organismes.

Apports de la métagénomique pour l'étude du microbiote du sol

Depuis le début de ce XXI^e siècle, les microbiologistes ont identifié plus de nouveaux phyla, classes, genres, espèces de microorganismes que tout ce qui avait été caractérisé depuis qu'au XVII^e siècle Van Leeuwenhoek observa avec son microscope rudimentaire ces « nombreux et très petits animalcules ». Le sol est le premier réservoir de la diversité bactérienne, à un niveau beaucoup plus important que ce qui avait été préalablement estimé. Ces microbiotes sont composés d'eucaryotes microscopiques, d'Archaea et de populations bactériennes dont la plupart n'ont qu'un très faible nombre de cellules, la « biosphère rare » (Shade *et al.*, 2014). Un apport considérable de la métagénomique aura été de dévoiler cette importante composante, permettant d'anticiper son rôle dans la résistance et la résilience du microbiote tellurique. Du fait de cette biodiversité considérable le microbiote est doté d'une formidable redondance fonctionnelle. Il se prémunit ainsi de la vulnérabilité de chacun de ses membres car chaque fonction indispensable au bon fonctionnement de l'écosystème peut être assurée par une myriade de microorganismes différents. Si cela ne suffisait pas, le potentiel adaptatif du microbiote peut aussi compter sur ce réservoir considérable de ressources génétiques qui peuvent s'échanger par transfert horizontal pour encore accroître la diversité fonctionnelle globale (Boubakri *et al.*, 2006).

Biais et limites de l'approche métagénomique appliquée au sol

L'approche métagénomique aura d'abord permis de révéler l'existence d'une biosphère rare à défaut de l'avoir décryptée exhaustivement car beaucoup reste encore à faire ne serait-ce que pour déterminer l'ordre de grandeur du nombre d'espèces bactériennes dans un gramme de sol (entre 10^4 et 10^7) ! Beaucoup de bactéries du sol restent ignorées : celles à effectifs vraiment trop faibles pour que leur ADN soit analysé, celles inatteignables car trop bien protégées dans les microstructures du sol, celles, innombrables (et pas limitées à la biosphère rare) dont la paroi résiste aux traitements de lyse. Une autre source importante de biais est due à la très grande capacité d'adsorption de l'ADN sur les constituants du sol (argile, sable etc.) (Frostegard *et al.*, 1999). Jusqu'à 99,9 % de l'ADN peut être irréversiblement piégé dans les sols les plus argileux. Les étapes aval de la métagénomique ne sont pas exemptes de difficultés, la purification de l'ADN entraîne des pertes, l'efficacité de l'amplification PCR et du séquençage n'est pas homogène et jusqu'aux analyses bioinformatiques qui doivent résoudre leurs limitations. Se pose alors la question de la fidélité que l'image révélée par les résultats de la métagénomique (généralement des données de séquences) donne de la structure tant taxonomique (quelles bactéries) que fonctionnelle (quels gènes) du microbiote tel qu'il était initialement dans l'échantillon. À partir de là, sommes-nous réellement en droit d'utiliser ces données pour déterminer si les écosystèmes évoluent ou pas dans la bonne direction, pour proposer des recommandations sur leur gestion, pour définir des standards ou établir des règlements ? Le niveau des incertitudes est tel, l'image du microbiote si voilée, que de plus en plus de microbiologistes en sont aujourd'hui à réfuter l'interprétation de ces données (Nesme *et al.*, 2016).

Décrypter les microbiotes telluriques

La métagénomique ne doit pas être une discipline en soi. Ce n'est qu'un outil qui doit être au service de la compréhension et la préservation des écosystèmes et l'exploitation de leurs ressources génétiques. Mais cet outil est encore en développement et demeure encore incapable d'estimer le niveau de la menace que fait peser le réchauffement climatique sur la diversité et les nombreuses fonctions qu'exercent les microbes dans les sols. Cette approche

technique se doit d'améliorer ses propres performances et se combiner avec d'autres (culture *in vitro*, extraction et analyse génomique de cellules isolées) pour atteindre les objectifs fixés. Les microbiologistes ont un défi considérable à relever tant ces écosystèmes sont complexes et que, d'un autre côté, la production de nourriture, la santé des hommes, des animaux, des plantes, de l'environnement en général dépendront de la capacité et de la vitesse d'adaptation des microbiotes des sols et potentiellement des capacités d'intervention de l'Homme. Déjà des programmes comme le Réseau de Mesures de la Qualité des Sols (RMQS) en France ou son équivalent dans d'autres pays ont pour objectif leur surveillance sur le long terme, notamment en conservant des échantillons de sol pour en étudier leur évolution et celle de leur microbiote (Ranjard *et al.*, 2010). Ce défi est dans son ampleur du niveau de celui de l'exploration des étoiles et des galaxies de l'univers. Comme pour les astrophysiciens seules des initiatives internationales et pluridisciplinaires de grande envergure seront en mesure de faire franchir un nouveau palier à la compréhension de l'infiniment petit, un autre univers qui est juste caché là sous nos pieds (Nesme *et al.*, 2016 ; Vogel *et al.*, 2009).

Références bibliographiques

- Amann R. I., Ludwig W. et Schleifer K. H. (1995). Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiol. Rev.*, **59**: 143-169.
- Bertrand H. *et al.* (2005). High molecular weight DNA recovery from soils prerequisite for biotechnological metagenomic library construction. *J. Microbiol. Methods.*, **6**: 1-11.
- Boubakri H., Beuf M., Simonet P. et Vogel T. M. (2006). Development of metagenomic DNA shuffling for the construction of a xenobiotic gene. *Gene.*, **375**: 87-94.
- Courtois S. *et al.* (2001). Quantification of bacterial subgroups in soil: comparison of DNA extracted directly from soil or from cells previously released by density gradient centrifugation. *Environ. Microbiol.*, **3**: 431-439
- Courtois S. *et al.* (2003). Recombinant Environmental Libraries Provide Access to Microbial Diversity for Drug Discovery from Natural Products. *Appl. Environ. Microbiol.*, **69**: 49-55.
- Frostegard A. *et al.* (1999). Quantification of bias related to the extraction of DNA directly from soils. *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**: 5409-5420.
- Handelsman J., Rondon M.R., Brady S.F., Clardy J. et Goodman R.M. (1998). Molecular biological access to the chemistry of unknown soil microbes: a new frontier for natural products. *Chem. Biol.*, **5**: R245-R249.
- Nesme J. *et al.* (2016). Back to the Future of Soil Metagenomics. *Front. Microbiol.* **7**: 73.
- Ranjard L. *et al.* (2010). Biogeography of soil microbial communities: a review and a description of the ongoing French national initiative. *Agron. Sustain. Dev.*, **30**: 359–365.
- Shade A. *et al.* (2014). Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity. *M. bio.*, **5**: e01371-14.

Vogel T. M. *et al.* (2009). TerraGenome: a consortium for the sequencing of a soil metagenome. *Nat. Rev. Microbiol.*, **7**: 252.

Pascal Simonet

Directeur de recherche

« Environmental Microbial Genomics group » Laboratoire Ampère UMR 5005 CNRS, École Centrale de Lyon, Université de Lyon

pascal.simonet@ec-lyon.fr ; www.genomenviron.org

PARTIE II

Les activités de gestion et d'exploitation des écosystèmes

- | | |
|-----------------------------------|---------------|
| 4. Atténuation | p. 119 |
| 5. Exploitation et gestion | p. 127 |
| 6. Adaptation sociale | p. 149 |

Fiche 4.1

Atténuation du changement climatique par les écosystèmes terrestres

Nicolas Viovy

Les écosystèmes échangent en permanence avec leur environnement (et l'atmosphère en particulier) un ensemble de composés (en premier lieu le carbone) mais également de l'énergie. Par ces échanges les écosystèmes jouent un rôle sur le climat. Une bonne gestion des écosystèmes par l'homme peut alors participer à l'atténuation du changement climatique. La reforestation par exemple peut permettre de piéger une partie du carbone de l'atmosphère

Description du mécanisme

1. Influence directe de la végétation sur le climat

La végétation absorbe une partie de l'énergie solaire reçue par la terre. La végétation est en général plus sombre que les sols nus et absorbe ainsi plus d'énergie ce qui a un effet globalement réchauffant. On a pu ainsi montrer que le remplacement de forêts par des zones cultivées pouvait conduire à refroidir localement la température. L'effet reste faible à l'échelle du globe mais peut avoir un rôle important à l'échelle locale. La végétation est également très efficace pour recycler l'eau car elle peut aller chercher l'eau contenue profondément dans les sols et la transpirer. Cette action de la végétation sur le cycle de l'eau a plusieurs impacts sur le climat : le changement de phase de l'état liquide à gazeux lors de la transpiration par les plantes absorbe une grosse quantité d'énergie ce qui va refroidir la surface. De même la turbulence de l'atmosphère est augmentée par la présence de végétation haute ce qui facilite le recyclage de l'eau par les pluies locales et stimule l'advection d'air humide océanique. La présence de végétation peut donc stimuler les précipitations et en retour favoriser son maintien. Cependant le processus peut s'inverser et amplifier le processus d'aridification si le couvert végétal commence à se dégrader.

2. Influence indirecte de la végétation sur le climat

La végétation, par le mécanisme de photosynthèse absorbe du CO₂. Le carbone ainsi piégé sert à produire de la biomasse végétale. Cette biomasse qui va transiter par toute la chaîne trophique va finir à terme par être décomposée dans le sol et donc retournera sous forme de CO₂ dans l'atmosphère. Cependant l'ensemble du processus depuis l'absorption jusqu'au relargage peut prendre des années. La végétation représente ainsi un piège efficace du carbone. Si la production végétale augmente alors le continuum végétation/sol va stocker du carbone et ainsi diminuer la concentration atmosphérique en CO₂ et donc l'effet de serre. C'est ce que l'on constate actuellement : on estime que les surfaces terrestres réabsorbent en moyenne entre 1/4 et 1/3 du CO₂ émis par les activités humaines. Plusieurs mécanismes expliquent cet accroissement de production depuis le début de l'ère industrielle : l'augmentation de la température favorable à la croissance des végétaux dans les hautes latitudes et l'effet stimulant du CO₂ sur la photosynthèse. Deux autres facteurs liés aux activités humaines ont un rôle sur ce puits de carbone : l'accroissement des surfaces forestières en Europe et en Amérique du nord. Le dépôt des oxydes d'azote issus de la

combustion des fuels fossiles (principalement le pétrole) qui vient fertiliser les écosystèmes en apportant de l'azote minéral. L'accroissement du CO₂ atmosphérique a également un autre effet sur la végétation : il permet aux plantes de limiter leur transpiration les rendant ainsi plus résistantes au stress hydrique estival. Cependant ce processus d'atténuation du changement climatique par séquestration du carbone peut s'inverser cas de changement d'utilisation des sols ou de dégradation anthropique des écosystèmes. De même, si les conditions climatiques deviennent suffisamment défavorables (en particulier en cas d'augmentation des périodes de sécheresse et de vagues de chaleur pour contrebalancer l'effet de fertilisation du CO₂, la photosynthèse ne permettra pas de compenser la respiration de l'écosystème. Les écosystèmes peuvent alors devenir une source de CO₂ et ainsi amplifier le changement climatique. Les zones tropicales où les modèles climatiques anticipent une baisse des précipitations pourraient ainsi à l'avenir devenir une source de carbone.

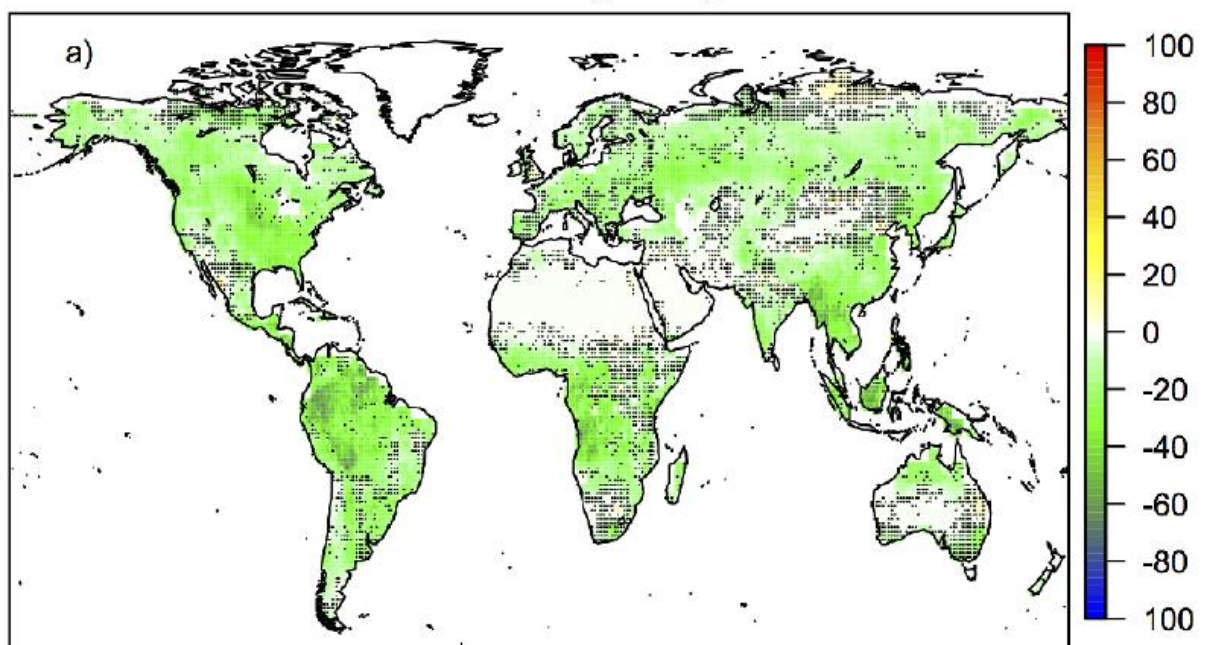


Figure – Stockage de carbone par la végétation (gCm⁻²an⁻¹) simulé par un ensemble de modèles en moyenne sur la période 1990-2009. Les valeurs négatives indiquent un flux de carbone de l'atmosphère vers la surface et donc un stockage (Sitch S. *et al.*, 2015). Les valeurs grisées indiquent les zones de désaccords entre modèles.

Incertitudes

L'incertitude sur la façon dont la végétation module le climat reste grande. En particulier la réponse de la photosynthèse à l'accroissement du CO₂ sur le long terme reste très incertaine, différentes expériences ayant mis en évidence que cet effet de fertilisation a tendance à diminuer au cours du temps. Pour évaluer la capacité des écosystèmes à atténuer le changement climatique on se base principalement sur des modèles qui sont une représentation simplifiée de la réalité. On évalue l'incertitude lié aux modèles en réalisant des simulations basées sur différents modèles, l'incertitude étant évalué comme la divergence entre les modèles.

Une des approches envisagées pour utiliser la végétation comme atténuateur du changement climatique est l'utilisation de bioénergie avec capture et séquestration du carbone (BECCS). Cette méthode consiste à utiliser de la biomasse produite par la forêt ou par des herbacées ou ligneux (céréales, miscanthus) pour produire de l'électricité (ou du chauffage), le CO₂ produit lors de la combustion étant alors récupéré et injecté dans des couches géologiques profondes où il est alors piégé. L'avantage d'une telle approche est qu'elle permet d'abord de se substituer à de l'énergie fossile. Il s'agit d'un système appelé « carbone-négatif » car il permet de produire de l'énergie tout en s'appuyant sur la capacité de la végétation à prélever du CO₂ dans l'atmosphère, au lieu d'en émettre comme les énergies fossiles. Une étude récente (Sanchez D. *et al.*, 2015) a ainsi évalué qu'un tel système pourrait réduire de 145 % les émissions de CO₂ en 2050 (par rapport au niveau de 1990) sur le Nord-Ouest des États-Unis d'Amérique. Un tel système à grande échelle pose cependant des problèmes en particulier en nécessitant des sites de réinjection et en créant une forte tension sur l'utilisation des terres nécessaires pour produire une telle quantité de biomasse. Il y a ainsi un risque de destruction de zones naturelles (déforestation) mais aussi de conversion des terres agricoles créant une pénurie potentielle de production alimentaire. Il faut également noter qu'une telle production de biomasse nécessiterait une consommation considérable d'eau et de nutriment (engrais) qui serait difficile de fournir, limitant ainsi la production effectivement réalisable.

Références bibliographiques

GIEC : Changements climatiques 2013 : Les éléments scientifiques. Résumé à l'intention des décideurs, résumé technique et foire au question, groupe de travail 1 (http://www.climatechange2013.org/images/report/WG1AR5_SummaryVolume_FINAL_FRE_NCH.pdf).

Le Quere C. *et al.* (2015). Global carbon budget 2014. *Earth Syst. Sci. Data*, **7**: 1–39. www.earth-syst-sci-data.net/7/1/2015/ doi:10.5194/essd-7-1-2015.

Sanchez D. *et al.* (2015). Biomass enables the transition to a carbon-negative power system across western North America. *Nature Climate Change*, **5**: 196–197.

Sitch S. *et al.* (2015). Recent trends and drivers of regional sources and sinks of carbon. *Dioxide Biogeosciences*, **12**: 653–679.

Nicolas Viovy

Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement

UMR CEA/CNRS/UVSQ

Nicolas.viovy@lsce.ipsl.fr

Fiche 4.2

Mécanismes d'atténuation du changement climatique par les processus biologiques

Christophe Rabouille, Laurent Bopp et Marion Gehlen

Puits de carbone océanique, changement climatique et implication pour les écosystèmes marins

L'océan est l'un des principaux acteurs du cycle du carbone. Il absorbe chaque année près de 30 % des émissions anthropiques de carbone, principalement par dissolution dans l'océan de l'excès de dioxyde de carbone. En conséquence, il joue un rôle important dans l'atténuation du changement climatique anthropique. Mais le changement climatique entraîne un réchauffement des eaux et une modification de la circulation océanique. Il s'accompagne, en outre, d'une acidification de l'eau de mer qui découle de l'absorption de gaz carbonique. Ces effets combinés induisent une modification du fonctionnement des écosystèmes marins. La conjugaison de ces phénomènes biotiques et abiotiques pourrait limiter la capacité de l'océan à absorber le carbone anthropique.

Dans la machine climatique, l'océan joue un rôle central en transportant de grandes quantités de chaleur. Il contient par ailleurs 60 fois plus de carbone que l'atmosphère, avec laquelle il échange chaque année des quantités importantes de CO₂. Les mécanismes responsables de ces échanges sont de deux sortes : un mécanisme de **dissolution** du CO₂ dans l'océan et de transport par les courants vers l'océan profond (pompe physicochimique), et un mécanisme **d'absorption par la biomasse marine** végétale et d'export par la **chaîne trophique** marine vers l'océan profond, séquestrant ainsi de grandes quantités de CO₂ naturel (pompe biologique). Dans les couches profondes de l'océan, ce CO₂ réside pour plusieurs centaines d'années. Des modifications de ces processus, physiques, chimiques, mais aussi biologiques, pourraient conduire à une modification de la capacité de l'océan à stocker du CO₂ anthropique, et ainsi accélérer ou ralentir le changement climatique en cours.

L'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère et le changement climatique en cours s'accompagnent de deux effets : une acidification de l'eau de mer et un ralentissement des échanges entre la surface de l'océan et l'océan profond (la stratification).

Acidification

L'invasion de l'océan de surface par le CO₂ issu de l'activité humaine entraîne une acidification des eaux océaniques (Orr *et al.*, 2005) et, même si l'océan reste légèrement basique, l'horizon de saturation des carbonates (la profondeur à laquelle les carbonates vont se dissoudre) se rapproche de la surface, augmentant le volume des eaux sous-saturées en carbonate. L'acidification est maintenant bien documentée (IPCC, WG1 Chapitre 3) et pourrait affecter une grande variété d'organismes et tout particulièrement ceux synthétisant des coquilles ou des structures à base de carbonate de calcium (algues microscopiques, coraux, éponges, mollusques – voir aussi la fiche 3.5 Récifs coralliens). Leur fonction de

fixation du carbonate de calcium va être affectée en premier lieu par l'acidification, mais les effets à long terme sur les écosystèmes et les chaînes trophiques jusqu'aux poissons, ainsi que la rétroaction sur le cycle du carbone océanique, ne sont pas encore connus avec certitude. La calcification soustrait du carbone à l'eau sous forme particulaire par formation de structures carbonatées. Le bilan de cette réaction est une baisse du pH dans l'eau de mer et une augmentation de la pression partielle de CO₂, favorisant le dégazage du CO₂ de l'eau. La production de carbonates a donc un effet opposé à la pompe biologique sur le transfert de carbone entre l'atmosphère et l'océan – on parle d'ailleurs de contre-pompe des carbonates. L'effet net de la production biologique carbonatée et donc les flux d'échange de CO₂ avec l'atmosphère sont liés à l'équilibre entre la pompe biologique et la contre-pompe des carbonates.

Des études récentes de modélisation ont montré que **la stratification de l'océan** pourrait s'accroître avec le changement climatique (Bopp *et al.*, 2013). L'océan de surface se réchauffe et devient moins dense, ce qui réduit mécaniquement les échanges entre les eaux de surface riches en oxygène et les eaux de subsurface appauvries en oxygène, mais enrichies en sels nutritifs. L'accroissement de cette stratification pourrait entraîner une limitation des apports de sels nutritifs à l'océan de surface où vit le plancton et donc limiter la quantité de carbone inorganique fixé lors de la photosynthèse et, ultimement, la fraction de carbone organique exportée par la pompe biologique (figure). Dans les zones de forte productivité (Pérou, Namibie) ainsi que dans certaines zones côtières ou mers intérieures (Baltique, Golfe du Mexique, Mer de Chine orientale), il existe des zones naturellement dépourvues d'oxygène (Diaz et Rosenberg, 2008 ; Rabouille *et al.*, 2008), dont le volume pourrait croître au XXI^e siècle en raison de cette stratification, du réchauffement des eaux de surface, mais aussi de l'activité humaine en zone côtière (eutrophisation). L'impact sur les écosystèmes marins est important car l'oxygène est essentiel au maintien de la plupart des organismes, à l'exception de certaines bactéries.

Limites connues à ce mécanisme pour l'adaptation au changement climatique

On sait maintenant assez clairement que l'essentiel du CO₂ émis par l'homme lors de l'utilisation de combustibles fossiles sera piégé dans l'océan par la pompe physicochimique et, sur le plus long terme, grâce à l'interaction avec les sédiments carbonatés. Son impact sur les écosystèmes marins, du plancton aux poissons est, quant à lui, mal connu. La limite principale à la compréhension de ces mécanismes d'interactions entre écosystèmes, cycle du carbone et changement climatique dans l'océan, est la méconnaissance des phénomènes d'adaptation des écosystèmes et des organismes à ces changements. En effet, la majorité des conclusions rapportées ici reposent sur des expériences réalisées sur des courtes périodes (de quelques semaines à quelques mois), sur des espèces choisies, mais les réponses des écosystèmes complexes sont parfois contraires (Riebesell *et al.*, 2007). Ces expériences négligent également les mécanismes de transport/colonisation d'espèces dans des nouvelles niches et d'adaptation des organismes présents aux nouvelles conditions environnementales. Une telle compréhension sera indispensable pour prévoir de façon plus précise l'évolution des écosystèmes sous la pression l'évolution combinée du CO₂ atmosphérique et de notre climat.

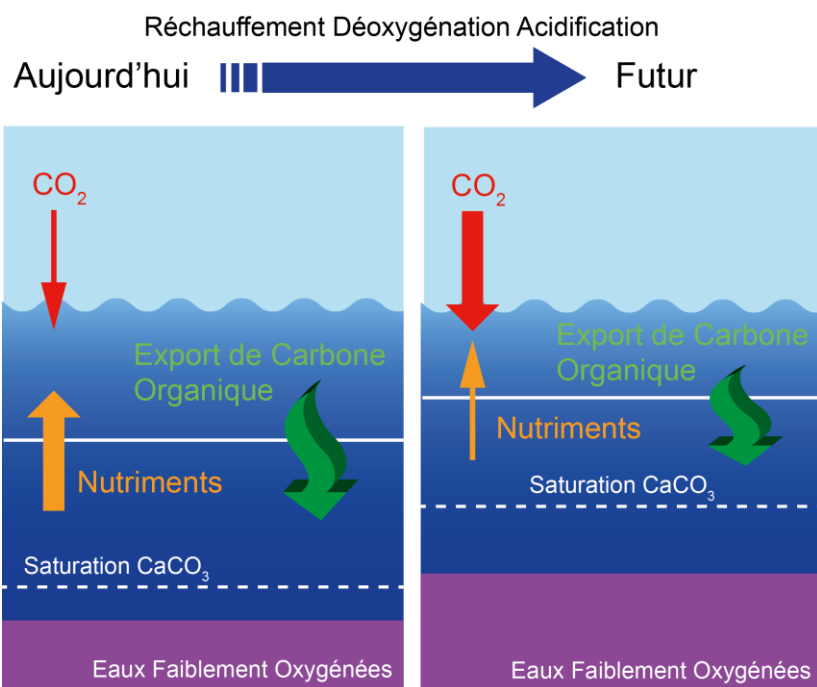


Figure – Vue schématique de l'évolution de l'océan au cours du changement climatique. Les flux d'entrée de CO₂ vont s'accroître, l'océan devrait se stratifier, et donc moins se mélanger, entraînant un affaiblissement de l'apport en nutriments et diminuant l'export de carbone (pompe biologique).

La notion de Carbone Bleu (Blue Carbon)

À l'instar du « carbone vert » pour les écosystèmes terrestres, il s'agit des puits de carbone constitués par les écosystèmes marins surtout côtiers (mangroves, herbiers sous-marins, marais salés, ...) qui sont menacés à courte échéance du fait de l'accroissement de la population côtière⁴. Ceux-ci sont très productifs et peuvent donc fixer des quantités importantes de carbone au cours de l'année, surtout sous les tropiques où la saison de production est quasi-continue. Contrairement à ce qui est accepté dans la notion de « carbone bleu », cette fixation est en grande partie retransformée en CO₂ sur place ou dans les estuaires et les zones côtières après transfert (Bauer *et al.*, 2013). Par ailleurs, il s'agit d'un phénomène essentiellement naturel qui n'impacte pas le CO₂ anthropique. Néanmoins, il est vrai que la destruction de ce puits naturel diminuerait la capacité du système climatique à absorber le CO₂ alors que son expansion permettrait de fixer d'avantage de CO₂ en partie anthropique. Il faut donc œuvrer à la restauration de ces écosystèmes qui sont également des points clés pour la biodiversité et les ressources marines, en crustacés, bivalves et poissons.

⁴ http://www.grida.no/files/publications/blue-carbon/BlueCarbon_screen.pdf

Références bibliographiques

Bauer *et al.* (2013). The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature*, **504**: 61.

Bopp *et al.* (2013). Multiple stressors of the ocean ecosystems in the 21 st century: projections with CMPI5 models. *Biogeosciences*, **10**: 6225.

Diaz et Rosenberg (2008). Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, **312**: 926.

Orr *et al.* (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**: 681.

Rabouille *et al.* (2008). Biogeochemical consequences of an oxygenated intrusion into an anoxic fjord. *CSR*, **28**: 1527.

Riebesell *et al.* (2007). Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂. *Nature*, **450**: 545.

Christophe Rabouille

Laurent Bopp

Marion Gehlen

Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement

UMR CEA-CNRS-UVSQ et IPSL

Christophe.Rabouille@lsce.ipsl.fr

Laurent.Bopp@lsce.ipsl.fr

Marion.Gehlen@lsce.ipsl.fr

Fiche 5.1

Adaptation au changement climatique de l'agriculture

Jean-François Soussana

En retardant les impacts négatifs du changement climatique sur la productivité végétale et animale, l'adaptation du secteur agricole permet de répondre à la croissance de la demande alimentaire mondiale tout en contenant l'expansion des terres agricoles dans les biomes tropicaux.

Description du mécanisme

L'adaptation concerne à la fois les pratiques agricoles, les systèmes de production, les filières agroalimentaires et les territoires. Elle comprend trois étapes selon l'intensité du changement climatique : adaptation incrémentale par des ajustements des pratiques, adaptation des systèmes agricoles et des filières en place, transformation des systèmes, des filières et de la vocation des territoires. L'adaptation incrémentale peut conduire à une impasse et retarder la transformation des systèmes agricoles, des filières et des territoires.

L'adaptation permet de gagner du temps en retardant les impacts négatifs du changement climatique et en maximisant les opportunités, liées notamment à des effets de substitution des productions. A condition d'augmenter - ou de préserver- la productivité agricole, l'adaptation constitue un mécanisme qui permet de limiter l'expansion des superficies cultivées au détriment d'autres biomes (forêts, savanes, voire prairies naturelles et steppes) (voir fiche 6.1).

L'adaptation constitue un prolongement des stratégies de gestion du risque climatique en agriculture.

Dans les agricultures traditionnelles et familiales, ces stratégies mobilisent la biodiversité comme assurance face à l'aléa climatique :

- diversité intra-spécifique, grâce à l'utilisation et à la conservation dynamique de ressources génétiques végétales et animales ;
- diversité inter-spécifique accrue en diversifiant les assolements, en cultivant des associations végétales, des systèmes multi-strates (agroforesterie, jardin créole), des plantes de service, en associant plusieurs espèces animales (aquaculture, pâturage mixte).

Cependant ces stratégies peuvent réduire le potentiel productif dans les années climatiques favorables. Il y a donc un compromis entre résilience aux aléas climatiques et productivité qui freine l'adoption de ce type d'adaptation.

La gestion du risque passe aussi par un renforcement des services liés au sol (voir fiche 5.2) :

- protection du sol contre les aléas érosifs par un couvert végétal continu ;

- amélioration de la structure et de la teneur en matière organique du sol renforçant la rétention et la percolation de l'eau ;
- stockage, mobilisation et fixation des nutriments par les activités microbiennes du sol et par des symbioses racinaires ;
- recyclage des matières organiques (effluents d'élevage, pâturage des cultures, compostage) renforçant l'activité de minéralisation du sol.

Ces stratégies de gestion du risque passent aussi par des mécanismes de solidarité (prêts, travaux collectifs) au sein des groupes sociaux concernés.

Dans les agricultures spécialisées et modernisées, la gestion de l'aléa climatique mobilise surtout des leviers technologiques et des outils financiers.

L'adaptation peut être planifiée et facilitée par la recherche :

- l'adaptation planifiée concerne les aménagements (ouvrages hydrauliques, protection des côtes), la sélection végétale et animale, la relocalisation de certaines productions (vignobles, arbres fruitiers), la création d'infrastructures agro-écologiques (conservation des sols, plantations) ;
- la recherche facilite l'adaptation en évaluant les risques et les opportunités selon les scénarios, en fournissant des options et des technologies ainsi que des outils d'aide à la décision pour les exploitations, les filières et les territoires.

Grandes cultures

L'adaptation incrémentale concerne les pratiques agricoles (dates de semis et de récolte, fertilisation, irrigation, traitements phytosanitaires), les choix variétaux, les itinéraires techniques pour limiter la variabilité des rendements et stabiliser la qualité des produits. Les transformations pourraient passer par une diversification des rotations, des mélanges d'espèces, le recours à l'agriculture de conservation et à l'agroforesterie.

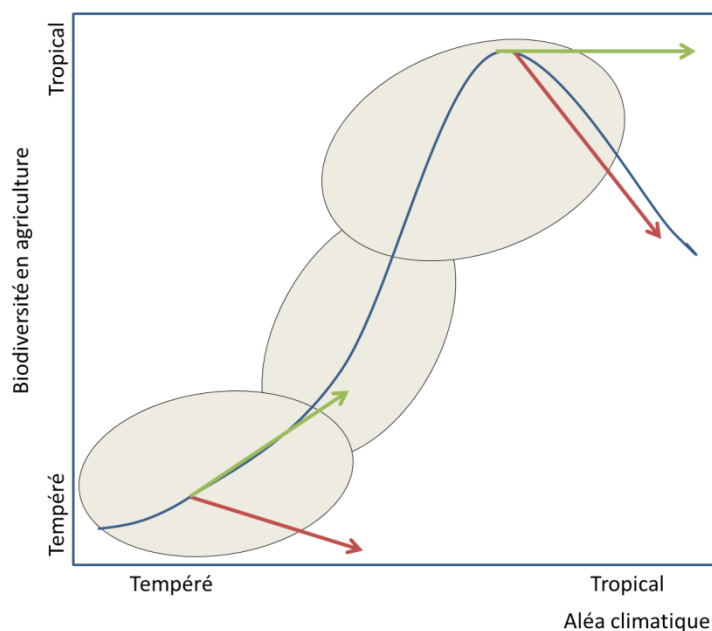
Élevage de ruminants

L'adaptation incrémentale affecte la conduite et le renouvellement du troupeau, la conduite du pâturage, la génétique animale et les bâtiments d'élevage. Pour les élevages à l'herbe, les transformations pourraient concerner le recours à des mélanges multi-espèces comprenant des légumineuses, l'agroforesterie et la création de parcours exploités durant les années sèches.

Limites connues à ce mécanisme pour l'adaptation au CC

Dans de nombreuses régions du monde, la dégradation des sols agricoles (perte de matière organique, érosion, salinisation, compactage, pollution) et la surexploitation des ressources en eau limitent le potentiel d'adaptation de l'agriculture. L'affaiblissement de la diversité biologique (nombre et diversité génétique des espèces cultivées et domestiquées, niches écologiques occupées, ampleur des interactions biotiques) pourrait renforcer la sensibilité des systèmes agricoles à la variabilité climatique, limitant ainsi leur capacité d'adaptation.

Des compromis doivent être trouvés entre l'adaptation de l'agriculture au changement climatique et la réduction des émissions de gaz à effet de serre du secteur. Stocker du carbone dans la matière organique des sols et dans la biomasse contribue à la fois à l'adaptation et à l'atténuation, mais ce stockage n'est pas irréversible. Réduire les émissions de CH₄ et de N₂O *via* une efficacité accrue des systèmes agricoles peut nécessiter une spécialisation accrue de ces systèmes limitant ainsi leur capacité d'adaptation.



Représentation hypothétique des relations entre aléa climatique et bénéfices de la biodiversité en agriculture. Un pic de biodiversité agricole serait observé dans des climats à aléa climatique important (exemple climat tropical), mais non en condition d'aléa faible (climat tempéré) ou d'aléa extrême (climat aride). Le climat méditerranéen pourrait correspondre à un niveau intermédiaire d'aléa. L'adaptation peut utiliser (flèche en vert), ou non (flèche marron), la fonction d'assurance de la biodiversité. Le changement climatique en augmentant l'aléa pourrait entraîner des transformations des systèmes agricoles et de leur niveau de biodiversité.

Aux Antilles, l'adaptation au changement climatique par un recours accru à la biodiversité (agroécologie) est à l'étude en considérant à la fois la diversification des cultures, l'utilisation de plantes de service, l'intégration des cultures avec l'élevage et le potentiel que représenteraient des cultures à vocation énergétique sur les sols contaminés par la pollution à la chlordécone. La diversification (usage accru de l'agrobiodiversité) comme assurance par rapport au changement climatique est étudiée pour la petite agriculture familiale (75 % des exploitations étant en polyculture-élevage). À l'échelle de la Guadeloupe, le développement combiné de l'agroécologie pour les marchés intérieurs, du recyclage par compostage des déchets organiques et des cultures énergétiques (canne riche en fibres) pour les zones contaminées fournirait un potentiel important d'adaptation au changement climatique des territoires avec des effets potentiellement intéressants pour l'environnement (réduction des pesticides), pour l'autonomie énergétique et alimentaire et pour le revenu des producteurs.

Incertitudes : limites des connaissances sur ce mécanisme

Ce mécanisme recouvre une très grande diversité de systèmes socio-écologiques dans le monde. La recherche scientifique sur l'adaptation au changement climatique de l'agriculture n'a réellement débuté qu'à la fin des années 1990. Les métriques de l'adaptation ne sont pas établies et un cadre conceptuel reliant adaptation, biodiversité et services des écosystèmes manque encore. Les effets sur les changements d'usage des terres de variations de la productivité agricole liés à l'adaptation ne sont pas vraiment connus. Il s'agit à ce stade d'hypothèses de travail qui sont corroborées par des modèles.

Jean-François Soussana

Directeur scientifique Environnement - INRA

Jean-francois.soussana@paris.inra.fr

Fiche 5.2

Gérer la biodiversité des sols pour améliorer la résilience des agrosystèmes et leur adaptation au changement climatique

Patrick Lavelle

L'agriculture du futur doit redonner à la biodiversité du sol l'importance qu'elle a perdu après 40 ans de pratiques intensives. C'est seulement à ce prix que les sols récupéreront les qualités physiques, chimiques et biologiques permettant l'obtention de plantes plus vigoureuses et donc capables de mieux résister aux stress physiques ou biologiques associés au changement climatique. Quant aux sols, ils pourront pleinement assurer leurs fonctions environnementales liées au cycle de l'eau (infiltration, stockage, assainissement et redistribution) et au climat (contrôle des émissions des gaz à effet de serre (GES)) et stockage de carbone dans la matière organique du sol).

Description du mécanisme

- Les sols abritent 40 % de la biodiversité planétaire sous des formes très diverses : microorganismes, microfaune (<0.2mm), mésofaune (0-2 à 2 mm), macrofaune (>2mm) et mégafaune (>30 cm), formes encore largement méconnues surtout pour les plus petites.
- L'agriculture intensive a détruit cette biodiversité en remplaçant le fonctionnement naturel du sol par l'usage d'intrants dans des proportions encore très mal appréciées mais importantes (de l'ordre sans doute de 50 %). De ce fait, l'accomplissement des fonctions naturelles du sol est remplacée par des voies mécaniques (labour, irrigation) ou chimiques (contrôle des agresseurs, stimulation de la croissance et nutrition minérale) de plus en plus coûteuses et qui contribuent pour 24 % à l'augmentation de l'effet de serre par les émissions qu'elles engendrent.
- Le changement climatique augmentera le stress potentiel des plantes, ce qui fera de l'entretien des sols, c'est-à-dire de la préservation de leurs qualités physiques, chimiques et biologiques, une composante importante de la résilience de la production. Les sols pourront ainsi absorber l'eau de pluies torrentielles et la stocker pour la restituer au cours d'épisodes secs et chauds dont la durée s'allongera. Une bonne aération limitera l'émission de gaz à effets de serre, tels que le N₂O et le méthane et permettra aussi de soustraire une bonne partie de ces gaz à effets de serre dans l'atmosphère par un stockage accru dans la biomasse végétale et dans la matière organique du sol.
- Une activité biologique importante est nécessaire à l'entretien des propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol et à la santé des plantes. Les mécanismes d'assemblage des communautés mettent en synergie les « ingénieurs » (vers de terre, racines des plantes) capables de construire un espace poral connecté et de mélanger les résidus organiques au sol minéral, à celles des microorganismes qui transforment ces résidus en nutriments assimilables par les plantes. La micro- et la

mésos faune jouent un rôle complémentaire essentiel dans la régulation fine des activités microbiennes.

- Stimuler cette activité et la biodiversité qui la soutient repose sur quatre piliers : 1) limiter au maximum le labour qui détruit l'habitat de la faune, 2) apporter des engrais organiques qui fournissent de l'énergie et des nutriments aux organismes du sol, 3) entretenir une couverture permanente du sol afin qu'elle limite le stress thermique et hydrique direct et fournisse une ressource énergétique complémentaire aux organismes du sol, et 4) contrôler les bio-agresseurs par des mécanismes naturels pour éviter l'impact des produits phytosanitaires sur les organismes du sol.

Limites connues à ce mécanisme

L'agroécologie, qui produit le savoir nécessaire à la conception d'agroécosystèmes résilients, est une science jeune. Elle sort à peine de la phase d'énoncé des postulats et principes de base. La mise en pratique de ces postulats et principes nécessite de réunir le savoir généré par la science avec le savoir empirique des agriculteurs pour identifier les technologies à appliquer localement.

L'adoption de l'innovation agroécologique ne peut se faire sans le soutien actif des politiques publiques. En effet, la restauration du capital naturel de sols entamé par les pratiques conventionnelles a un coût élevé que ne peut supporter le producteur.

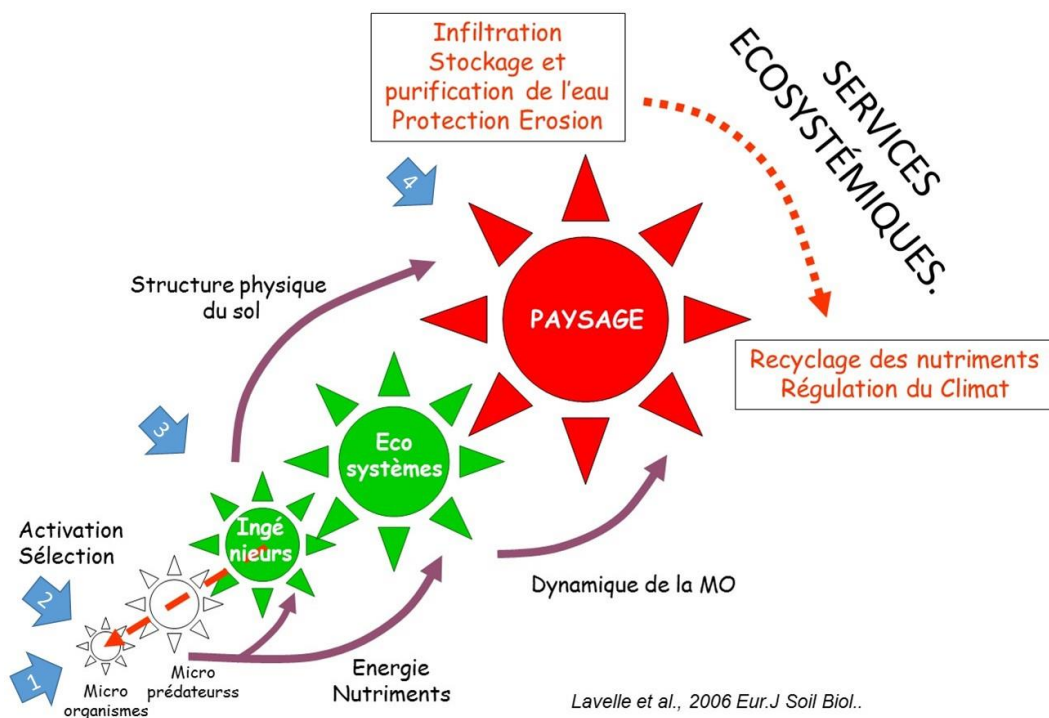


Figure – Interactions entre les divers éléments de la biodiversité aux différentes échelles et production des services écosystémiques essentiels du sol. L'addition de matière organique par une couverture permanente de plantes et des engrais organiques (1) permet de stimuler le fonctionnement général de l'ensemble en apportant de l'énergie et en favorisant le stockage de l'eau et du C dans l'écosystème. Les plantes plus robustes résistent

mieux aux aléas climatiques tandis que le sol joue à plein sa fonction de puits pour le C atmosphérique. Des interventions ponctuelles sur les peuplements microbiens (2) ou les organismes ingénieurs (3) (plantes et vers de terre) améliorent la croissance des plantes ; la réorganisation des paysages (4) est une option importante pour stimuler la fixation du C.

L'usage de légumineuses comme plantes de couverture

Elles favorisent de nombreuses fonctions du sol :

- en stimulant la diversité de tous les organismes du sol par la fourniture au sol d'un engrais vert riche en azote ;
- en améliorant la fertilité chimique par la fixation d'azote et sa libération par décomposition de l'engrais vert ainsi apporté, qui se substituent ainsi aux engrais minéraux à fort coût énergétique ;
- en stimulant la croissance des plantes et leur protection contre les bio-agresseurs par les vers de terre, les mycorhizes (dont la dissémination est favorisée par la macrofaune du sol) et d'autres agents microbiens favorables qui forment des barrières anti-agresseurs dans la rhizosphère. Cela assure le maintien des rendements en conditions de stress (par exemple hydrique), et ce sans faire appel à des produits phytosanitaires issus de produits pétroliers ;
- en améliorant l'agrégation et la porosité du sol par la stimulation des populations d'organismes ingénieurs du sol, en particulier les vers de terre et par l'action directe des racines et donc en améliorant la stabilité des sols face aux précipitations d'intensité extrêmes et aux alternances sécheresse / pluies intenses.

L'accumulation de bio-structures confère au sol des propriétés physiques améliorées et une meilleure capacité à retenir le carbone dans les structures stables des agrégats. Il s'ensuit une amélioration de la séquestration du carbone.

Références bibliographiques

Altieri M. A. (1986). Editions Debard, Paris (French edition of Agroecology book).

Lavelle P. (1997). *Advances in Ecological Research* **27** : 93-132.

Decaëns T. (2010). *Global Ecology and Biogeography* **19** : 287-302.

Lavelle, P *et al.* (2006). *European Journal of Soil Biology* **42** : S3-S15.

Tomich *et al.* (2011). *Annual Review of Environment and Resources*, Vol 36. A. IPCC (2014) Cambridge University Press.

Patrick Lavelle

Correspondant de l'Académie des sciences

Professeur émérite - Université Pierre et Marie Curie

patrick.lavelle@ird.fr

Fiche 5.3

L'approche écosystémique des pêches pour s'adapter à l'impact du changement climatique et de la surpêche en milieu marin

Philippe Cury

Une pêche excessive ou surpêche causée par l'activité de prélèvement halieutique affecte plus de 30 % des ressources marines mondiales. La surpêche entre en synergie avec le changement climatique en fragilisant les équilibres écologiques marins et la sécurité alimentaire mondiale. L'approche écosystémique des pêches, qui réconcilie conservation de la biodiversité et exploitation, apparaît aujourd'hui comme étant la façon la plus appropriée de s'adapter à ces changements globaux. En préservant la biodiversité marine tout en empêchant des pêches excessives on pourra se prémunir contre des changements irréversibles des écosystèmes marins et leurs appauvrissements.

Description du mécanisme

La totalité des stocks de poissons sauvages sont sous une pression d'exploitation croissante. L'intensité de la pêche a été multipliée par quatre depuis les années quatre-vingt. 60 % des stocks de poissons sont exploités à leur maximum et 30 % sont surexploités (FAO 2014, www.fao.org/fishery/sofia/fr).

Le changement climatique conduit à un déplacement à grande échelle des habitats de la faune marine. Pour l'ensemble des espèces de poissons, la vitesse en direction des pôles atteint $72,0 \pm 13,5$ km en moyenne par décennie. En 2050 les potentiels globaux de capture augmenteront de 30 à 70 % dans les régions de haute latitude et une baisse susceptible d'atteindre 40 % est attendue dans les régions tropicales (Cheung *et al.*, 2009) compromettant la sécurité alimentaire dans de nombreux pays du sud (Lam *et al.*, 2012). Si ces déplacements ou changements phénologiques peuvent paraître bon signe en démontrant la capacité d'adaptation de ces espèces, ils sont souvent source d'effets indirects plus compliqués. Le changement d'aire de distribution ou de phénologie d'une espèce se traduit souvent par la perte d'un compétiteur ou d'une ressource pour d'autres espèces, modifiant ainsi le fonctionnement de l'écosystème et l'abondance des espèces. Un exemple classique concerne la modification des relations trophiques entre prédateurs et proies, ce qui conduit par exemple à une désynchronisation (Durant *et al.*, 2007) entre l'abondance de plancton et les poissons qui s'en nourrissent (Cushing, 1990 ; Ottersen *et al.*, 2001).

L'augmentation de température entraîne une augmentation de la stratification des océans, réduisant l'apport en nutriments dans la zone euphotique et conduisant irrémédiablement à une diminution de la production primaire et des organismes qui en dépendent. L'abondance de zooplancton a par exemple été réduite de 70 % entre 1951 et 1993 le long de la côte Californienne (Roemmich and McGowan, 1995).

Afin de s'adapter aux effets du changement climatique et de la surexploitation, qui se superposent souvent, il faut préserver la biodiversité des écosystèmes et l'abondance des espèces pour conserver le potentiel d'adaptation aux changements.

L'approche écosystémique des pêches permet aujourd'hui de réconcilier exploitation et conservation des espèces. Elle vise à maintenir l'intégrité et la résilience des écosystèmes c'est-à-dire leur capacité à retrouver un fonctionnement normal après avoir subi une perturbation importante (comme par exemple après un ouragan ou une tempête). L'approche écosystémique des pêches contribue ainsi à cet enjeu crucial qui est le maintien d'écosystèmes marins en bonne santé et donc productifs, tout en proposant une nouvelle façon de considérer l'exploitation halieutique dans un contexte élargi (www.fao.org/fishery/eaf-net).

Il faudra anticiper les changements à l'aide de scénarios (sensu IPBES - Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques) qui permettront d'évaluer les futures contraintes climatiques, les changements de productivité des océans, les migrations des populations halieutiques ou encore l'évolution des marchés et des flottilles de pêche. Grâce à ces scénarios, il est en effet possible d'intégrer au sein de modèles de décision les différentes contraintes socio-écologiques afin d'éclairer les politiques publiques qui seront alors mieux à même d'intégrer les changements globaux.

Préserver la diversité intra-spécifique (diversité qui existe entre les individus au sein d'une même population) dans les écosystèmes marins permet l'adaptation à de nouvelles conditions environnementales. Il convient de protéger les habitats et les espèces sensibles (notamment les zones de ponte) et éviter certains engins de pêche destructeurs (tels les chaluts de fonds). Il a été démontré que certains coraux et populations de morues ont des caractéristiques et des traits de vie qui permettent dans certains cas de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales (Hughes *et al.*, 2003, Logan *et al.*, 2014, fiche 3.5).

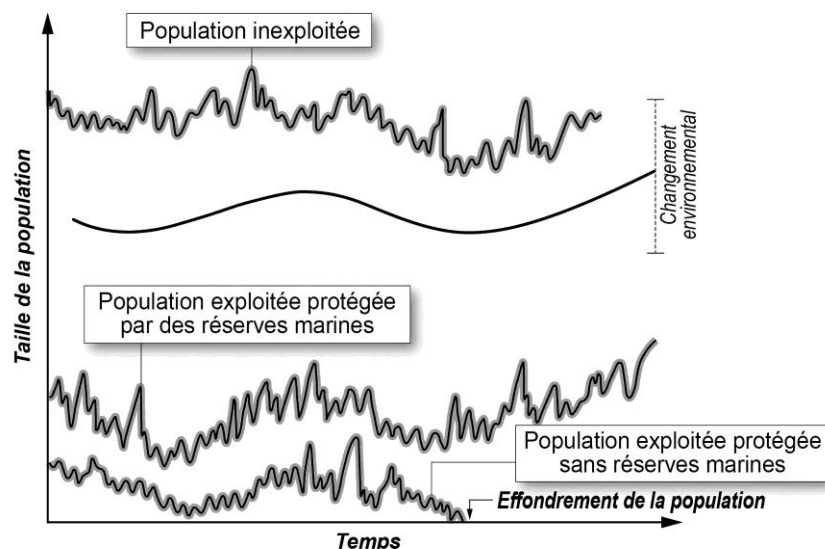


Figure – À long terme, la surexploitation des ressources marines conduit à une fragilisation prononcée des populations vis-à-vis de la variabilité climatique. Les réserves marines, outil de gestion clé de l'approche écosystémique des pêches, permettent de préserver la capacité de des populations et des écosystèmes à faire face aux contraintes climatiques (d'après Pauly *et al.*, 2003).

Changement de régime dans les écosystèmes marins

Le long des côtes namibiennes une importante activité de pêche non régulée à la sardine et à l'anchois liée à des conditions environnementales défavorables (comme une intensification des vents défavorables à la survie des larves de poissons) entraîna l'effondrement de ces populations de poissons dans les années 1980. L'absence de ces petits poissons pélagiques a modifié durablement le fonctionnement de l'ensemble des relations tropiques entre les espèces, au bénéfice d'espèces liées aux détritiques et aux zones sans oxygène, comme les gobies ou les méduses. Cette dernière espèce a proliféré au point d'empêcher les activités de pêche dans de nombreux endroits. Les estimations scientifiques évaluent entre 14 et 20 millions de tonnes l'abondance actuelle des méduses, deux ou trois fois plus que celle de toutes les espèces de poissons réunies qui vivent dans cet écosystème. L'écosystème namibien est perturbé durablement, ce profond bouleversement est encore dénommé « un changement de régime » par les écologistes. Un grand nombre d'oiseaux marins ont disparu des côtes namibiennes faute de trouver leurs proies (sardines et anchois). Ainsi les populations de manchots et les fous du Cap ont diminué de 77 % et de 94 % durant ces trente dernières années devant les côtes namibiennes. La perte de diversité due à la surexploitation chronique ne permet plus aujourd'hui aux populations marines de se reconstituer. L'adaptation aurait vraisemblablement été possible avec des populations abondantes permettant de préserver une diversité intra-spécifique potentiellement à même d'absorber les effets défavorables de la surexploitation et du changement climatique. En fait, les petits poissons pélagiques (comme justement les sardines et les anchois) sont connus pour fluctuer très fortement avec l'environnement, alternant entre périodes de fortes abondances en lien avec de bons recrutements et des périodes où les populations voient leurs biomasses se réduire drastiquement (revues dans Checkley, 2009 ; Zwolinski et Demer, 2012). Lors de ces périodes, l'ajout d'une contrainte supplémentaire (comme une forte pression de pêche) peut faire basculer ces populations dans un changement de régime. Il est donc très important d'avoir un système de gestion qui tienne compte non seulement des pêcheries mais aussi de l'environnement afin de réduire l'effort de pêche en période environnementale défavorable.

Incertitudes : limites des connaissances sur ce mécanisme

Si les sardines et anchois qui sont extrêmement abondants dans les milieux marins ont un rôle clé en régulant l'abondance des prédateurs supérieurs, certaines espèces parfois rares peuvent également jouer un rôle prépondérant dans le maintien des écosystèmes. Ainsi, les loutres marines des zones littorales du Pacifique ou encore les poissons perroquet des zones coralliennes, par leur action sur les habitats, facilitent la survie de nombreuses autres espèces. En fait, de nombreuses questions scientifiques restent encore à explorer sur le rôle de la biodiversité marine pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, déterminer leur résilience au changement climatique et prévoir leurs mutations en réponse à ce changement.

Références bibliographiques

Poloczanska E. S., Hoegh-Guldberg O., Cheung W., Pörtner H.-O. and Burrows M. (2014). Cross-chapter box on observed global responses of marine biogeography, abundance, and phenology to climate change. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field C. B., Barros V. R., Dokken D. J., Mach K. J., Mastrandrea M.D., Bilir T. E., Chatterjee M., Ebi K. L.,

Estrada Y. O., Genova R.C., Girma B., Kissel E. S., Levy A. N., MacCracken S., Mastrandrea P.R. and White L. L. (eds.)). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 123-127.

Cheung W. *et al.* (2009). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*, **16** : 24–35, doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01995.x

Cheung W., Watson R. and Pauly D. (2013). Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, **497** : 365-368.

Cury P.M., Boyd I. L., Bonhommeau S., Anker-Nilssen T., Crawford R. J. M., Furness R., Mills J. A., Murphy E. J., Österblom H., Paleczny M., Piatt J. F., Roux J.P., Shannon L., Sydeman W. (2011). Global seabird response to forage fish depletion – one-third for the birds. *Science*, **334** : 1703-1706.

Cushing D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations – An update of the match mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, **26** : 249-293.

Durant J. M., Hjermann D. O., Ottersen G. et Stenseth N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.*, **33** : 271-283. doi: 10.3354/cr033271.

Hughes T.P. *et al.* (2003). Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science*, **301** : 929-933.

Lam V., Cheung W. Swartz W. et Sumaila U. R. (2012). Climate change impacts on fisheries in West Africa: implications for economic, food and nutritional security. *African Journal of Marine Science*, **34** : 103-117.

Logan C. A., Dunne J. P., Eakin C. M. et Donner S. D. (2014). *Global Change Biology*, **20**(1) : 125–139.

Ottersen G. et Stenseth N. C. (2001). Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea. *Limnol. Oceanogr*, **46** : 1774-1780.

Pauly D., Alder J., Bennett E., Christensen V., Tyedmers P., Watson R. (2003). The future for fisheries, *Science*, **302** : 1359-1361.

Perry I., Cury P. M, Brander K., Jennings S., Möllmann C., Planque B. (2010). Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, **79** : 427–435.

Roemmich D. et McGowan J. (1995). Climatic warming and the decline of zooplankton in the Californian current. *Science*, **267** : 1324-1325.

Philippe CURY

Directeur de Recherche IRD

Philippe.cury@ird.fr

Fiche 5.4

Gestion des forêts tempérées, changement climatique et biodiversité

Jean-Luc Dupouey

Les gestionnaires des forêts doivent se baser sur les observations actuelles et les projections du climat et de ses impacts sur la distribution géographique et la production des arbres pour anticiper une exploitation commerciale qui se fera plusieurs décennies après leur prise de décision. Ces décisions concernant la composition des peuplements forestiers et leur gestion avec des cycles raccourcis sont susceptibles d'avoir des impacts forts sur la biodiversité forestière. Si ces décisions d'adaptation prennent aujourd'hui en compte les bénéfices de la biodiversité des peuplements d'arbres gérés (mélanges d'espèces, diversité génétique intra-spécifique), le rôle de la biodiversité des autres organismes, par exemple pour les cycles biogéochimiques est quasiment inconnu en forêt. Le maintien et la migration des espèces forestières en réponse au climat sont favorisés par le maintien de couverts continus et fermés et par l'augmentation de la continuité des espaces forestiers dans les paysages, mais de nombreuses incertitudes persistent quant aux avantages et aux risques de différentes actions de gestion.

1. L'adaptation de la sylviculture en vue du maintien des services rendus par la forêt, en particulier la production de bois, aura des conséquences indirectes sur la biodiversité

Pour minimiser les risques d'exploitation à moyen terme, les sylviculteurs sont amenés à prendre des décisions de gestion des forêts en se basant à la fois sur l'évolution du climat et des peuplements forestiers constatée au cours des dernières décennies et sur les contraintes économiques. Il s'agit bien d'une prise de risque car les gestionnaires des forêts doivent anticiper eu égard à une exploitation commerciale qui se fera plusieurs décennies après leur prise de décision. Les sylviculteurs prennent ainsi des mesures (Riou-Nivert, 2015) qui impacteront indirectement la biodiversité associée aux peuplements arborés cibles de la gestion. Ces choix concernent la composition, la structure et la dynamique des peuplements. Ainsi, pour réduire au maximum le risque, ils seront amenés à augmenter la part des essences à croissance rapide, principalement des résineux, mais aussi à favoriser les peuplements d'essences mélangées par rapport aux monocultures. Le manque d'eau posant actuellement problème pour nombre de forêts françaises, les sylviculteurs sont également amenés à développer une gestion plus « dynamique » des forêts. Cette gestion visant à une diminution de l'indice foliaire (c'est-à-dire la surface foliaire totale projetée au sol) des peuplements afin de réduire la consommation en eau, conduira cependant à une baisse des volumes de bois à l'hectare. Toutes ces mesures de gestion vont nécessairement avoir des conséquences pour la biodiversité. Premièrement, en modifiant le niveau de lumière qui pénètre sous la canopée, la quantité et la qualité de la matière organique qui revient au sol chaque année, la dynamique de l'eau dans le sol, la quantité et la qualité de la nourriture des herbivores, les cortèges de symbiotes, mutualistes, champignons parasites et insectes ravageurs, ces changements sont susceptibles d'impacter de nombreuses espèces. Deuxièmement, le raccourcissement des cycles de production tronquera encore plus qu'aujourd'hui les phases de sénescence, déjà quasiment absentes. Or, ces phases sont

celles de plus grande richesse pour les guildes d'espèces liées à la décomposition de la matière organique, au bois mort et aux cavités, aux gros bois, à l'origine de microhabitats variés. Le raccourcissement des cycles peut aussi entraîner une acidification des sols, sur les substrats les plus pauvres. L'amélioration des sols par amendement et fertilisation modifie significativement la composition des communautés végétales et microbiennes. En région méditerranéenne, la gestion préventive des incendies de forêt impacte les sous-bois et donc la biodiversité.

2. La biodiversité pourra en partie aider à l'adaptation des forêts

Le monde forestier a aujourd'hui connaissance de l'intérêt de la biodiversité des peuplements arborés pour l'adaptation des forêts. Le mélange d'essences est une assurance partielle face au changement climatique, car il accroît les chances qu'une partie du peuplement puisse supporter les conditions futures. Il peut surtout jouer un rôle synergique positif sur certains services écosystémiques. Les observations en situations naturelles ou expérimentales suggèrent que la productivité est plus élevée en mélange que dans les cultures pures. Mais l'ampleur de cet effet, lié surtout à la diminution de la compétition intra-spécifique, dépend fortement de la nature des espèces mises en jeu et est modulé par la fertilité des stations, la sylviculture et les régimes de perturbation. La résistance aux attaques d'insectes ou aux champignons pathogènes peut être accrue en mélange car la colonisation des arbres hôtes est ralentie et parce que la diversité des arbres augmente la probabilité de développement des ennemis naturels des ravageurs et pathogènes (Landmann *et al.*, 2008). Par ailleurs, les forestiers explorent l'utilité de la diversité génétique intra-spécifique des arbres pour l'adaptation des forêts en vue d'identifier des provenances géographiques mieux adaptées à des conditions plus chaudes ou plus sèches. Ils testent aussi le potentiel de nouvelles espèces introduites, mais en raison des risques que font peser ces introductions, et de nombreux échecs antérieurs, elles ne pourront se faire qu'avec circonspection.

Les connaissances sur le rôle des autres composantes de la biodiversité forestière dans l'adaptation au changement climatique sont beaucoup plus fragmentaires. À part pour quelques groupes d'espèces clefs comme par exemple les vers de terre, on ne connaît pas le rôle de la biodiversité dans les flux biogéochimiques, ni la nature des interactions biotiques qu'entretiennent les espèces, et si ce réseau a un rôle dans les services que fournit la forêt. On est obligé de transposer au milieu forestier, sans les avoir encore vérifiées, les connaissances acquises dans les agroécosystèmes et les formations herbacées basses, telles que la relation entre diversité des communautés microbiennes du sol et stabilité des cycles biogéochimiques.

3. Les modèles pour le siècle à venir et, de façon moins tranchée, les observations de la dynamique récente des écosystèmes forestiers tempérés montrent que le changement climatique, s'il n'est pas contenu, aura des impacts directs importants sur la biodiversité forestière. Quelles mesures d'adaptation faut-il prendre pour la protéger ?

Déjà confrontés à une dynamique récente des écosystèmes forestiers tempérés, les sylviculteurs ont la grande responsabilité de devoir anticiper des impacts sur la biodiversité forestière de changements climatiques qui pourraient être de grande ampleur. Quelles

mesures d'adaptation doivent ils prendre pour la protéger et les services qu'elle rend aux populations humaines?

La première action est de diminuer les pressions non liées au changement climatique qui fragilisent les espèces ou aggravent leur réponse au changement climatique. On a montré, chez les plantes au moins, que les espèces les plus strictement liées à la forêt ont des capacités de dispersion très faibles. Des actions pour conserver ces espèces sont nécessaires, sur place dans la limite de leur plasticité écologique et en assurant leur capacité d'évolution et, surtout, pour les aider à se déplacer dans les territoires. Au niveau local, le maintien de couverts continus et fermés, en limitant les changements microclimatiques au sein des peuplements, retardera un temps les effets des changements du macroclimat sur les espèces des sous-bois et du sol. A l'échelle des paysages, le déplacement de certaines espèces peut être favorisé en restaurant la connectivité entre massifs forestiers et, à l'intérieur des massifs, entre microhabitats favorables (Sordello *et al.*, 2014). Il s'agit de mettre en place des trames « vertes », connectant les massifs entre eux, par des zones forestières continues ou, au minimum, des réseaux de haies ou des zones agro-forestières. Il faut assurer la cohérence spatiale des zones de conservation (Natura, 2000, réserves, cœurs de parc..., voir figure). Les effets de ces trames seront très fortement espèce-dépendants. Certaines espèces ubiquistes ou même envahissantes pourraient en bénéficier plus que des espèces forestières plus rares. À l'extrême, on envisage le déplacement artificiel des espèces (migration assistée). Il a déjà été pratiqué à large échelle depuis plusieurs siècles via les plantations forestières. Pour toutes les autres espèces de l'écosystème, c'est une action coûteuse, au résultat souvent aléatoire et ne pouvant concerner qu'un faible nombre de taxons. En intra-massif, les forestiers mettent en place des trames de vieux bois (îlots de vieillissement et de sénescence, réserves) afin de pallier au manque de stades âgés et de bois morts induit par la sylviculture. Ces trames seront utiles dans le cadre du changement climatique, en particulier s'il y a dynamisation de la sylviculture.

Conclusions

Pour les écosystèmes forestiers, l'adaptation de la forêt au changement climatique se focalise sur les arbres, et peu sur la biodiversité associée :

- le rôle des espèces, à part lorsqu'elles interagissent directement avec l'arbre (parasites, symbiotes...) ou sont strictement nécessaires au maintien des cycles biogéochimiques de base (décomposition de la litière), est quasiment inconnu, voire négligé ;
- les impacts indirects des mesures d'adaptation de la forêt au changement climatique sur la biodiversité sont aujourd'hui peu pris en compte dans les recommandations sylvicoles ;
- seule la mise en place d'actions favorisant le déplacement des espèces a réellement démarré, avec la mise en place des trames vertes. Mais leur rôle écologique exact est incertain.

Ces problèmes reflètent en partie les dilemmes à résoudre entre l'adaptation des peuplements et le maintien de la biodiversité associée, et témoignent du besoin de connaissances sur la modélisation de la dynamique à long terme des espèces et communautés forestières. Dans ce contexte, les réseaux d'observations joueront un rôle crucial pour la mise en évidence des impacts du changement climatique et des effets des mesures d'adaptation sur la biodiversité.

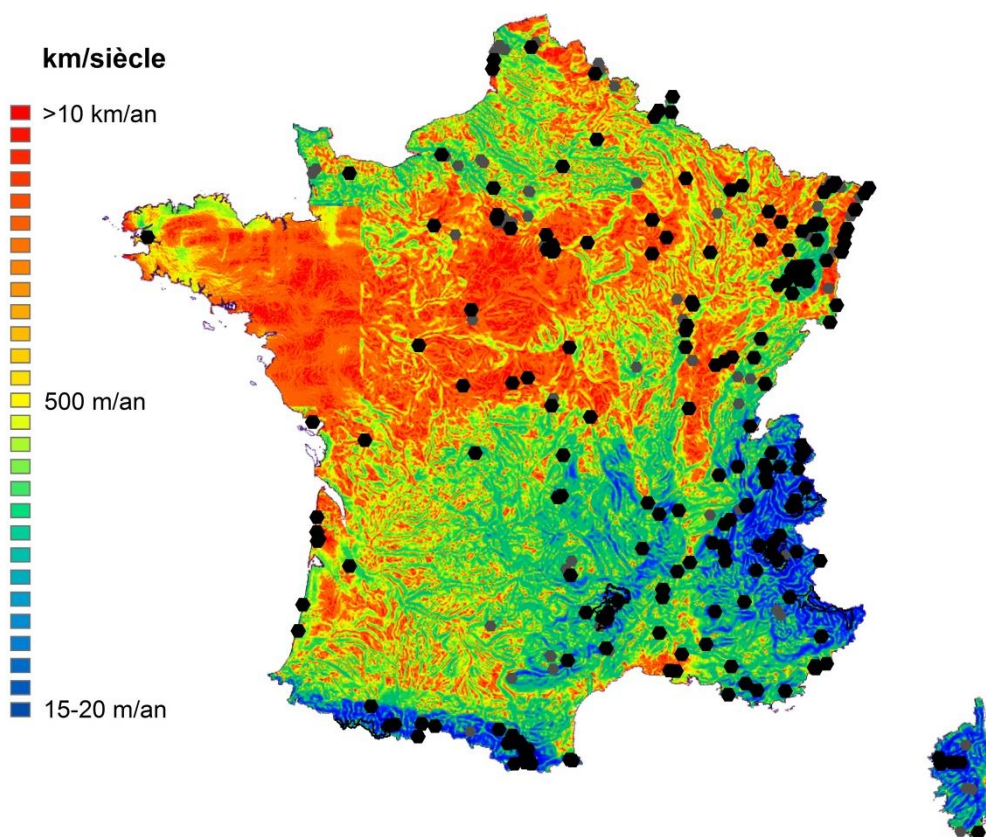


Figure – Vitesse attendue de déplacement de la niche thermique des espèces sous l'effet du changement climatique (scénario modéré) au cours du XXI^e siècle et emplacement des réserves forestières (sources : ONF et RNF) et cœurs de parcs nationaux (points noirs). Là où la contrainte de déplacement sera la plus forte (ouest de la France), la forêt est la plus morcelée et le réseau de réserves est le moins dense (Dupouey et Badeau, non publié).

Références bibliographiques

Landmann G., Dreyer E., Landeau S. (2008). Forêts mélangées : quels scénarios pour l'avenir ? Ateliers REGEFOR 2007, Revue forestière française, n°2, 303 p.

Riou-Nivert P. (2015). Adaptation au changement climatique et gestion forestière, In L'arbre et la forêt à l'épreuve d'un climat qui change, ONERC, La documentation française, Paris, 77-107.

Sordello R., Herard K., Coste S., Conruyt-Rogeon G., Touroult J. (2014). Le changement climatique et les réseaux écologiques. Point sur la connaissance et pistes de développement. MnHn, Service du patrimoine naturel. 178 p.

Jean-Luc Dupouey

Directeur de recherche

UMR Écologie et Écophysiologie forestière, INRA, Nancy

jean-luc.dupouey@nancy.inra.fr

Fiche 5.5

Agrobiodiversité, sélection locale, hybridation intra et interspécifique pour l'adaptation aux changements globaux

Yves Vigouroux

En agriculture, à l'échelle des variétés locales, il existe une diversité fonctionnelle susceptible de répondre à de nouvelles pressions de sélection, dont celles induites par les changements climatiques. Cette diversité fonctionnelle peut préexister au sein des variétés ou être acquise par des phénomènes d'échange de gènes ou d'hybridation.

Sélection locale en réponse aux changements globaux

L'agriculture mondiale est largement dominée par les petits agriculteurs, qui concentrent de nombreux rôles : producteurs, producteurs de semence, sélectionneurs, vendeurs/donneurs de produits agricoles et de semences, consommateurs. Ils ont notamment un rôle important de sélectionneur *in situ* : ils adaptent et sélectionnent leur variétés localement.

La diversité génétique au sein des variétés traditionnelles de plantes cultivées par ces agriculteurs est très grande. En conséquence, ces variétés possèdent des variations génétiques fonctionnelles, c'est-à-dire modifiant de façon détectable le phénotype. Ces variations fonctionnelles peuvent être localement sélectionnées pour leur permettre de s'adapter à des variations de l'environnement.

De plus, ces variétés ne sont pas isolées et elles sont donc généralement capables d'échanger des gènes avec d'autres variétés ou des plantes sauvages apparentées. En conséquence, elles peuvent donc aussi acquérir de tels allèles fonctionnels par ces flux de gènes. Il peut s'agir d'hybridation avec des espèces plus éloignées ou de flux de gènes entre variétés au sein des mêmes espèces.

En plein champ, une sélection environnementale et humaine s'opère, conduisant à continuellement adapter et faire évoluer les variétés. Cette sélection continue assure l'évolution des variétés et l'adaptation aux variations environnementales variables.

Ces processus ont conduit aux adaptations des différentes espèces à des climats très divers. Le maïs, plante naturellement tropicale, pousse dans les tropiques à basses altitudes mais jusqu'à 4 000 m dans les Andes, et des variétés sont adaptées aux hautes latitudes tempérées (Canada, Europe du Nord).

Une diversité fonctionnelle qui permet une adaptation rapide

Adaptation sur la diversité fonctionnelle préexistante

En termes évolutifs, face à des changements environnementaux rapides, les nouvelles mutations donnant un avantage sélectif apparaissent avec une probabilité faible et sont

aussi à une fréquence initiale très faible. En conséquence, ces mutations sont difficilement disponibles pour une adaptation rapide. En revanche, si une diversité fonctionnelle intéressante est déjà présente au sein de la population avec une fréquence modérée, sa sélection pourra être efficace et rapide. L'adaptation à partir d'une telle diversité fonctionnelle préexistante a été documentée par exemple au Niger sur des adaptations à des climats plus secs à l'échelle d'une trentaine d'années (Vigouroux *et al.*, 2011).

Interaction génotype-environnement et sélection

Un allèle fonctionnel associé à un trait/phénotype dans une condition environnementale donnée peut ne plus l'être dans d'autres conditions. Ainsi certains allèles de gènes de floraisons sont seulement associés à une variation phénotypique si le semis est précoce (Mariac *et al.*, 2016). Si le semis est tardif, ils ne sont pas associés à des différences de floraison. En conséquence des allèles peuvent ne répondre à la sélection que dans des conditions particulières de l'environnement. La variabilité environnementale (et de la sélection) permet de maintenir ces allèles au sein des variétés (Mariac *et al.*, 2016).

Flux de gènes adaptatifs

Le flux de gènes entre variétés ou entre formes sauvages et cultivées (Barnaud *et al.*, 2009) est une voie permettant d'acquérir des allèles fonctionnels avec une fréquence allélique suffisante pour favoriser leur sélection.

Hybrides et adaptations

De manière plus générale, sans même considérer un gène particulier, les formes hybrides même de générations récentes peuvent fournir un avantage sélectif par rapport au phénotype traditionnellement cultivé. Un exemple de telles hybridations concerne les arbres d'arbre à gourdes (fruits utilisés comme plat, maracas, coupe) en Amazonie (Moreira *et al.*, 2016 ; Moreira *et al.*, *soumis*). Le croisement des formes cultivées et d'une espèce sauvage de *Cujete kujete* permet une adaptation partielle des formes hybrides aux zones inondées des forêts amazoniennes. De plus, même si les fruits résultants sont largement plus petits, ils présentent un intérêt pour la production de coupe pour l'industrie cosmétique et l'exportation. De tels phénomènes ont été aussi bien décrits chez l'igname (Scarcelli *et al.*, 2009) et le manioc (McKey *et al.*, 2010).

Limites connues à ce mécanisme pour l'adaptation au changement climatique

Vu la nature rapide de ces changements climatiques, une question est de savoir si ce phénomène d'adaptation peut jouer un rôle majeur ou secondaire en comparaison à une simple stratégie de remplacement complet de culture.

Pour qu'une adaptation au changement climatique soit efficace sur des temps courts, elle doit nécessairement s'appuyer sur une diversité préexistante. Cette diversité peut préexister du fait de la grande diversité intra-variétale ou de l'existence d'échange de gènes entre variétés cultivées ou entre forme cultivée et sauvage. Mais les changements globaux, notamment la déforestation, ont aussi des conséquences sur les habitats des formes sauvages et il s'ensuit que les flux de gènes peuvent aussi être altérés par ces changements.

De plus, les connaissances locales sont primordiales pour rendre ce processus efficace. L'intérêt pour ces formes hybrides peut être reconnu comme important dans la création variétale (Scarcelli *et al.*, 2006).

L'accès à de la diversité variétale peut être limité par la diffusion dans l'espace de certaines variétés, par exemple par des aspects sociaux. Dans le contexte actuel, pour amplifier l'utilité de ces mécanismes d'adaptation des cultures, il faut favoriser les échanges variétaux à longue distance. Il est peut-être intéressant de réintroduire de la diversité localement en s'appuyant sur des collections de variétés conservées *ex-situ* pour permettre l'accès local à des origines génétiques diverses.

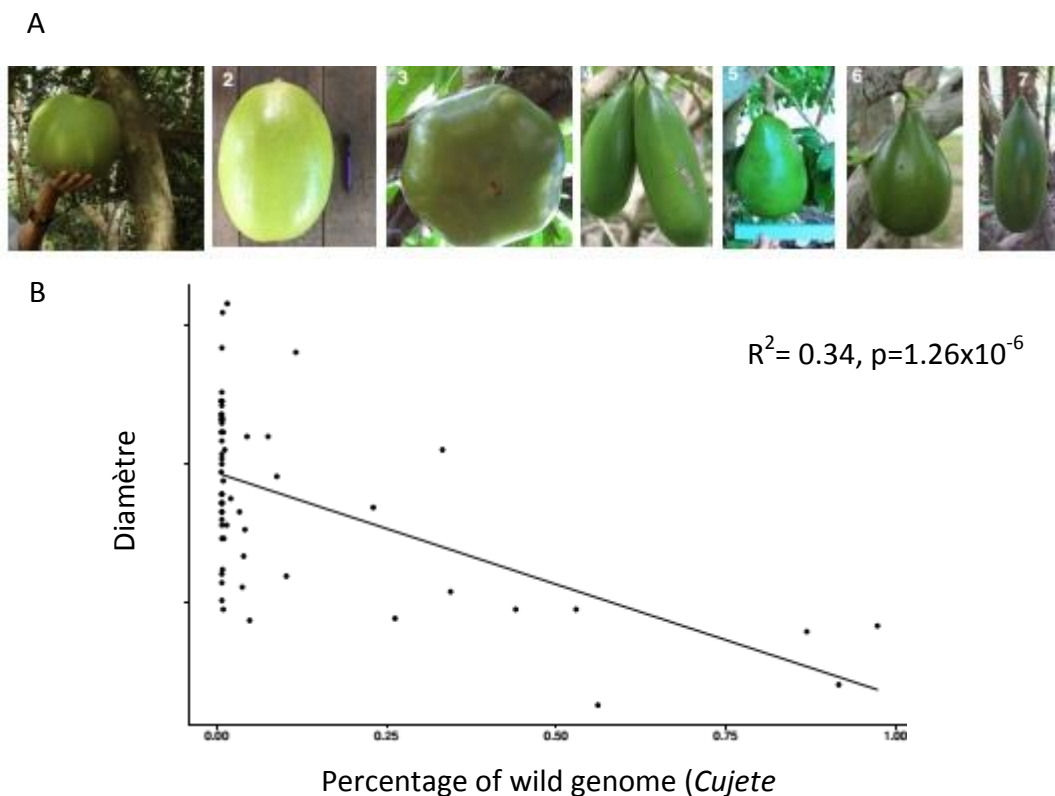


Figure – Exemple d'hybridation et d'utilisation des formes hybrides de *Cujete kujete* en Amazonie. Figure tirée de Moreira *et al.*, en révision.

Les fruits des arbres à gourde (*Cujete kujete*) en Amazonie présentent une diversité de taille et de forme exceptionnelles (figure A 1-7) associés aux usages locaux : plots, gobelets, maracas. La taille des fruits est partiellement reliée à l'introgression par une forme sauvage *C amazonica* (B). Ces formes hybrides sont identifiées et parfois aussi recherchées car elles sont aussi associées/adaptées à l'environnement spécifique des formes sauvages, les zones inondées des plaines amazoniennes. Les caractéristiques d'adaptations à ces zones inondées sont particulièrement prisées dans certaines régions et peut s'intensifier avec les crues d'importance plus fréquentes dans les 20 dernières années. La relation de ces crues avec les changements globaux (climat, usage des terres) n'est pas totalement prouvée même si plusieurs publications l'évoquent (Zulkafli *et al.*, 2016).

Diversité génétique préexistante, variation de la sélection et adaptation chez le mil au Sahel

L'étude de variétés de mil au Niger pendant 27 ans a démontré l'existence d'un raccourcissement du temps requis entre semis et floraison. Durant la même période, le Sahel était dans une phase de sécheresse relative. L'étude des variétés présentes entre les deux périodes a montré qu'il n'y a pas eu simple remplacement de variétés tardives par des variétés précoces. Par contre l'étude d'un allèle de précocité du gène *PHYTOCHROME C* a permis de montrer une sélection en 27 ans pour cet allèle de précocité. Cet allèle était déjà présent dans les échantillons de 1976 avec une fréquence de 10 %, et sa fréquence s'est accrue de manière significative (Vigouroux *et al.*, 2011). L'étude sur des pas de temps annuels a permis de mettre également en évidence des sélections sur ce gène ainsi que sur un autre gène présentant des allèles de précocité, le gène *PgMADS11* (Mariac *et al.*, 2016). Les conclusions de ces recherches sont qu'une diversité fonctionnelle existe au sein des variétés et peut être mobilisée par les agriculteurs pour adapter leurs variétés. Comme les formes sauvages sont adaptées à des environnements encore plus arides (Berthouly-Salazar *et al.*, 2016), il est fort possible que l'hybridation entre formes cultivées et sauvages contribue aussi à la disponibilité de ces allèles fonctionnels.

Incertitudes et limites des connaissances

Si plusieurs exemples d'adaptation *in situ* de variétés cultivées au changement climatique existent, il reste encore difficile de savoir si ce phénomène est suffisant pour permettre l'adaptation à des changements rapides.

Nous ne connaissons encore que partiellement les phénomènes d'adaptations, et notamment sur des traits complexes et quantitatifs (floraison, ...). En conséquence, il est encore très difficile de prévoir et d'estimer une capacité d'adaptation. Il n'existe pas vraiment aujourd'hui d'outils de modélisation permettant des projections de trajectoires d'adaptation.

Le phénomène est également dépendant de comportements humains qui peuvent aussi être soumis à une évolution. Comment les stratégies d'échanges de graines évolueront ? Quel impact des changements sociaux comme l'urbanisation croissante sur les savoirs agricoles locaux ? N'a-t-on pas aussi une érosion de ces savoirs locaux traditionnels sur lesquels repose la capacité d'adaptation ?

Références bibliographiques

Barnaud A., Deu M., Garine E., Chantreau J., Bolteu J., Koïda E.O, McKey D., Joly H. I. (2009). [A weed-crop complex in sorghum: The dynamics of genetic diversity in a traditional farming system.](#) *Am J Bot.*, **96**(10) : 1869-79

Berthouly-Salazar C., Thuillet A. C., Rhoné B., Mariac C., Ousseini I. S., Couderc M., Tenaillon M. I., Vigouroux Y. 2016. [Genome scan reveals selection acting on genes linked to stress response in wild pearl millet.](#) *Mol Ecol.* **25**(21) : 5500-5512

Mariac C., Ousseini I. S., Alio A.K., Jugdé H., Pham J. L., Bezançon G., Ronfort J., Descroix L., Vigouroux Y. (2016). [Spatial and Temporal Variation in Selection of Genes Associated with Pearl Millet Varietal Quantitative Traits In situ.](#) *Front Genet.*, **26** ; 7 : 130. doi: 10.3389/fgene.2016.00130.

McKey D., Elias M., Pujol B., Duputié A. (2010). [The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants](#). *New Phytol.*, **186**(2) : 318-32.

Moreira P. A., Mariac C., Scarcelli N., Couderc M., Rodrigues D. P., Clement C. R., Vigouroux Y. (2016). Human management and hybridization shape treegourd fruits in the Brazilian Amazon Basin. In revision for *Evol. Appl.*

Moreira P. A., Mariac C., Scarcelli N., Couderc M., Rodrigues D. P., Clement C. R., Vigouroux Y. (2016). [Chloroplast sequence of treegourd \(*Crescentia cujete*, Bignoniaceae\) to study phylogeography and domestication](#). *Appl Plant Sci.*, **4**(10).

Scarcelli N., Tostain S., Vigouroux Y., Agbangla C., Dainou O., Pham J. L. (2006). [Farmers' use of wild relative and sexual reproduction in a vegetatively propagated crop. The case of yam in Benin](#). *Mol Ecol.*, **15**(9) : 2421-31.

Vigouroux Y., Mariac C., De Mita S., Pham J. L., Gérard B., Kapran I., Sagnard F., Deu M., Chanterreau J., Ali A., Ndjeunga J., Luong V., Thuillet A.C., Saïdou A. A., Bezançon G. (2011). [Selection for earlier flowering crop associated with climatic variations in the Sahel](#). *PLoS One.*, **6**(5) : e19563. doi: 10.1371/journal.pone.0019563.

Zulkafli Z., Buytaert W., Manz B., Véliz Rosas C., Willems P., Lavado-Casimiro W., Guyot J. L. and Santini W. (2016). Projected increases in the annual flood pulse of the Western Amazon. *Environ. Res. Lett.*, **11** : 014013 doi:10.1088/1748-9326/11/1/014013.

Yves Vigouroux

Directeur de recherche à l'Institut de recherche pour le développement

Yves.vigouroux@ird.fr

Fiche 6.1

Gérer les écosystèmes forestiers tropicaux dans un climat changeant

Bruno Locatelli, Jérôme Chave et Emmanuel Torquebiau

La gestion des écosystèmes forestiers tropicaux peut faciliter ou freiner les mécanismes écologiques d'adaptation, qui peuvent en retour contribuer à l'adaptation de la société. Leur gestion peut également contribuer à l'atténuation du changement climatique, par exemple par la réduction des émissions de la déforestation tropicale. De nouvelles façons de penser la gestion des écosystèmes et des paysages sont ainsi requises.

Description

Les forêts tropicales couvrent 10-14 millions de km² (Grainger, 2008). Mettant plusieurs centaines d'années à se structurer, elles sont extrêmement riches en biodiversité (par exemple plus de 20,000 espèces d'arbres en Amazonie selon Ter Steege *et al.*, 2013). Elles sont exploitées depuis longtemps pour leurs ressources par les communautés locales, mais l'impact majeur a été la transition vers une exploitation intensive à partir des années 1960. Les forêts tropicales sont affectées par la déforestation (estimée à 2.3 millions de km² pour la période 2000-2012), mais aussi par la dégradation (exploitation sélective et répétée pour le bois, impact de pathogènes ou de sécheresses) qui a une influence plus diffuse mais plus large (Gibbs *et al.*, 2007).

Gérer pour faciliter les mécanismes d'adaptation

Les forêts tropicales regroupent des écosystèmes complexes, riches en espèces et encore mal connus. Leur résilience aux changements climatiques (par exemple leur réponse à des événements de sécheresse prolongés) semble dépendre de leur niveau de biodiversité. Réduire les pressions anthropiques sur les forêts tropicales (par exemple la dégradation ou la fragmentation) est donc nécessaire pour favoriser les mécanismes écologiques d'adaptation. Les forestiers tendent de plus en plus à s'inspirer de systèmes naturels (par exemple de plantations à haute diversité), cela en dépit de compromis économiques en plus de défis de connaissances (Guariguata *et al.*, 2008).

Gérer pour contribuer à l'adaptation de la société

La société retire des écosystèmes d'importants services qui peuvent l'aider à s'adapter à la variabilité et au changement climatiques ou, plus généralement, à être plus résiliente face à des changements multiples. Par exemple les forêts tropicales fournissent des produits diversifiés aux communautés locales et constituent d'importants filets de sécurité, par exemple lorsque la production agricole est affectée par une sécheresse. Les arbres situés dans les parcelles agroforestières peuvent contribuer au maintien de la production sous un climat variable et à la protection des cultures contre les événements climatiques extrêmes. Les forêts tropicales contribuent à réguler le débit de base durant les saisons sèches et le débit maximal durant les événements pluvieux, ce qui est crucial pour l'adaptation dans les bassins versants en aval (Pramova *et al.*, 2012).

Gérer pour atténuer le changement climatique

La déforestation et la dégradation forestière jouent un rôle important dans le cycle du carbone : elles contribuent pour environ 10 % des émissions de gaz à effet de serre (Canadell et Raupach, 2014). Un enjeu majeur est l'engagement de pays à réduire leurs émissions dues à la déforestation et la dégradation forestière (mécanisme REDD+). Ces négociations sous les auspices de la Convention Cadre des Nations Unies sur le Changement Climatique ont le potentiel d'assurer une transition vers une gestion raisonnée des ressources forestières tropicales (Corbera et Schroeder, 2011).

Les bilans limités des stratégies actuelles

Des stratégies de protection directe des forêts par la mise en place de zones de conservation ont été voulues par les acteurs politiques, souvent pour respecter des traités internationaux. Elles sont cependant rarement efficaces car ces zones de conservation sont *de facto* peu protégées et les capacités manquent pour le suivi sur le long terme. Certains partenaires industriels (filiale bois et agroalimentaires) commencent à développer des mécanismes de réduction de la déforestation. Même si des outils légaux ont été mis en place, ainsi que des mécanismes de certification, le secteur forestier fonctionne encore rarement de manière durable dans les grands pays tropicaux producteurs de bois, en raison de la forte pression sur les coûts, et la difficulté d'assurer une traçabilité efficace. Une adaptation de cette gestion devrait passer par des mesures de suivi à haute performance (via par exemple la télédétection) qui permettrait d'évaluer plus précisément l'impact de la filière bois sur les écosystèmes naturels. Aujourd'hui plus de la moitié des forêts de l'Asie du Sud-est ont été dégradées par l'exploitation forestière, et par les conséquences indirectes (implantation humaine, feux de forêts massifs, conversion des forêts dégradées en projets agricoles). Même si des changements de pratiques sont mis en œuvre aujourd'hui, la reconstitution des écosystèmes perturbés sera longue.

Concilier des objectifs multiples

Les trois objectifs de gestion des écosystèmes dans un contexte de changement climatique (figure) peuvent entrer en conflit. Par exemple, l'objectif de stockage du carbone grâce la reforestation tropicale peut conduire à privilégier des plantations forestières monospécifiques à croissance rapide qui peuvent avoir des impacts négatifs sur la disponibilité en eau ou sur la biodiversité et accroître la vulnérabilité aux feux ou aux ravageurs (Locatelli *et al.*, 2015). Concilier des objectifs multiples nécessite de pouvoir évaluer les conséquences de la gestion et de faire des choix informés, quelquefois en acceptant de sacrifier en partie l'un des objectifs relativement aux autres.

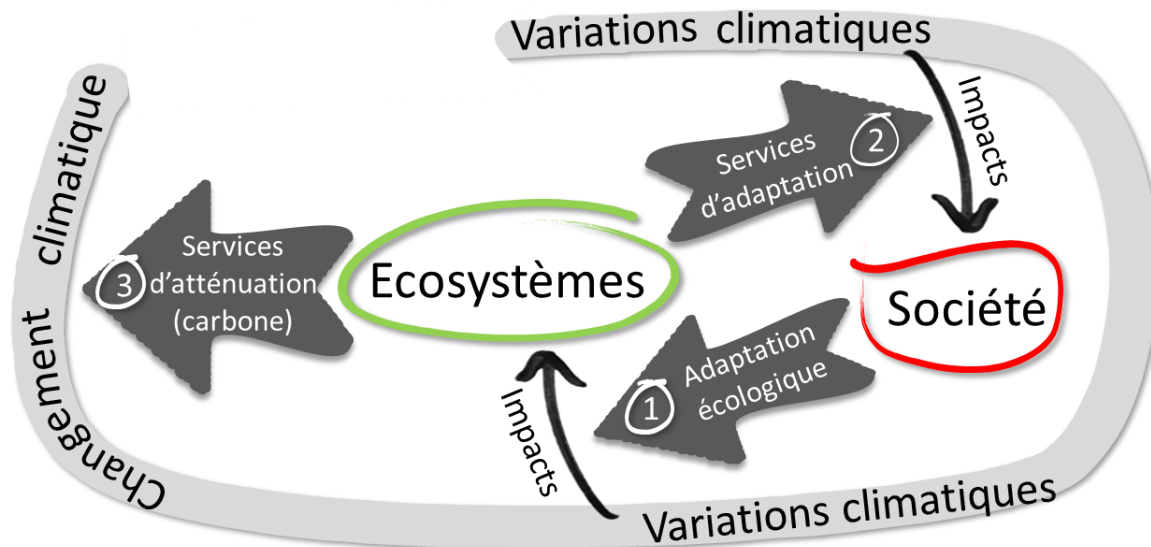


Figure – Les objectifs multiples de la gestion des écosystèmes dans un contexte de changement climatique : (1) faciliter l'adaptation écologique, (2) contribuer à l'adaptation de la société par la production de services écosystémiques pour l'adaptation, (3) atténuer le changement climatique par la production de services écosystémiques pour l'atténuation (stockage de carbone). La mise en œuvre de tels objectifs doit prendre en compte les considérations écologiques, sociales et économiques, et doit impliquer activement les partenaires industriels, les gouvernements et la société civile.

Penser à l'échelle du paysage

La gestion des forêts tropicales doit se concevoir au niveau des paysages, compte tenu des interactions écologiques entre forêts et les autres usages du sol (par exemple flux d'eau ou de gènes), des interactions socioéconomiques (par exemple l'expansion agricole causant la déforestation) et de l'effet du paysage sur les mécanismes écologiques d'adaptation (par exemple l'influence des corridors biologiques sur la migration d'espèces). Mais quel aménagement privilégier ? Des espaces naturels protégés riches en biodiversité et carbone séparés des espaces de production agricole intensive (« land sparing » c'est-à-dire épargner la terre) ou un partage de la terre dans lequel cohabitent production agricole et préservation de la biodiversité avec des pratiques plus respectueuses de l'environnement (« land sharing ») (Phalan *et al.*, 2011) ? L'option « land sharing » (c'est-à-dire du partage de la terre) propose un paysage aménagé polyvalent qui combine production et conservation des écosystèmes, par exemple en associant des cultures et des arbres (agroforesterie), en juxtaposant des usages divers de la terre dans des mosaïques paysagères qui incluent des zones sauvages, en favorisant les infrastructures écologiques comme les haies, les ripisylves, les fossés de drainage et en respectant la variabilité topographique des lieux cultivés plutôt que d'uniformiser le paysage. Cette option présente des avantages dans un contexte de changement climatique (Torquebiau, 2015). Cependant les grands espaces protégés proposés dans le « land sparing » sont également importants pour garantir les mécanismes écologiques d'adaptation, protéger des réservoirs de biodiversité et conserver des services écosystémiques importants aujourd'hui ou dans le futur.

Limites

Les énormes enjeux économiques que représente la conversion des terres aujourd'hui encore couvertes par la forêt tropicale expliquent pourquoi la déforestation reste aussi forte

aujourd'hui. En dépit de la mise en place de mécanismes de régulation, la plupart des modèles prédisent que les pressions économiques (en lien avec les biocarburants et l'industrie agroalimentaire) resteront fortes à l'avenir.

Les principales ressources forestières tropicales (bois, aliments de niche comme la noix du Brésil ou l'açai) sont rarement exploitées de manière durable. Les projets de certification pour la filière bois sont difficiles à mettre en œuvre, mais représentent un enjeu d'adaptation majeur en termes de gouvernance des forêts.

Le suivi de la déforestation tropicale est un problème notablement difficile, et la FAO gère des données produites par les Etats contributeurs qui sont très hétérogènes et souvent peu fiables. Pour la déforestation, les données de télédétection optique offrent un énorme potentiel en matière de suivi. Pour la dégradation, d'autres données de télédétection (LiDAR, radar) seront mobilisées dans les années à venir.

Les conséquences directes de la déforestation et de la dégradation forestière tropicale sur la biodiversité restent méconnues. On sait que les changements climatiques pourraient avoir un effet synergétique avec la déforestation mais on ne sait pas quantifier ces impacts, largement par manque d'outils pour effectuer des suivis temporels fiables et reproductibles.

La gestion des écosystèmes au niveau des paysages ne va pas de soi ; elle suppose souvent une action collective d'acteurs n'ayant pas forcément les mêmes intérêts. Des règles de gouvernance spécifiques sont donc nécessaires lorsque le paysage multifonctionnel fait partie d'un territoire où cohabitent des usages contrastés de la terre.

La régénération naturelle assistée des arbres des champs au Niger.

Une pratique traditionnelle bien connue des agriculteurs du Sahel consiste à protéger les arbres qui germent dans les champs et favoriser leur repousse à partir de rejets de souches. Une décision récente prise par le gouvernement du Niger de transférer les droits de propriété sur les arbres des pouvoirs publics aux propriétaires des champs a été un facteur déterminant qui a permis d'encourager la diffusion de cette pratique. Les paysages agroforestiers dans lesquels arbres et cultures sont associés couvrent désormais plusieurs millions d'hectares. Cette régénération naturelle assistée contribue à la sécurité alimentaire en créant un microclimat favorable aux cultures, en améliorant le fourrage destiné aux animaux, en réduisant la perte des couches arables fertiles et en augmentant les revenus. L'adaptation à la variabilité climatique se trouve renforcée par cette diversification. La forte teneur en matière organique du sol et présence de la biomasse arborée contribuent à l'atténuation des émissions de gaz à effet de serre.

Références bibliographiques

Canadell P. et Raupach M. (2014). Global carbon report: emissions will hit new heights in 2014. *ECOS*, 2014(199).

Corbera E. et Schroeder H. (2011). Governing and implementing REDD+. *Environmental science & policy*, 14(2) : 89-99.

Gibbs H. K., Brown S., Niles J. O., et Foley J. A. (2007). Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2(4) : 045023.

Guariguata M., Cornelius J., Locatelli B., Forner C., Sánchez-Azofeifa G.A. (2008). Mitigation needs adaptation: Tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **13** : 793-808. doi:10.1007/s11027-007-9141-2

Locatelli B., Catterall C.P., Imbach P., Kumar C., Lasco R., Marín-Spiotta E., Mercer B., Powers J.S., Schwartz N., Uriarte M. (2015). Tropical reforestation and climate change: Beyond carbon. *Restoration Ecology* **23**(4) : 337-343. doi:10.1111/rec.12209

Phalan B., Onial M., Balmford A. et Green R. E. (2011). Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science*, **333**(6047) : 1289-1291.

Pramova E., Locatelli B., Djoudi H., Somorin O. (2012). Forests and trees for social adaptation to climate variability and change. *WIREs Climate Change*, **3** : 581-596. doi:10.1002/wcc.195

Ter Steege, H. and more than 50 co-authors (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, **342**(6156) : 1243092.

Torquebiau E. (2015). Whither landscapes? Compiling requirements of the landscape approach. In: Minang, P. A. et al. (eds.) (2015). *Climate-Smart Landscapes: Multifunctionality In Practice*. Nairobi, Kenya: World Agroforestry Centre (ICRAF).

Bruno Locatelli

Cirad Montpellier, France – Cifor Lima

bruno.locatelli@cirad.fr

Jérôme Chave

CNRS – Laboratoire Évolution et Diversité Biologique, UMR 5174, Université Paul Sabatier, Toulouse

chave@cict.fr

Emmanuel Torquebiau

Cirad Montpellier

emmanuel.torquebiau@cirad.fr

Fiche 6.2

Adaptation des sociétés au changement climatique *via* la biodiversité et les services écosystémiques marins et côtiers

Harold Levrel

L'adaptation basée sur les écosystèmes vise à une meilleure gestion des écosystèmes pour que les services écosystémiques contribuent à réduire la vulnérabilité de la société face aux changements globaux, et tout particulièrement le changement climatique.

Les écosystèmes marins et côtiers fournissent d'importants services qui peuvent aider la société à s'adapter à la variabilité et au changement climatiques. Nous mentionnons ici cinq cas de figure dans lesquels les écosystèmes marins peuvent soutenir cette adaptation.

1. Les actions de restauration ou de maintien d'habitats jouant un rôle de tampon sur les zones côtières peuvent permettre d'atténuer les effets de submersions liés à l'élévation du niveau de la mer et aux phénomènes de houles de grandes ampleurs, mais aussi de réduire les impacts d'évènements extrêmes tels que les tsunamis. Il s'agit en particulier des zones humides côtières, des récifs coralliens, des marais salants, des habitats dunaires et des forêts de mangroves.
2. Les actions de restauration ou de maintien d'habitats permettant d'atténuer les effets d'érosion côtière et de recul du trait de côte. Il s'agit en particulier des forêts côtières, des écosystèmes dunaires, des herbiers marins et des prairies littorales. Il est aussi important de restaurer ou de maintenir les apports sédimentaires naturels pour les écosystèmes côtiers.
3. Mettre en place une logique de connivence entre les dynamiques écosystémiques et les activités du secteur primaire à partir de trois stratégies favorisant l'adaptation de ces activités aux impacts du réchauffement climatique : (1) la restauration de certaines activités « traditionnelles » telles que la saliculture (remise en état de marais salants) ou l'élevage extensif sur les prairies humides (atténuation de la fermeture des milieux) qui favorisent le maintien d'habitat pourvoyeurs de nombreux services écosystémiques ; (2) l'adaptation de certaines activités aux nouvelles contraintes générées par la montée des eaux côtières telle que l'adoption, par les agriculteurs, de plantes plus résistantes à la salinité des sols; (3) le développement de nouvelles activités générant des effets positifs en terme de services écosystémiques permettant d'atténuer certains effets négatifs du réchauffement climatique, telles que l'algoculture (production à faible empreinte énergétique et participant au stockage du carbone). Cette diversité de pratiques pourra par ailleurs être à l'origine d'une mosaïque de socio-écosystèmes offrant de nombreux services écosystémiques récréatifs (observation d'oiseaux migrateurs, écotourisme) et culturels (maintien d'un paysage ouvert « traditionnel » reflétant l'identité de certains territoires).
4. Maintenir une diversité d'habitat et d'espèces dans l'objectif de favoriser des dynamiques trophiques riches, permettant la régulation de nouvelles espèces

invasives ou de nouveaux pathogènes liés au réchauffement climatique (notamment blooms phytoplanctoniques potentiellement toxiques).

5. Développement de l'écoconception dans le domaine des infrastructures physiques côtières (ports en particulier) ou marines (piliers sur lesquels reposent les éoliennes en mer) en vue de créer des habitats propices à différentes phases de cycles de vie d'espèces utiles à l'homme et qui devront s'adapter au changement climatique en cherchant de nouvelles zones de reproduction ou d'alimentation.

Limites connues à ce mécanisme pour l'adaptation au changement climatique

La mer a été pendant longtemps un espace dans lequel seules les activités halieutiques étaient étudiées. La recherche en écologie marine est quant à elle contrainte par l'évolution des techniques d'exploration des milieux marins. Le résultat en est une bonne connaissance de l'écologie des estrans mais une connaissance qui devient plus faible à mesure que l'on s'éloigne des côtes. Ceci explique pourquoi le niveau de connaissances sur les services écosystémiques marins est beaucoup plus faible que pour les écosystèmes terrestres. Cette carence concerne aussi les effets des actions de restauration écologique qui visent à maintenir des habitats clés pour les écosystèmes côtiers. Le développement de suivis standardisés des interactions société-nature en milieu marin est donc essentiel aujourd'hui et ce d'autant plus que de nouvelles activités se développent dans cet espace (infrastructures d'énergie marine renouvelable, extraction de granulats et de nodules polymétalliques, activités de loisirs et de plaisance).

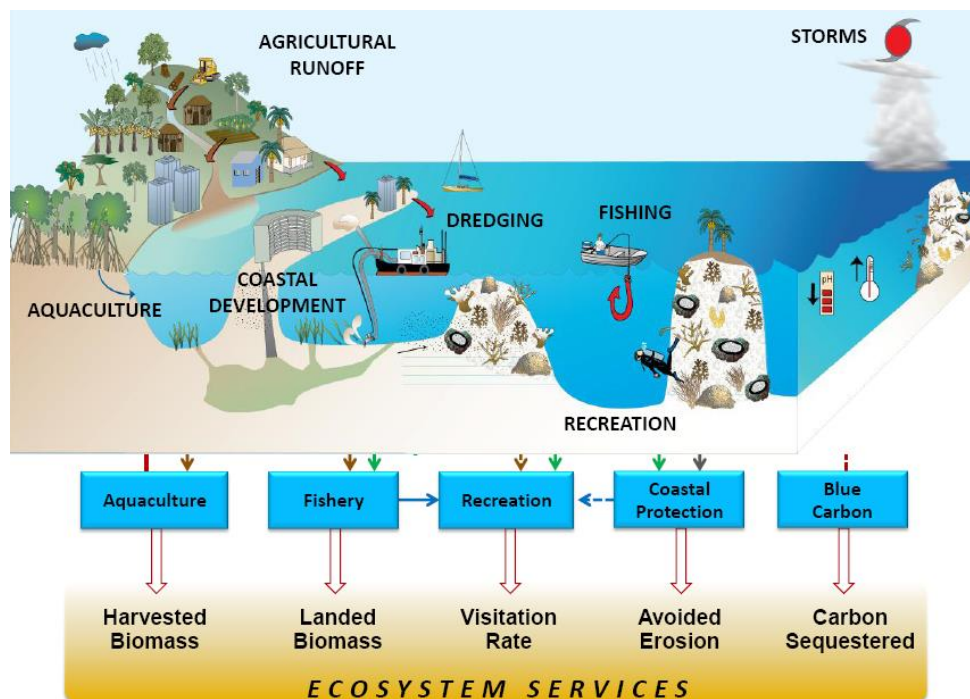


Figure – Diversité des activités et des services écosystémiques sur un territoire côtier.

Un exemple de conséquences humaines de la disparition de services écosystémiques d'atténuation des effets du réchauffement climatiques

Une récente étude, une analyse statistique des effets d'un cyclone qui a frappé l'est de l'Inde en 1999 et qui a fait 10 000 victimes, a montré que le nombre de décès associés à un cyclone pouvait être statistiquement associé à la présence ou à l'absence de mangrove sur le littoral (Das et Vincent, 2009). Entre 1999 et 1944, la largeur moyenne de la mangrove située entre les 409 villages échantillonnés et la côte est passée de 5,1 km à 1,2 km. L'aire totale de la mangrove est passée de 30,766 ha à 17,900 ha. L'étude estime que chaque hectare de mangrove préservé a permis de sauver 0,0148 vies (67 hectares pour une vie). Elle permet aussi d'estimer qu'il y aurait eu 1,72 mort supplémentaire pour chaque village situé à moins de 10 km de la côte si toute la mangrove avait disparue. En reprenant la méthode de calcul proposée par les auteurs, on peut estimer que la perte de mangrove entre 1944 et 1999 a coûté la vie à 192 personnes au sein des 409 villages frappés par le cyclone de 1999 du fait de la disparition partielle de la fonction « tampon » qu'offre cet habitat. Soulignons cependant que cette déforestation avait pour origine une production agricole (principalement de riz pour la consommation locale) qui a évidemment permis de nourrir la population sur la même période.

Référence bibliographique

Das, Saudamini and Jeffrey R.Vincent (2009). Mangroves protected villages and reduced death toll during Indian Super Cyclone. *Proceedings of the National Academic of Science*, **106**(18) : 7357–7360

Harold Levrel

AgroParisTech - CIRED

Harold.Levrel@agroparistech.fr