

# ECOSYSTEMES TROPICAUX

actes du 2ème colloque de restitution  
du programme de recherche  
Paris, 7-8 novembre 2006



# ÉCOSYSTÈMES TROPICAUX

actes du 2ème colloque de restitution  
du programme de recherche

Paris, 7-8 novembre 2006

Le Ministère chargé de l'environnement a lancé en 1999 le programme de recherche « Écosystèmes tropicaux » avec l'appui du GIP ECOFOR.

Ce programme vise à une meilleure connaissance des écosystèmes appliquée à la gestion et la conservation dans les départements, pays et les territoires d'outre-mer et leur environnement régional.

Son objectif principal est de promouvoir une recherche finalisée sur le thème de la diversité biologique et de son utilisation dans le cadre des écosystèmes tropicaux dans les départements, pays et territoires d'outre-mer.

Il s'agit de mettre au point les outils et les méthodes qui permettront aux pouvoirs publics d'optimiser les stratégies de préservation du patrimoine naturel et de sa biodiversité, en accord avec les usages des populations locales, dans une perspective de développement durable.

« Ecosystèmes tropicaux  
actes du 2ème colloque de restitution  
du programme de recherche  
Paris, 7-8 novembre 2006 »

*Editeurs :*

Ministère de l'écologie et du développement durable  
ECOFOR

*Coordinateurs :*

Ingrid Bonhême (ECOFOR), Viviane Appora (ECOFOR),  
Martine Atramentowicz (MEDD), Yves Gillon (IRD)

*Maquette :* Inzemoon

*ISBN :* 2-914770-12-X

*Date de publication :* 2006

# ÉCOSYSTÈMES TROPICAUX

## Organisation du programme de recherche

### *Comité d'orientation :*

Présidé par le chef du service de la recherche du ministère de l'écologie et du développement durable, il réunit les représentants des ministères chargés de l'environnement, de la recherche, de l'agriculture, des affaires étrangères et de l'outremer, des DIREN outremer, du Parc National de la Guadeloupe, de l'Institut Français de la Biodiversité et des organismes publics, ainsi que des utilisateurs des produits de la recherche.

### *Conseil scientifique :*

Présidé par Yves GILLON, il est composé d'experts en écologie et en sciences humaines et sociales :

Daniel BARTHELEMY (INRA), Carine BROUAT (IRD), Jérôme CHAVE (CNRS), Christiane DENYS (MNHN), Marie FLEURY (MNHN), Daniel GERDEAUX (INRA), Sylvie GOURLET-FLEURY (CIRAD), Claudie HAXAIRE (Université de Brest), Philippe JARNE (CNRS), Philippe LÉNA (IRD), Nelly MÉNARD (CNRS), Geneviève MICHON (IRD), Claude MILLIER (ENGREF), Michel JÉGU (IRD), Philippe NORMAND (CNRS-Université Lyon 1), Jean-Pierre PASCAL (CNRS), Jean-Paul RUDANT (Université Mane-La-Vallée)

### *Et :*

Le Groupement d'intérêt public ECOFOR vient en appui au Ministère de l'écologie et du développement durable pour l'animation et la valorisation du programme.

*Les actes sont disponibles auprès de :*

Martine Atramentowicz

(martine.atrumentowicz@ecologie.gouv.fr),

Ministère de l'écologie et du développement durable,  
DEEEE, SRP 20, avenue de Ségur - 75302 PARIS 07 SP

# REMARQUES INTRODUCTIVES

**Yves Gillon**, *président du conseil scientifique*

Le conseil scientifique du programme écosystèmes tropicaux insiste dans chaque appel à proposition de recherches (APR) sur la nécessité de présenter des projets fondés sur des hypothèses scientifiques explicitées. Il apparaît ici que, dans la logique des suggestions de l'APR 2001, les hypothèses avancées font une large place à l'utilisation de structures pour inférer des dynamiques. Bien que cette problématique n'ait rien de révolutionnaire, ses extensions actuelles, dans la phylogéographie par exemple, sont assez riches pour l'utiliser comme fil d'Ariane permettant, d'un projet à l'autre, de dégager une voie dans le labyrinthe des cas et des vocabulaires particuliers.

La zone inter-tropicale, la plus riche en îles et dotée des biodiversités les plus élevées, offre les situations les plus diversifiées : notamment insulaires à proprement parler ou fonctionnellement insulaires. Cette diversité de situations (y compris intra-insulaire) et d'espèces, est bien entendu favorable au questionnement scientifique, mais surtout déterminante pour appréhender l'ensemble des problèmes relatifs à la biosphère, d'autant que l'accélération des pressions anthropiques y est particulièrement ressentie. Plusieurs projets mettent en effet à contribution, explicitement ou non, le « syndrome insulaire », qui est réputé exacerber et accélérer nombre de processus évolutifs, fournissant en tout cas des situations comparatives quasi expérimentales.

Ce « syndrome insulaire » se décline différemment suivant qu'il concerne des colonisations successives, pour lesquelles l'homme exerce un rôle majeur, ou un morcellement d'entités préexistantes. Les deux cas toutefois contredisent, par leurs échelles de temps différentes, les conséquences des fragmentations de biocénoses générées par les activités humaines. La connaissance des rapidités de transformation est alors cruciale. L'abaissement de la biodiversité est, à échelle temporelle de la vie humaine une conséquence admise de la fragmentation. Les traits de vie des espèces informent sur leur sensibilité à cette fragmentation.

Dans les projets, la structuration n'est pas nécessairement spatiale, elle concerne aussi la composition des populations, des espèces associées, la biodiversité ou des structures sociales. Ajouter le paramètre temporel mène le scientifique aux mécanismes expliquant les situations observées et le gestionnaire à des perspectives en terme de diversité, de production, de durabilité. La brève durée des APR rend difficilement envisageable le suivi d'évènements en temps réel, mais laisse la possibilité de mesurer les conséquences d'évènements datés (la mise en eau du barrage de petit saut en Guyane par exemple) ou

d'interpréter des structurations en terme d'horloges écologiques ou génétiques.

On peut illustrer cette mise en perspective globale par des hypothèses reprises aux projets menés à bien.

Le projet sur la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise reprend, avec des outils modernes de télédétection, la question du poids respectif des structurations imposées par le substrat et des facteurs historiques liés à la propagation des espèces.

Le projet sur la diversité endogée de sols guyanais tend à établir des liens entre les caractères de diversité à plusieurs échelles spatiales, abordant ainsi la question cruciale de la transposition de ces échelles, sans oublier que ces structures de diversité sont influencées par des processus dynamiques (extensions et régressions forestières) qui eux-mêmes s'expriment suivant plusieurs calendriers.

Le projet sur le genre *Manihot* a pour objectif central de « caractériser la diversité du genre *Manihot*... pour mieux connaître, conserver et gérer ces ressources », aboutissant à une phylogéographie des populations des espèces de *Manihot*. Ce programme illustre des cas de structures expliquées par des dynamiques : rôle des fourmis (myrmécochorie), effet sélectif de pratiques agraires.

Le projet sur l'évolution du genre *Santalum* en relation avec sa diversité génétique conduit à des scénarios spatio-temporels vraisemblables compte-tenu du nombre de situations insulaires comparées, et interroge les hypothèses d'adaptation dans les différences morphologiques observées suivant les milieux.

Le projet comparant la dynamique des fourmis envahissantes du genre *Wasmannia*, dans leur milieu originel et dans un lieu envahi, partait d'hypothèses de conditions initiales qui ont mené à des conclusions fortes et inattendues associant structures écologiques et structures génétiques.

A une vaste échelle de temps, l'analyse de la distribution des entités taxonomiques chez des batraciens de Guyane alimente l'hypothèse d'un refuge guyanais distinct lors des périodes de régression forestières sud-américaines.

Le projet comparatif du système symbiotique des *Pterocarpus* en milieu insulaire et continental, non seulement confirme les hypothèses habituelles liées à l'insularité (faible diversité, forte différenciation insulaire) mais explore les hypothèses de fonctionnement des symbiotes sous contraintes abiotiques.

Le projet sur l'évaluation de la diversité des Ficus met l'accent sur les conséquences de la fragmentation lorsque plusieurs espèces sont en interaction obligatoire (ici les Ficus et leurs Agaonides parasites-pollinisateurs). La pérennisation de l'interaction est en cause lorsque l'effet n'est pas identique sur chacun des partenaires.

Le projet sur les interactions orchidées-pollinisateurs dans divers habitats de l'île de la Réunion apporte des éléments de réponse à la question du poids respectif dans l'évolution des pollinisateurs et des caractéristiques ancestrales chez diverses tribus d'Orchidées.

Partant de l'échelle fonctionnelle de populations en interférence, le projet sur les co-structures génétiques des espèces impliquées dans la bilharziose analyse l'hypothèse d'adaptations locales des uns par rapport aux autres. Les interactions mises en évidence justifient des tentatives d'extrapolation aux vastes zones de bilharziose endémique.

La différenciation locale du succès des pontes de tortues marines fournit de précieuses informations dans le difficile dialogue entre conservationnistes et utilisateurs traditionnels des ressources locales. Ceux-ci ne concevant pas le milieu comme un monde extérieur. La structure de référence des uns n'est pas celle des autres. La démarche adoptée peut rapprocher les préoccupations protectrices des uns du système de valeurs des autres.

Le projet sur l'exploitation des produits forestiers non ligneux de Guyane révèle l'importance des structures socio-économiques actuelles sur la viabilité des pratiques traditionnelles.

Il reste trois questions à se poser :

- celle du compromis à trouver entre la validation des acquis, qui suppose des confirmations parfois répétitives, et la nécessité du renouvellement, tant pour les équipes de recherche que pour les appels à proposition de recherches ;
- celle de la mise à disposition des résultats acquis, de l'accès et de la pérennisation des bases de données ;
- celle de la validation des recommandations aux décideurs et gestionnaires.

Sans même revenir sur les questions d'échelles, les différences de traits de vie entre espèces, de rôle fonctionnel entre groupes et de contextes anthropologiques posent de difficiles questions aux scientifiques comme aux gestionnaires. A savoir, comment éviter d'avoir à répéter les mêmes études dans chaque contexte ? Autrement dit, dans quelles limites et en fonction de quels paramètres

généraliser les résultats acquis dans chaque cas particulier ? Et plus prosaïquement, comment extrapoler à des espèces économiquement utiles les résultats obtenus sur des espèces favorables à l'approche scientifique ? Le compromis consiste à formuler des hypothèses de plus en plus précises qui, plus elles se vérifieront souvent plus elles donneront de sécurité aux extrapolations, tout en fournissant, dans le cas contraire, les éléments nécessaires pour formuler de nouvelles hypothèses. Reste que « toute généralisation est une hypothèse » et qu' « une hypothèse expérimentale...doit toujours être fondée sur une observation antérieure » comme disaient respectivement Henri Poincaré et Claude Bernard.

Le sujet de la mise à disposition des données nous a semblé justifier une table ronde dans le cadre du 2<sup>ème</sup> colloque du programme écosystèmes tropicaux.

Les interactions entre dynamiques et structures régissent aussi le domaine de la gestion. En conséquence, sur le terrain des applications, il reste beaucoup à faire pour comprendre et prévoir les conséquences des recommandations. Lorsque l'on parle de mettre à la disposition des gestionnaires de nouveaux outils, il est bon de s'interroger avec précision sur les effets attendus, sachant que de grands effets peuvent résulter de petites causes. Dans le contexte des applications on manque d'hypothèses précises voire d'objectifs clairs. Les recommandations qui ne concernent que des dynamiques manquent d'applicabilité concrète, mais celles qui se limitent à des propositions structurelles font des paris rarement validés sur les conséquences. Ainsi les répercussions sociales et biologiques de recommandations, qui influencent les décisions réglementaires sur la protection d'espaces ou d'espèces, sont rarement maîtrisées, même à relativement court terme. Enfin il faudra de plus en plus compter avec des interférences induites par des transformations intervenant dans d'autres systèmes de référence (développement des infrastructures, coût des matières premières, éducation...). D'où l'intérêt, comme ont fait plusieurs équipes, d'intégrer les APR dans des programmes pluridisciplinaires à vocation plus globale.

# PROGRAMME ECOSYSTÈMES TROPICAUX

## Résultats APR 2001

- 13 Analyse spatiale et fonctionnelle de la diversité d'un système symbiotique en milieu insulaire et continental : cas du *Pterocarpus officinalis* et de ses micro-organismes associés. **Amadou BÂ**, Université des Antilles et de la Guyane.
- 23 Usages et viabilité de l'exploitation des produits forestiers non-ligneux en Guyane Française : l'homme, la plante et la petite faune en forêt guyanaise. **Serge BAHUCHET**, Muséum national d'Histoire naturelle.
- 33 Analyse de la biodiversité selon différentes échelles spatio-temporelles par marqueurs moléculaires, caractères quantitatifs et molécules d'intérêt économique chez les espèces du genre *Santalum* : évolution et fonction de cette diversité. **Jean-Marc BOUVET**, CIRAD.
- 45 Recherche de procédés limitant l'activité de fourmis tropicales d'importance écologique et économique. **Alain DEJEAN** Université Toulouse III.
- 51 Génétique des colonies et des populations de *Wasmannia auropunctata*. **Arnaud ESTOUP**, INRA.
- 61 Les co-structures génétiques d'un parasite (*Schistosoma mansoni*) et de ses hôtes (mammifères et mollusques) dans la mangrove dulçaquicole de Guadeloupe : échelles spatiale, fonctionnelle et coévolutive. **Thierry DE MEEÛS**, CNRS-IRD.
- 69 Diversité génétique et conservation des amphibiens de Guyane française. **André GILLES**, Université d'Aix-Marseille I.
- 79 Pontes de tortues marines et prélèvement des oeufs en Guyane française : du maintien de la biodiversité aux enjeux du territoire. **Marc GIRON-DOT**, Université Paris-Sud Orsay & **Gérard COLLOMB**, CNRS.
- 85 Structure du paysage et diversités endogées en forêt Guyanaise. **Myriam HARRY**, Université Paris XII-Val de Marne.
- 95 Evaluation et analyse d'une biodiversité utile : le cas des Ficus. **Martine HOSSAERT-McKEY**, CNRS.
- 103 Structuration spatiale de la diversité génétique des espèces spontanées de *Manihot* (Euphorbiaceae) en Guyane française : de la phylogéographie à la biologie de conservation des parents sauvages du manioc. **Doyle McKEY**, Université Montpellier II.
- 117 Interactions plantes-pollinisateurs dans une île océanique tropicale : distribution géographique, syndromes de reproduction et génétique des populations d'Orchidées dans différents écosystèmes de La Réunion. **Thierry PAILLER**, Université de La Réunion.
- 125 Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise : prise en compte du substrat géologique, des sols et de la dynamique sylvigénétique. **Daniel SABATIER**, IRD CIRAD.

## Projets APR 2005

Impact des variations géographiques et temporelles sur le fonctionnement des communautés symbiotiques associés à *Acacia mangium* : diversité en zone d'origine et adaptation en zone d'introduction. **Gilles BENA & Yves PRIN**, IRD/CIRAD. 137

Dynamique temporelle des métacommunautés de mollusques des eaux douces aux Antilles françaises : une rencontre entre génétique des populations et écologie des communautés. **Patrice DAVID**, CNRS. 139

Ecologie et génétique évolutive d'une fourmi envahissante, *Wasmannia auropunctata*. **Arnaud ESTOUP**, INRA. 140

Forêts de failles et forêts galeries au sud du Mali : deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne. **Philippe BIRNBAUM & Laurent GRANJON**, CIRAD / IRD. 143

Corridors de végétation et conservation d'un groupe clé de voûte de la biodiversité au centre d'un réseau d'interactions : le cas des *Ficus* et des communautés associées. **Finn KJELLBERG**, CNRS. 145

CYBIOM : eutrophisation, cyanobactéries et biomanipulations : approches comparatives et expérimentales en milieux lacustres tropicaux et tempérés. **Xavier LAZZARO**, IRD. 146

Interactions trophiques multi-spécifiques dans les écosystèmes insulaires tropicaux : applications pour la réhabilitation des îles tropicales françaises de l'ouest de l'océan indien. **Matthieu LE CORRE**, Université de la Réunion. 149

Les gorilles : un maillon dans le cycle du virus Ebola en forêt tropicale. Du réservoir à l'homme, mécanismes et conséquences de la maladie ? **Nelly MENARD**, CNRS. 151

Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales : enjeux méthodologiques et comparaison entre les Ghâts occidentaux de l'Inde et la Guyane française. **Raphaël PELISSIER**, CIRAD. 152

Biodiversité et paysages en forêt guyanaise : développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers. **Cécile RICHARD-HANSEN**, ONCFS. 153

Perceptions, pratiques, gestions traditionnelles et modernes d'un écosystème forestier tropical : les mangroves du nord-ouest de Madagascar. Mise en place d'une méthode d'optimisation des plans de gestion. **Marc ROBIN**, Université de Nantes. 155

Dynamique de la diversité neutre et adaptative au niveau de la communauté : étude du complexe d'espèces *Eperua falcata* / *E. grandifolia* en Guyane française. **Ivan SCOTTI**, INRA. 157

Risques entomologiques liés à l'extension de la monoculture de la pomme de terre en zone nord-andine. **Jean-François SILVAIN**, IRD. 159

## Annexe

Index des mots-clés cités dans les textes du programme. 125



# PRINCIPAUX RÉSULTATS

Appel à propositions de recherche 2001



# ANALYSE SPATIALE ET FONCTIONNELLE DE LA DIVERSITÉ D'UN SYSTÈME SYMBIOTIQUE EN MILIEUX INSULAIRE ET CONTINENTAL

Cas du *Pterocarpus officinalis* Jacq. et de ses  
microorganismes associés en forêt marécageuse

**Coordinateur :** Amadou Moustapha BÂ,  
Laboratoire de Biologie et Physiologie  
Végétales, UFR des Sciences Exactes et  
Naturelles, Université des Antilles et de  
la Guyane, BP. 592, 97159 Pointe-à-Pitre,  
Guadeloupe, amadou.ba@univ-ag.fr

**Autres participants au projet :** Gilles  
Béna, Bernard Dreyfus, Christine Le Roux,  
Yves Prin (UMR 113 Symbioses Tropicales  
et Méditerranéennes IRD/INRA/CIRAD/  
ENSA-M/UM2, Montpellier), Jean-Marc  
Bouvet (CIRAD), Maguy Dulormne, Daniel  
Imbert, Félix Muller, Alain Rousteau  
(Université Antilles-Guyane), Christian  
Plenchette (INRA)

**Mots clés :** *Bradyrhizobium*, champignons mycorhiziens à  
arbuscules, salinité, inondation, Grande Caraïbe

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

Dans la région caraïbe (îles et continent), la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* est une formation remarquable qui se développe sur des sols inondés ou temporairement inondés en arrière de la mangrove, en bordure de rivière et dans des dépressions humides en montagne (Eusse et Aide, 1999 ; Imbert *et al.*, 2000). Dans les Antilles, l'espèce peut représenter jusqu'à 90 % de la strate arborée (Alvarez-Lopez, 1990). En Guadeloupe, la forêt marécageuse à *P. officinalis* couvre environ 2600 ha dont 460 ha dans la réserve naturelle du grand-cul-de-sac marin où elle fait l'objet d'un statut de protection (Imbert *et al.*, 2000). Cette forêt marécageuse est en régression à cause

des effets conjugués de l’extension des infrastructures routières et des activités agricoles. *P. officinalis* a été exploité en Guadeloupe pour alimenter les distilleries jusqu’au milieu du XX<sup>e</sup> siècle. Actuellement, cet arbre est exploité par les Saramacas en Guyane qui l’ont adopté pour ses qualités remarquables dans l’artisanat.

Les forêts marécageuses à *P. officinalis* sont peu connues aussi bien en ce qui concerne leur structuration que leur dynamique en particulier dans le milieu insulaire (Rivera-Ocasio *et al.*, 2002). Un des objectifs de ce projet était d’analyser la structuration de la diversité infra-spécifique de *P. officinalis* à différentes échelles spatio-temporelles et en fonction des contraintes du milieu. Le milieu insulaire présente à cet égard des caractéristiques géographiques et biologiques très spécifiques (syndrome d’insularité). Il permet également de comprendre les effets de la fragmentation sur la structuration de la diversité génétique des espèces forestières.

La diversité des symbioses fixatrices d’azote et mycorhiziennes est un aspect très peu étudié sur *P. officinalis* (Saur *et al.*, 1998 ; Bâ *et al.*, 2004). Aucune étude n’avait porté sur la diversité génétique conjointe des partenaires de ces deux types de symbiose. Un autre objectif de ce projet était d’évaluer parallèlement la diversité infra-spécifique des populations de *P. officinalis* et des microorganismes associés en forêt marécageuse dans différents sites en milieu insulaire (Guadeloupe,

Tableau 1 : Paramètres de diversité obtenus avec des microsatellites chloroplastique et nucléaire chez des populations de *P. officinalis*.

îles / pays	Population	Microsatellites Nucleaires						
		$N_{nuc}$	$na_{nuc}$	$R_{nuc}$	$Ho_{nuc}$	$He_{nuc}$ (SD)	$F_{is}$	
Guadeloupe	Belle Plaine	36	4.50	3.02	0.44 (0.23)	0.49 (0.28)	0.110**	
Guadeloupe	Deshaies	20	2.50	2.2	0.38 (0.32)	0.38 (0.31)	0.025 ns	
Guadeloupe	Le moule	20	2.83	2.63	0.36 (0.20)	0.45 (0.24)	0.249**	
Marie Galante	Bois de Folle Anse	20	2.50	2	0.36 (0.20)	0.24 (0.21)	0.217**	
Dominique	Indian River	20	3.33	2.58	0.25 (0.22)	0.38 (0.23)	0.368***	
Martinique	le Galion	20	4.17	3.02	0.42 (0.34)	0.39 (0.27)	-0.043 ns	
Puerto Rico	El Yunque	13	1.67	1.64	0.20 (0.28)	0.26 (0.24)	0.307**	
Puerto Rico	Sabana Seca	20	3.17	2.58	0.47 (0.19)	0.46 (0.12)	0.038*	
Guyane Française	la crique Alexandre	33	5.33	4.12	0.50 (0.22)	0.59 (0.24)	0.173***	
Total		202	9.67	-	0.36 (0.17)	0.57 (0.21)	0.36***	

Marie-Galante, Martinique, Dominique et Porto Rico) et continental (Guyane française), et en fonction de contraintes édaphiques (salinité et inondation).

En période d'inondation, les sols marécageux sont hypoxiques et parfois anoxiques. Ces conditions sont défavorables à une bonne dégradation de la matière organique et donc à la minéralisation de l'azote et du phosphore organique. La dénitrification et le lessivage accentuent aussi les carences en azote et en phosphore (Barrios et Herrera, 1993). En période d'exondation, l'évapotranspiration entraîne des remontées de sel par capillarité. Un troisième objectif de ce projet était d'étudier le rôle des rhizobiums et des champignons mycorrhiziens à arbuscules (CMA) sur l'adaptation du *P. officinalis* à l'inondation et à la salinité.

## Principaux résultats acquis

Pour étudier la diversité génétique et la structuration de *P. officinalis* dans la région Caraïbe, nous avons analysé 202 individus provenant de 8 populations insulaires et d'une population de Guyane française (Muller *et al.*, 2006 a). Nous avons développé spécifiquement et sélectionné huit marqueurs microsatellites nucléaires pour leur polymorphisme (4 à 20 allèles) chez *P. officinalis*. En parallèle, 3 loci

Microsatellites chloroplastiques				N = nombre d'individus; na = nombre d'allèles par locus; Ho = hétérozygotie observée; He = hétérozygotie attendue; F <sub>is</sub> = indice de fixation; R = richesse allélique; P = ns, P > 0.05 ; *, P < 0.05 ; **, P < 0.01 ; ***, P < 0.001.
<i>N<sub>cp</sub></i>	<i>na<sub>cp</sub></i>	<i>ne<sub>cp</sub></i>	<i>H<sub>cp</sub></i> (SD)	
28	4	2.56	0.63 (0.06)	
15	3	2.06	0.36 (0.14)	
9	2	1.25	0.22 (0.17)	
16	3	2.25	0.36 (0.07)	
18	3	2.79	0.68 (0.06)	
10	3	1.52	0.38 (0.18)	
-	-	-	-	
12	2	1.95	0.53 (0.08)	
8	3	1.68	0.46 (0.20)	
116	10	3.67	0.63 (0.07)	

microsatellites chloroplastiques ont été identifiés à partir d'amorces universelles. Les résultats obtenus à partir des deux types de marqueurs microsatellites sont récapitulés dans le tableau 1. Les paramètres de diversité chloroplastique varient nettement entre les populations. Ainsi, la population de Moule en Guadeloupe est celle qui présente les plus faibles variations ( $H_p = 0,22$ ), alors que la plus variable est celle d'Idian River en Dominique ( $H_p = 0,68$ ). Dans tous les cas, comme on pouvait s'y attendre pour des populations présentes sur des îles de petite taille, les populations insulaires montrent des valeurs inférieures par rapport aux populations continentales. Ce résultat est conforté par les microsatellites nucléaires qui montrent, eux aussi une diversité plus importante sur le continent que dans les îles. Les indices de fixation, varie de  $F_{is} = -0,043$  à  $F_{is} = 0,368$ , pour les populations de Deshaies et du Galion, respectivement. Un déficit en hétérozygote significatif a été observé dans toutes les populations étudiées, ce qui peut être interprété comme le résultat d'un effet fondation dans les petites îles ou dans les populations isolées. Les indices de structuration observés avec les marqueurs chloroplastique et nucléaire, respectivement  $F_{stcp} = 0,58$  and  $F_{stnuc} = 0,29$ , sont importants et à relier à un faible taux de dissémination du pollen et des graines. Cependant, les flux de graines par rapport au flux de pollen indiquent une valeur de  $P/G = 2,88$  pour toutes les populations confondues, ce qui est très inférieur aux valeurs retrouvées généralement chez des populations continentales d'angiospermes chez qui le pollen est le moyen de dissémination génétique préférentiel. On peut donc penser que les graines jouent un rôle prépondérant dans la dissémination de cette espèce, résultat qui a été confirmé par la viabilité décroissante de graines de *P. officinalis* ayant séjourné jusqu'à un mois dans l'eau de mer (Muller *et al.*, 2006 b).

Parallèlement, nous avons isolé et caractérisé les bactéries de nodules des différentes populations de *P. officinalis* (Muller *et al.*, 2006 c). Toutes les souches isolées appartiennent au genre *Bradyrhizobium* (figure 1). L'analyse phylogénétique des *Bradyrhizobium* par séquençage de l'ITS (internal transcribed spacer) laisse cependant apparaître la présence de trois clades distincts. Nous observons un groupe monophylétique contenant la grande majorité des souches insulaires (Guadeloupe, Martinique et Dominique, et une bonne majorité des souches porto ricaine) très proches d'une souche ouest-africaine de référence. Les deux autres groupes sont quant à eux, paraphylétiques et contiennent les souches continentales, mais aussi certaines souches porto ricaine (figure 1). Ainsi, la diversité bactérienne au niveau insulaire est plus faible que la diversité observée en milieu continental. Pour l'expliquer, trois hypothèses peuvent être formulées. Premièrement, on peut s'interroger sur la pertinence des marqueurs ITS d'autant que nos résultats récents en champs pulsés montreraient plus de

diversité que ceux mesurés ici. Deuxièmement, la faible diversité observée en milieu insulaire pourrait être le fruit d'un effet sélectif majeur de la part du couvert végétal. En effet, en milieu insulaire, *P. officinalis* représente 90% de la strate arborée et près de l'intégralité des légumineuses nodulées. Par contre, en Guyane, la population de *P. officinalis* représente environ 25% de la strate arborée qui comprend aussi 37,5% de légumineuses nodulées. Troisièmement, la forte homologie entre les souches insulaires et des souches ouest-africaines suggère un transport aérien de microorganismes de l'Afrique de l'Ouest vers la Caraïbe à l'occasion d'événements climatiques comme les cyclones (Prospero *et al.*, 2005).

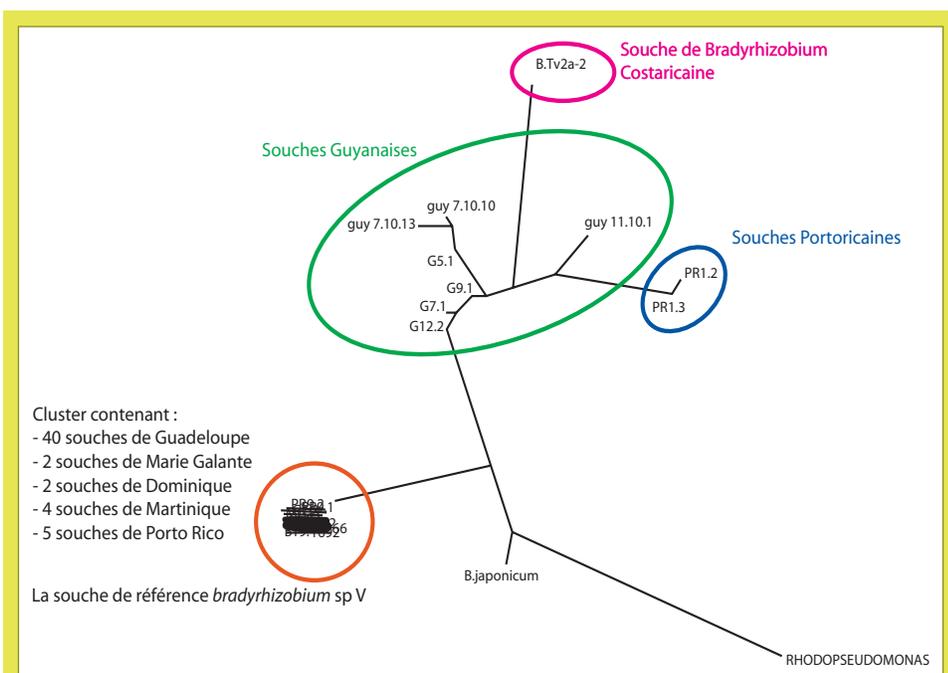


Figure 1 : Arbre phylogénétique non enraciné des séquences ITS de différentes souches de *Bradyrhizobium* provenant d'îles, du continent, et de séquences ITS de souches de référence (*B. sp V*, *B. tv2a-2*, *B. japonicum*, *Rhodopseudomonas*) (Muller *et al.*, 2006 c).

Outre les *Bradyrhizobium*, *P. officinalis* est colonisé par des champignons mycorhiziens à arbuscules (Bâ *et al.*, 2004 ; Saint-Etienne *et al.*, 2006). L'absence de spores dans les sols marécageux n'a pas permis l'identification taxonomique des champignons mycorhiziens à arbuscules inféodés à *P. officinalis*. Les CMA sont présents uniquement sous forme de mycélium libre et en symbiose avec *P. officinalis*. Le potentiel mycorhizien des sols marécageux et le taux de colonisation des racines de *P. officinalis* diminuent le long du gradient de salinité en saison sèche (2-26‰) comme en saison humide (5-22‰). Les CMA de *P. officinalis* seraient tolérants jusqu'à 10‰ de sel.

Nous avons étudié la tolérance au NaCl (0, 10 et 20‰) de *P. officinalis* en symbiose avec deux souches de *Bradyrhizobium* provenant de milieu salé ou non (Dulorme *et al.*, en préparation). En l'absence de sel, l'inoculation a eu un effet bénéfique sur la production de biomasse du *Pterocarpus*. À 10‰ de NaCl, la biomasse des plants inoculés est comparable à celle des plants non inoculés à cause de la baisse du nombre de nodules et de l'activité fixatrice d'azote. Cette dose de NaCl n'a d'ailleurs pas affecté la production de biomasse des plants non inoculés. Les ions Cl<sup>-</sup> et Na<sup>+</sup> se sont accumulés davantage dans les racines que dans les tiges et les feuilles du *P. officinalis*. L'effet toxique des ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> dans les feuilles se serait donc trouvé atténué par leur rétention dans les racines sans que l'on connaisse clairement les mécanismes de régulation. Ces résultats sont en accord avec nos observations de terrain qui montrent une prolifération de plantules sous le houppier de l'arbre à des concentrations de sels proches de 10‰ et, par contre, une faible régénération dans les zones plus salées de l'arrière mangrove (forte mortalité des plantules de *P. officinalis* à une concentration de sels de 20‰).

*P. officinalis* est également soumis à l'inondation pendant une partie de l'année. Nous avons étudié le rôle de *Bradyrhizobium* sp. et de *Glomus intraradices* dans la tolérance à l'inondation de *P. officinalis* en serre (Fougnies *et al.*, 2006). *P. officinalis* a mieux poussé en milieu inondé qu'en milieu exondé indépendamment de l'inoculation. L'apparition de racines adventives, d'aérenchymes et de lenticelles a été tout à fait remarquable sur la partie submergée des tiges. Les plantules de *P. officinalis* ont donc développé des mécanismes d'adaptation à l'inondation comparables à ceux des plantes aquatiques (Liao et Lin, 2001). Chez les plants inoculés, l'inondation a induit aussi la formation de nodules caulinaires et de mycorhizes à arbuscules sur les racines adventives. Ce résultat est original car c'est la première fois que des nodules de tiges et des mycorhizes à arbuscules de racines adventives sont observés chez une légumineuse arborescente. L'inoculation avec la souche *Bradyrhizobium* sp. n'a pas d'effet bénéfique sur la biomasse totale du *Pterocarpus* notamment en milieu inondé malgré l'activité fixatrice d'azote (ARA) dans les nodules et l'acquisition d'azote dans les feuilles. La souche *G. intraradices* s'est révélée, par contre, efficace sur la biomasse totale des *P. officinalis* grâce à une colonisation racinaire tout à fait remarquable en milieu inondé. Cette colonisation racinaire par le champignon s'est aussi traduite par une augmentation du phosphore dans les feuilles. L'oxygénation des parties submergées de la tige au travers des lenticelles, des racines adventives et des aérenchymes, pourrait favoriser la colonisation remarquable du système racinaire de *Pterocarpus* par le champignon mycorhizien à arbuscules. La double inoculation n'a cependant pas permis de mettre en évidence une synergie d'action des deux symbiotes sur la croissance et la fixation d'azote des *Pterocarpus*.

## Conclusions et perspectives

L'aire de répartition de *P. officinalis* s'étend de l'Amérique continentale aux petites îles de la mer des Caraïbes. Du fait de leur isolement et de leur petite taille, les îles exacerbent les effets de dérive génétique, de dépression consanguine, et de différenciation entre les populations d'une même espèce (Barrett, 1996). Nos résultats expérimentaux ont confirmé les modèles théoriques en montrant d'une part, une forte différenciation entre les populations insulaires et, d'autre part, une faible diversité génétique dans les îles (Frankham, 1998). Ce type de structure de diversité génétique amplifie les risques d'extinction chez les espèces soumises à des pressions anthropiques (Frankham *et al.*, 2002). C'est le cas de certaines populations de Dominique ou de Guadeloupe qui se limitent à quelques individus. De plus, les forts indices de fixation trouvés dans certaines îles suggèrent la présence de consanguinité qu'il est nécessaire de lier à un risque inhérent d'extinction.

La diversité des populations de *Pterocarpus* comme celle des *Bradyrhizobium* associées est plus faible en milieu insulaire qu'en milieu continental. Les populations de *Pterocarpus* et leurs bactéries auraient donc évolué en parallèle, conséquence possible de forces évolutives similaires (flux de gènes limités et fortes dérives génétiques attendues en milieu insulaire).

Malgré l'absence de spores de glomales dans les sols marécageux, le potentiel mycorhizien reste relativement important entre 8 et 10% de sels le long du gradient de salinité. Les CMA sont présents dans ces sols sous forme de mycélium libre et de fragments de racines mycorhizées. L'utilisation d'outils moléculaires (séquençage de l'ITS) sera nécessaire pour identifier les CMA à partir des fragments de mycorhizes.

*P. officinalis* développe des mécanismes d'adaptation morphologique (lenticelles, racines adventives, aerenchymes) et physiologique (nodules de tige et mycorhizes à arbuscules des racines adventives) en milieu inondé. La mycorhization est efficace sur la croissance des *Pterocarpus* notamment en milieu inondé. Nous envisageons d'évaluer l'adaptation du *P. officinalis* et de ses symbiotes face aux deux contraintes (sel et inondation). Nous pourrions ainsi mieux appréhender le rôle des champignons mycorhiziens à arbuscules et des *Bradyrhizobium* sur la croissance de *P. officinalis* en vue de restaurer les forêts marécageuses dégradées et menacées d'extinction en Guadeloupe.

## Références bibliographiques

- Alvarez-Lopez M., 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. In Lugo A. E., Brinson M. et Brown S. (eds), *Ecosystems of the World 15, Forested Wetlands*. Amsterdam, Elsevier, 251-265.
- Bâ A.M., Samba R., Sylla S., Le Roux C., Neyra M., Rousteau A., Imbert D., Toribio A., 2004. Caractérisation de la diversité des microorganismes symbiotiques de *Pterocarpus officinalis* dans des forêts marécageuses de Guadeloupe et Martinique. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 59 : 163-170.
- Barrett S. C. H., 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, 351 : 725-733.
- Barrios E., Herrera R., 1993. Nitrogen cycling in a Venezuelan tropical seasonally flooded forest : soil nitrogen, mineralization and nitrification. *Journal of Tropical Ecology*, 10 : 399-416.
- Dulorme M.M., Musseau O., Toribio A., Bâ A.M., 2006. Salt tolerance of *Pterocarpus officinalis* Jacq. a legume tree in the tropical wetland in the West Indies: growth, water relation, nodulation, nitrogen fixation and ion distribution (in preparation).
- Eusse A.M., Aide T.M., 1999. Patterns of litter production across a salinity gradient in a *Pterocarpus officinalis* tropical wetland. *Plant Ecology*, 145 : 307-315.
- Frankham R., 1998. Inbreeding and extinction : island populations. *Conservation Biology*, 15:665-675.
- Frankham R., Briscoe D. A., Ballou J. D., 2002. *Introduction to conservation genetics*. New York, USA, Cambridge University Press.
- Fougny L., Renciot S., Muller F., Planchette C., Prin Y., De Faria S.M., Bouvet J.M., Sylla S.N.D., Dreyfus B., Bâ A.M., 2006. Nodulation and arbuscular mycorrhizal colonization improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. seedlings. *Mycorrhiza* (soumis).
- Imbert D., Bonhême I., Saur E., Bouchon C., 2000. Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Tropical Ecology*, 16 : 55-68.
- Liao C.T., Lin C.H., 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proc Natl Sci Counc*, 25: 148-157.

Muller F, Vaillant A., Bâ A.M., Bouvet J.M., 2006 a. Isolation and characterization of microsatellite markers in *Pterocarpus officinalis* Jacq. *Molecular Ecology Notes*, 6 : 462-464.

Muller F, Voccia M., Bâ A.M., Bouvet J.M., 2006 b. Pattern of genetic diversity and gene flow of a tree species distributed continental and insular Caribbean zones: case of *Pterocarpus officinalis* Jacq. (en préparation).

Muller F, Le Roux C., Prin Y., Béna G., Bouvet J.M., Bâ A.M., Dreyfus B., 2006 c. Genetic diversity of *Bradyrhizobia* associated with the wetland tree *Pterocarpus officinalis* in the Caribbean basin (en préparation).

Prospero J.M., Blades E., Mathison G., Naidu R., 2005. Interhemispheric transport of viable fungi and bacteria from Africa to the Caribbean with soil dust. *Aerobiologia*, 21 : 1-19

Rivera-Ocasio E, Aide T.M., McMillan WO, 2002. Patterns of genetic diversity and biogeographical history of the tropical wetland tree, *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) in the Caribbean basin. *Molecular Ecology*, 11 : 675-683.

Saint-Etienne S., Paul S., Imbert D., Dulormne M.M., Muller F, Toribio A., Planchette C., Bâ A.M., 2006. Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *Forest Ecology and Management* (in press).

Saur E., Bonhême I., Nygren P., Imbert D., 1998. Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Journal of Tropical Ecology*, 14 : 761-770.



# USAGES ET VIABILITÉ DE L'EXPLOITATION DES PRODUITS FORESTIERS NON-LIGNEUX EN GUYANE FRANÇAISE

**Coordinateur :** Serge BAHUCHET, MNHN, éco-anthropologie et ethnobiologie, UMR 5145  
- USM 0104 CNRS-MNHN-Paris7, Muséum national d'Histoire naturelle 57 Rue Cuvier (Bât. 135)  
75231 Paris Cedex 5.

**Co-responsable scientifique :** Pierre Grenand, IRD, Biodival « Connaissance et valorisation de la biodiversité végétale tropicale » - US 84 IRD, Technoparc, 5 rue du Carbone 45072 Orléans cedex 2.

**Mots clés :** forêt guyanaise, ressources spontanées, produits forestiers non ligneux, ethnobiologie, artisanat et économie

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

L'objectif de ce projet était de fournir les données de base sur les ressources, les usages des produits forestiers non-ligneux (PFNL) de Guyane dans une perspective dynamique, à moyen terme, pour la région nord. Abordée pour les communautés amérindiennes de l'intérieur, cette question n'avait pas encore été réellement examinée pour les communautés de la région côtière, bien qu'elles soient encore essentiellement rurales avec une histoire forestière riche et des connaissances ethnobiologiques localement encore vives. Toutes ces communautés, aux fondements culturels variés, font appel à de nombreuses espèces pour leur alimentation mais aussi pour leur habitation et nombre d'ustensiles quotidiens que nous souhaitons inventorier. L'étude de l'utilisation de ces produits entraîne des questions de plusieurs ordres : biologique et ethnobiologique, écologique et ethnoécologique, ethnographique, économique et enfin historique. Le projet s'est déroulé dans les principales

communautés de la partie nord de la Guyane : amérindiens Palikur, Arawak et Kaliña ; Marrons Ndjuka et Saramaka ; Hmong et Créoles, le long de l'axe double Saint-Georges - Cayenne et Cayenne - Saint Laurent (RN 1 et 2) qui constitue la ligne côtière de concentration et de redistribution des PFNL.

## Principaux résultats

### Système d'information ethnobiologique

Nous avons réalisé une base de données comportant deux volets liés l'un à l'autre :

- d'une part des fiches ethnobotaniques sur les plantes d'usage technique (hors alimentation et ethnopharmacologie) à partir de nos propres inventaires et de la littérature,
- d'autre part des fiches des objets et outils à partir de nos propres relevés dans les collections publiques, incluant la plupart des pièces anciennes historiques présentes en Europe (ancien musée de l'Homme à Paris, musée des civilisations guyanaises à Cayenne, divers musées européens : Leyden, Göteborg).

### Ethnobiologie des ressources

Nous avons réalisé des inventaires des plantes à usages techniques dans quatre communautés : dans le village Kaliña de Terre Rouge, dans le village Hmong de Javouhey, dans le village Saramaka de l'Acarouany et dans le village Palikur de Tonate.

#### *Kaliña*

L'étude menée à Terre Rouge visait à comprendre la dynamique qui existe entre un espace forestier alloué par l'État (zone de droit d'usage communautaire, ZDUC) et les stratégies réelles des habitants de leurs usages et pratiques de la forêt. Elle a consisté à inventorier les principales ressources, en recueillir les usages et à définir la place de la forêt dans la vie de cette communauté, dans les quatre pôles d'activité agriculture, chasse, pêche et cueillette. Le relevé des lieux de pratique a montré que celles-ci ne se déroulent pas dans la ZDUC, trop éloignée et difficile d'accès (route, rivière). Mal choisie par les pouvoirs publics, cette zone ne correspond donc pas aux endroits où les habitants se rendent communément. Cependant cette ZDUC doit être considérée comme une sorte de réserve foncière amérindienne « en suspens ». Il est aussi à relever une tension certaine entre la conception kaliña de la propriété collective, les attentes des jeunes amérindiens, en opposition avec leurs aînés, et

les pratiques juridiques et politiques des communautés françaises qui ne reconnaissent toujours pas une gestion collective.

### ***Hmong***

L'enquête portant sur le village Hmong s'est intéressée aux connaissances de la forêt. 134 arbres ont été reconnus, 108 portent un nom hmong et 26 autres ne portent qu'un nom créole. Les usages de ces arbres ont été notés, en particulier ceux qui servent de bois d'œuvre pour les constructions. Une autre enquête a été réalisée dans les jardins des maisons de Javouhey, afin de déterminer la part des plantes guyanaises. Près de 70 plantes condimentaires et médicinales ont été recueillies, 40 nommées en hmong et 25 en créole. Un certain nombre est issue de semences provenant du Laos. Cette enquête montre une bonne réadaptation des Hmong de première génération, originaires de forêt de montagne laotienne, dans leur environnement guyanais avec une réadaptation du savoir ancestral asiatique malgré l'activité centrale tournée vers une agriculture vivrière intensive qui ne doit rien ni à l'agriculture pratiquée au Laos avant leur migration ni à l'agriculture sur brûlis des populations guyanaises et qui conduit à une importante déforestation. La transmission à la génération suivante en revanche est problématique.

### ***Saramaka***

L'enquête a été centrée sur un gros village d'une quarantaine de familles, créé en 1971 près de la rivière Acarouany. Le recensement, la localisation et l'inventaire de toutes les parcelles cultivées a montré que moins du tiers des familles en possède une. La récolte de produits végétaux (fruits de palmier) est pratiquée à faible ampleur. Les hommes sont les principaux fournisseurs de produits forestiers : viande de chasse vendue au bord de la route mais surtout transformation du bois à usage de construction (pièces de charpente, bardeaux). Les hommes travaillent aussi comme charpentiers dans les chantiers de construction de la région et y fournissent le bois nécessaire. Nos enquêtes sur l'organisation économique des familles a montré qu'elles entretiennent des relations fréquentes et suivies avec leurs parents vivant dans leur zone d'origine, au Surinam. Un net flux économique relie les deux régions. Plusieurs séjours au centre du Surinam ont donc été réalisés et l'on a pu voir que le système de production domestique est très différent : l'agriculture, pratiquée par toutes les maisonnées est centrée sur le riz pluvial et la pêche en eau douce est la principale source de protéine. La récolte et la transformation des fruits du palmier maripa fournit une huile alimentaire d'usage quotidien. L'importance des échanges (conjointes, visites régulières, transferts d'aliments et de biens) entre les deux pays est très importante. Elle porte aussi sur la production d'artisanat d'art.

### ***Transmission des savoirs locaux***

Malgré sa grande importance pour la conservation des forêts tropicales, la compréhension des modèles de la dynamique des connaissances traditionnelles sur les ressources naturelles reste encore incomplète. Pour aborder cette question, nous avons choisi une famille de plantes pour sa contribution à la culture matérielle et à la subsistance ordinaire, les palmiers. Une comparaison très méticuleuse et quantitative des usages et des vocabulaires des 19 espèces de palmiers dans trois communautés de la même région, le Bas Oyapock autour de Saint-Georges (Palikur, Saramaka et Créoles), a apporté des résultats très intéressants. Trois idées ont été confirmées : 1) les usages connus des palmiers diffèrent en accord avec les préférences culturelles, 2) la communauté amérindienne a une plus grande connaissance sur les usages des palmiers que les autres communautés traditionnelles non amérindiennes, 3) une grande partie de la connaissance amérindienne sur les usages des palmiers a été acquise par contact avec d'autres communautés, mais elle est actuellement en péril à cause de l'intégration de la communauté au système socio-économique français. Enfin, il apparaît d'une manière préoccupante que la transmission du savoir aux jeunes n'est pas réalisée, en relation avec la scolarisation et les rythmes scolaires.

### **Artisanat et économie**

La décroissance des usages domestiques des produits forestiers qui est apparue dans nos enquêtes s'accompagne d'une certaine professionnalisation des productions en même temps que d'une déperdition des savoir-faire conservés entre quelques mains de plus en plus rares. Nous avons donc entrepris une série d'enquêtes sur des productions spécifiques, les pirogues, l'artisanat de bois saramaka, la vannerie et les mygales préparées.

### ***Pirogues***

Une première étude a concerné la construction des pirogues. Un inventaire des ateliers des constructeurs a été réalisé et leur localisation notée (sur la côte, sur la route, aux embouchures des fleuves...). Une attention particulière a été portée sur l'origine des acheteurs aux différents endroits (par exemple métropolitains à Kourou, orpailleurs brésiliens sur le Haut-Maroni, ...) ainsi que sur la circulation des pirogues d'un pays à l'autre : par exemple à Saint-Georges les pirogues viennent du Brésil ; elles sont fabriquées par les Galibi brésiliens. L'inventaire des bois utilisés a été réalisé, en notant les essences préférées pour les diverses parties de la pirogue. On a dressé un indice de préférence, pour pondérer les résultats divergents des entretiens auprès de multiples constructeurs. L'importance des coques en aluminium diffère grandement entre l'Oyapock (très

nombreuses, provenant du Brésil) et le Maroni (en dépit d'une plus forte populations, toutes les embarcations sont en bois). Deux zones assez nettes se dessinent, les types de pirogues comme les essences préférées différant à l'ouest et à l'est de Cayenne. Il faut noter que la zone Kaliña est confrontée à des problèmes de conflits d'usage (prélèvement des arbres par des étrangers à la zone) et de législation (application des normes françaises pour permettre l'usage touristique des pirogues).

### ***Artisanat saramaka***

Les ateliers de production artisanale d'objets en bois sculpté dits « saramaka » sont nombreux et dispersés. Les enquêtes montrent que ces fabrications (tabourets, assiettes, objets et bibelots sculptés) sont le fait de personnel non qualifié, très nombreux et très changeant. La transformation du bois est semble-t-il le premier travail qui offre un gagne-pain à un nouvel immigrant avant qu'il ne trouve autre chose.

Les boutiques de « souvenirs de Guyane », principaux points de vente de ces productions, sont chaque année plus nombreuses à Cayenne et toutes offrent de très nombreux objets de bois « saramaka » mais de qualité fort variable ; cependant une part importante de ce qui y est vendu vient directement du Surinam.

### ***Vannerie***

La vannerie a fait l'objet d'une attention particulière, à cause de son importance spécifique dans les ustensiles ordinaires, mais aussi de son caractère identitaire propre : un panier est utile mais il porte aussi l'empreinte du groupe qui l'a fabriqué. Enfin les vanneries ayant été collectées par de nombreux voyageurs, une certaine profondeur historique nous était accessible. Tous les vanniers de la côte ont été visités, dans toutes les communautés, et des inventaires détaillés ont été réalisés auprès de chacun d'eux, grâce à une présence prolongée : inventaire des modèles, des points et des motifs, inventaire des plantes utilisées et des lieux d'approvisionnement. Les espèces utilisées sont en nombre très réduit, tout le monde emploie essentiellement les aroumans (*Ischnosiphon spp.*, Marantacées) et la liane-franche (*Heteropsis flexuosa*, Aracées). L'usage de fibres de palmier d'*Astrocaryum*, pour des hamacs, n'est plus en cours que par une seule personne à Saint-Laurent. Cette phase de terrain a été complétée par un inventaire des objets historiques conservés au musée des civilisations de Guyane à Cayenne et dans plusieurs musées d'Europe (musée de l'Homme à Paris, musée de Leyden, musée de Göteborg) qui conservent des paniers recueillis au début et au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle. Cela a permis de revenir vers les vanniers et d'étudier la persistance ou la transformation des motifs et des modèles.

Globalement, on relève une tendance significative : la vannerie est sortie du quotidien, les artisans vieillissent et transmettent peu leur savoir-faire, la diversité des formes, des techniques et des motifs de tissage est en recul certain. La professionnalisation de l'activité et une certaine commercialisation (même intra-ethnique) des matières premières et des objets finis, qui est liée à la cessation de la fabrication domestique, n'enraye pas un déclin qui semble inexorable.

### ***Produits animaux : arthropodes***

Le prélèvement d'arthropodes, et plus particulièrement des mygales, est destinée aux filières de vente. Il en existe trois distinctes interagissant entre elles et correspondant à trois marchés différents : celui de l'artisanat, celui des collections et celui des animaux vivants. Le marché des « nouveaux animaux de compagnie » (NAC) semble le plus important en demande et en nombre de prélèvements. Il concerne toutes les mygales et en particulier l'espèce *Theraphosa leblondi*. Cette espèce est également l'arthropode guyanais le plus vendu, avec le lépidoptère *Morpho menelauss*, sur le marché de l'artisanat local. La place des invertébrés de toutes origines (tant sud-américaines qu'asiatiques) dans le commerce local a été relevée. On suspecte la Guyane de constituer une sorte de plaque tournante vers l'Europe.

Dans des zones très localisées entre Cacao, Régina et Roura, où les activités de prélèvement ont lieu depuis 20 ans environ, des diminutions de taille des *T. leblondi* ont été remarquées par les collecteurs, les artisans et les grossistes. Dans cette zone, les prélèvements ont été trop intenses et il n'y a pas eu de gestion des populations de mygales. La grande majorité des acteurs impliqués dans les filières de vente n'ont pas des pratiques respectueuses du renouvellement des populations de mygales, ni des insectes en général. Il est à ce sujet important de remarquer qu'aucune espèce d'insecte, même parmi celles qui sont le plus exploitées, n'a encore été inscrite sur la liste de protection des animaux de Guyane.

### ***Marchés***

Une enquête a été menée sur les marchés de Cayenne et de Saint Laurent du Maroni. Les produits forestiers commercialisés sont surtout des plantes et des remèdes médicinaux (qui font l'objet d'un autre projet de recherche). Les produits alimentaires de cueillette sont très saisonniers, et peu fréquents ; ce sont essentiellement des dérivés des palmiers (huile, pulpe et fruits). Les objets d'artisanat sont rares, et souvent importés des pays voisins.

Les retombées économiques pour la Guyane de ces différentes activités sont indirectes et donc faibles et le rôle de ces filières dans la société est quasi-inexistant. Cependant, avec la volonté de la Guyane de devenir une destination d'écotourisme, les activités d'artisanat pourraient à l'avenir prendre plus d'importance si elles étaient davantage mises en valeur.

## Conclusions

Contrairement à notre attente, les enquêtes menées dans les villages du nord de la Guyane ont révélé que l'utilisation des produits forestiers non ligneux était certes fort variable mais néanmoins toujours très faible. Dans la vie quotidienne, y compris dans l'habitat, la part auto-produite est désormais à peu près nulle. Les parties en bois de la maison sont issues du commerce, auprès de petits artisans locaux ou auprès de fournisseurs. Les toitures ne sont plus en palme, sauf les abris de jardin des métropolitains. Même dans la plupart des communautés amérindiennes, la maison est de forme moderne en matériaux industriels. Les accessoires sont achetés, et la vannerie, encore connue, est essentiellement une relique. Pratiquée seulement par de très rares artisans, elle est de plus en plus destinée au commerce de tourisme et presque plus à l'utilisation domestique.

La part des produits de cueillette dans l'alimentation est réduite aux fruits des divers palmiers dont les peuplements spontanés sont très larges, la régénération de ces plantes étant favorisée par les oiseaux et dans les zones ensoleillées. La vente sur le marché ne concerne que quelques épices et plantes médicinales. L'usage domestique des plantes médicinales en revanche apparaît comme encore bien actif, et son analyse fait l'objet d'un autre projet de recherche.

Dans ce contexte, les pressions écologiques sur la ressource ne semblent porter que sur peu d'espèces, essentiellement les palmiers *Geonoma* dont les palmes servent de « tuiles » pour les carbetts des villas citadines et le bois d'amourette *Brosimum guianensis* (Moracées) utilisé à tout-va pour de multiples bibelots rarement artistiques.

Un aspect **très préoccupant** doit être relevé. La transmission des savoirs concernant les espèces-ressources, leur mode de croissance et les techniques de transformation et de fabrication n'est plus assurée. Même si l'on rencontre encore des adultes recueillant et travaillant les produits forestiers non-industriels, leurs enfants n'apprennent pas auprès d'eux les savoirs nécessaires à la poursuite de cette activité. Nous nous trouvons dans une phase de fossilisation des savoirs : apparemment encore vivants, ils vont disparaître avec la génération actuelle. Il est difficile de prendre des mesures face à cette situation.

Les usages sont devenus obsolètes, les enfants apprennent à l'école et non plus auprès des adultes dont ils ne partagent pas les activités et les objets produits ne trouvent pas de marché commercial permettant à des artisans de vivre de leur fabrication.

Les produits forestiers non ligneux sont des ressources d'intérêt secondaire qui ne peuvent être exploitées que s'il y a des artisans qui les transforment et un marché qui les recherche. La structure socio-économique de la Guyane n'est pas propice à une telle activité du fait du coût du travail et en comparaison avec la situation des pays voisins, Brésil et Surinam, qui au contraire sont exportateurs de productions artisanales. Les produits d'artisanat ne sont achetés que par les voyageurs et les touristes, peu nombreux dans ce territoire. Ils relèvent des marchandises de souvenirs de voyage. Ajoutons que les magasins de distribution, presque exclusivement tenus par des commerçants d'origine chinoise, vendent de manière croissante des produits similaires mais d'origine asiatique. Il est peu probable que les productions guyanaises atteignent jamais un niveau important, même si tout effort de structuration du commerce de l'artisanat sera bénéfique, tel qu'il a commencé à être mis en place pour les communautés de l'intérieur.

## Principales références bibliographiques du projet

Clech Lucie, 2004. *Utilisations des arthropodes dans le commerce en Guyane française : exemple des filières de vente des mygales*. Paris, MNHN, DEA EMTS, 54 p.

Davy Damien. 2002. *La vannerie et l'arouman, Ischnosiphon spp., chez les Palikur du village de Kamuyune (Guyane française) : étude ethnobotanique d'une filière commerciale*, mémoire de recherche, DEA ADEn Aménagement, développement, environnement, Orléans, Université d'Orléans, 125 p.

Jabin David-Henri, 2003. *Les pirogues en Guyane. Prémices à une étude ethnobotanique et socio-économique de la construction et du commerce des pirogues en Guyane française*. DEA ADEn Aménagement, développement, environnement, Orléans, IRD, 116 p.

Lema Catherine, 2006. *Comparaison des connaissances sur les usages des palmiers dans trois communautés dans la région du bas Oyapock (Guyane française)*. Paris, MNHN, Master EMTS, 55 p.

Soengas Lopez Beatriz, 2004. *Zone de droits d'usage et prise en compte des usages de la forêt par les Kali'na de Terre Rouge dans l'aménagement forestier de la forêt de Balaté (Saint-Laurent du Maroni, Guyane française)*. Paris, MNHN, DEA EMTS, 87 p.



# ANALYSE DE LA BIODIVERSITÉ SELON DIFFÉRENTES ÉCHELLES SPATIO-TEMPORELLES CHEZ LES ESPÈCES DU GENRE *SANTALUM*

Évolution et fonction de cette diversité

**Coordinateurs :** Jean-Marc BOUVET, Cirad-forêt UR 39 « Diversité génétique et amélioration des espèces forestières », campus de Baillarguet TA 10C, 34398, Montpellier Cedex 5 - France - tél : 04 67 59 37 28, fax : 04 67 59 37 33, mël : jean-marc.bouvet@cirad.fr  
Isabelle Olivieri, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM), UMR 5554 UMII - CNRS, Cc 065 Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5 - France, tél : 04 67 14 37 50, fax : 04 67 04 20 32, mël : olivieri@isem.univ-montp2.fr

**Autres participants aux projets :** Vincent Baron (CIRAD), Jean-Pierre Bianchini (Université de Polynésie française), Lorraine Bottin (CIRAD), Jean-François Butaud (Service du développement rural de Papeete), Camille Isnard (Cosmecal), Phila Raharivelomanana (Université de Polynésie française), Jacques Tassin (Institut agronomique néo-calédonien), Alexandre Lagrange (Institut agronomique néo-calédonien), Daniel Verhaegen (CIRAD)

**Mots clés :** *Santalum* , diversité intraspécifique, insularité, différenciation, Nouvelle-Calédonie, Polynésie-française

## Rappel du contexte

Les milieux insulaires sont considérés comme de remarquables laboratoires d'étude des questions liées à l'évolution (Emerson, 2002). Ces entités discrètes se caractérisent par une évolution particulière des espèces et des écosystèmes en présence, décrite par le syndrome d'insularité. Ce syndrome est associé par exemple à des changements de morphologie des plantes, du régime de reproduction, du processus démographique, etc. (Blondel, 1995).

Les milieux insulaires modifient aussi la structure de la diversité génétique des populations d'espèces par comparaison à celle des zones continentales. La colonisation des îles par un petit nombre d'individus, décrite comme l'effet de fondation, engendre une faible diversité génétique tout en facilitant les croisements entre apparentés (Frankham, 1997 et Frankham, 1998). La petite taille des populations accentue aussi les effets de dérive génétique. Par ailleurs, les barrières océaniques et les longues distances séparant les îles réduisent les flux de gènes entre populations, favorisant ainsi leur différenciation. Les attributs biologiques des espèces peuvent ainsi fortement se modifier en milieu insulaire. L'évolution vers l'autogamie est évoquée comme moyen pour les plantes de mieux coloniser les îles où les chances de croisement sont limitées lors de la phase de colonisation (Barrett, 1998). Cette évolution est aussi favorisée par l'absence d'agents pollinisateurs. La morphologie de certains organes peut aussi évoluer en réponse à l'insularité : c'est le cas de certaines graines qui perdent leurs attributs facilitant la dissémination (Carlquist, 1974).

Pour aborder ces questions nos travaux ont porté sur deux espèces du genre *Santalum* distribuées dans des milieux différents ; *Santalum austrocaledonicum* est présent dans l'archipel de Nouvelle-Calédonie constitué d'une grande île et de petites îles proches (figure 1c) ; *Santalum insulare* est présent dans de petites îles très distantes les unes des autres de l'archipel de Polynésie française (figure 2c).

Ces deux espèces sont des arbres de petite taille (15 m de hauteur maximum et 30 cm de diamètre). Elles sont pollinisées par les insectes et produisent des drupes disséminées par les oiseaux. L'une des particularités du développement du santal est qu'il a besoin de plantes-hôte sur lesquelles il envoie des suçoirs racinaires pour poursuivre son développement (hémiparasitisme). Le Santal coupé peut rejeter à partir des souches et peut aussi émettre des drageons (rejets issus de bourgeons adventifs développés sur des racines). Le bois possède une odeur très parfumée. L'essence qui en est extraite par distillation est fortement prisée en parfumerie et en pharmacie, au point d'être l'un des bois les plus chers au monde et d'être vendu au kg : son prix actuel varie autour de 400 euros le kg.

Cette exploitation a diminué considérablement les effectifs, menaçant la pérennité de certaines populations. Outre les connaissances fondamentales apportées sur l'évolution des populations des îles, cette étude a permis de mieux comprendre la distribution de la diversité des caractères d'adaptation et de ceux liés à la production des huiles essentielles, ce qui devrait aussi faciliter l'établissement d'une stratégie de gestion et de conservation.

## Principaux résultats : acquis scientifiques

Ce projet se proposait de répondre aux questions suivantes :

- Le niveau de diversité intra-spécifique en milieu insulaire est-il inférieur à celui des espèces continentales, quel est le niveau de consanguinité?
- Le degré de différenciation est-il supérieur à celui des espèces de milieu continental distribuées de façon continue?
- Quel est l'impact du mode de dissémination sur la différenciation génétique ?
- Quelle sont les causes des relations phénétiques entre populations : dispersion sur de longues distances ou vicariance, histoire géologique, mode de dissémination des graines?
- Quels sont les impacts des facteurs biotiques et abiotiques dans la variation des caractères d'adaptation ?

Nous avons abordé les questions ci-dessus en utilisant les marqueurs microsatellites chloroplastiques et nucléaires ainsi que des caractères liés à l'histoire de vie et à l'adaptation des espèces.

### Approche locale : clonalité, diversité intra-population

Les marqueurs moléculaires nous ont permis d'aborder la question de la clonalité par drageonnage chez ces espèces. Chez *S. insulare*, les approches écologiques et génétiques ont mis en évidence l'existence de près de 60% de clones dans les populations (Lhuillier *et al.*, sous presse). L'approche écologique a permis de formuler des hypothèses sur l'origine de la clonalité : réaction à l'exploitation et stratégie d'adaptation au milieu stressant (altitude, zones de stress hydrique) ou conséquence du processus évolutif en milieu insulaire (Butaud, 2006). Au sein des populations de *S. austrocaledonicum* les études ont mis en évidence une spatialisation de la diversité génétique, les individus apparaissant similaires sur le plan génétique pour des distances d'éloignement inférieures à 30 m, suggérant que si les graines sont véhiculées par les oiseaux, et a priori sur de longues distances, certaines sont aussi disséminées à proximité des pieds mères.

Nos résultats ont montré un indice de diversité (hétérozygotie attendue  $H_e$ ) plus faible (souvent inférieure à  $H_e = 0,5$ ) et un indice de fixation ( $F_{is}$ ) plus élevé par rapports aux espèces d'arbres présentes en zones continentales (Bottin, 2006 ; Lhuillier *et al.*, sous presse). Ils

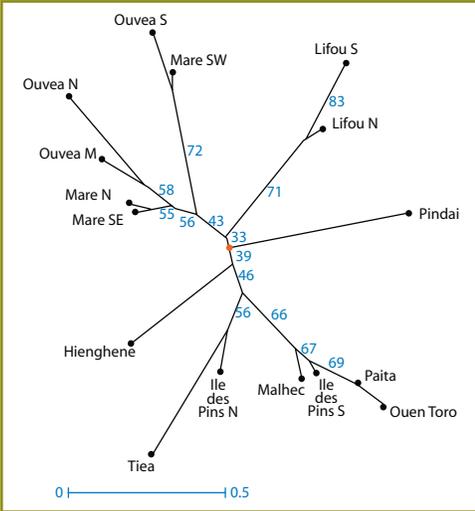
sont en accords avec d'autres études (Frankham, 1997 ; Frankham, 1998). Selon cet auteur, les raisons en seraient le petit nombre d'individus fondateurs et la faible taille efficace des populations. Les très forts écarts aux proportions d'Hardy Weinberg pour certaines populations de *S. austrocaledonicum*, notamment celles des îles Loyautés en Nouvelle-Calédonie ( $F_{is}=0,67$  pour l'île de Maré par exemple) (Bottin *et al.*, 2005), pourraient résulter aussi d'une évolution vers l'autofécondation suggérée par Barrett (1998). Des études sur le régime de reproduction dans les îles seraient à entreprendre pour confirmer cette hypothèse.

### **Approche globale : structure de la diversité et relations phénétiques**

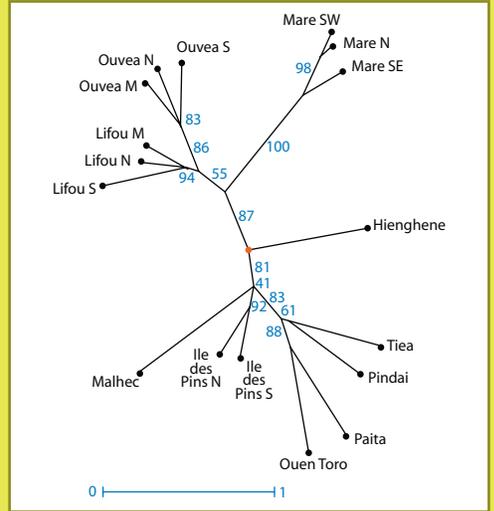
Compte tenu des flux de gènes limités par les barrières océaniques et de la petite taille des populations accentuant la dérive génétique, la différenciation au sein des aires, estimée par les microsatellites, est élevée ; les valeurs des indices de différenciation des valeurs des marqueurs neutres,  $F_{st}$ , se situent entre 0,30 et 0,50 alors que celles d'espèces continentales à aires continues se situent autour de 0,10.

Les arbres phénétiques, couplés à l'histoire géologique et climatique des îles (Stevenson, 2001), ainsi qu'à la phylogénie du genre (Harbaugh, sous presse), ont permis d'émettre quelques hypothèses sur les origines de colonisation. L'origine australienne semble se dessiner pour *S. austrocaledonicum* et au sein de l'archipel, l'île principale semble avoir été le centre de dispersion vers les autres îles. Les populations de Grande Terre et des Loyautés apparaissent comme deux ensembles distincts soulignant le peu d'échanges de gènes (figures 1 a et b). Pour *S. insulare*, en se référant aux origines géologiques des îles et à la phylogénie, il semble que les îles Australes soient à l'origine du santal polynésien. Les trois archipels apparaissent en effet séparés sur le plan moléculaire (figures 2 a et b). Pour ces deux espèces, la question de la pseudo-vicariance formulée par Van Welsen *et al.* (2003) a été réintroduite par Butaud *et al.*, (2005) et Lhuillier *et al.*, (sous presse); la combinaison entre dispersion et spéciation par isolement de populations est une hypothèse avancée pour expliquer la diversité du santal dans les milieux insulaires du pacifique d'une part et le processus de métapopulation au sein des archipels – dont les îles naissent et disparaissent selon le fonctionnement des « hot spot » volcaniques – d'autre part.

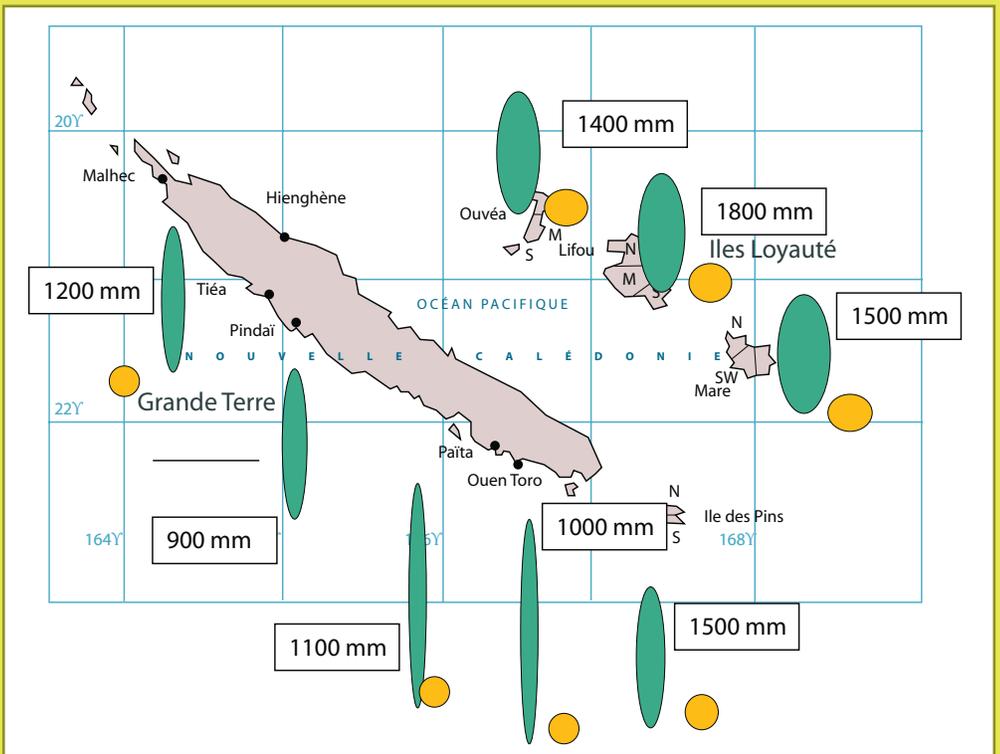
Figure 1 : Différenciation entre populations de *Santalum austrocaledonicum* en Nouvelle-Calédonie.



a : différenciation entre populations illustrée par un arbre construit par la méthode du « neighbour joining » sur données issues de microsatellites chloroplastiques.

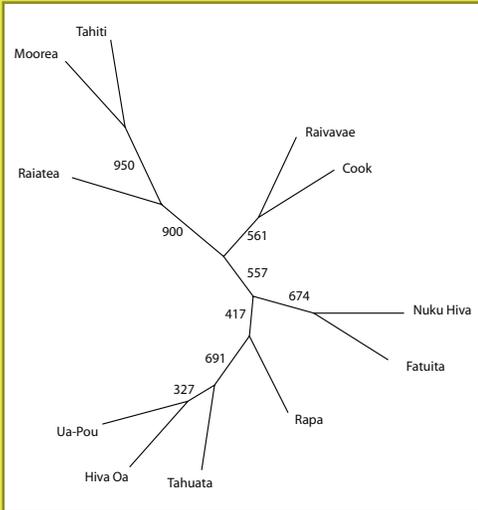


b : différenciation entre populations illustrée par un arbre construit par la méthode du « neighbour joining » sur données issues de marqueurs microsatellites nucléaires.

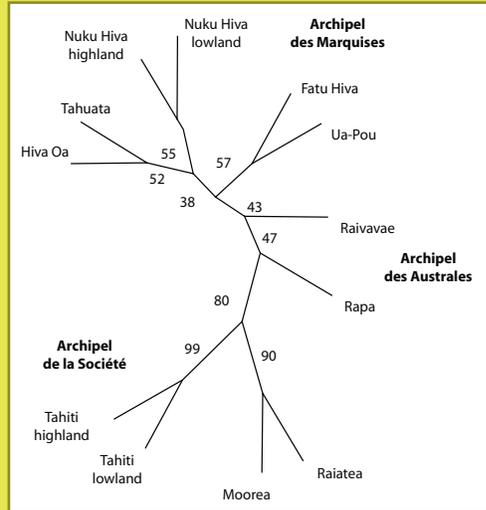


c : variation de la taille des graines et de la taille des feuilles juvéniles en fonction des populations chez *Santalum austrocaledonicum* (Bottin, 2006).

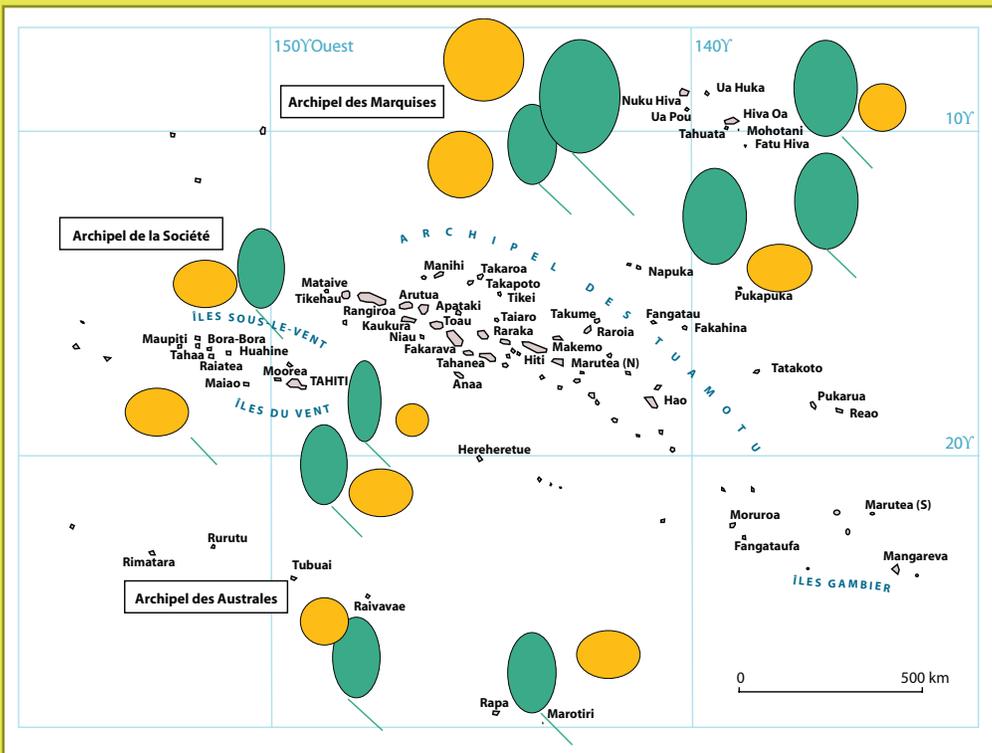
Figure 1 : Différenciation entre populations de *Santalum insulare* en Polynésie française



a : différenciation entre populations illustrée par un arbre construit par la méthode du « neighbour joining » sur données issues de marqueurs microsatellites nucléaires .



b : différenciation entre populations illustrée par un arbre construit par la méthode du « neighbour joining » sur données issues de microsatellites chloroplastiques.



c : variation de la taille des graines et de la taille des feuilles adultes en fonction des populations chez *Santalum insulare* (Butaud, 2006).

## Variation phénotypique : interaction entre effet de dérive et adaptation locale

Pour ces deux santals, nous avons axé nos analyses sur trois types de caractères représentatifs de différents processus adaptatifs : les organes végétatifs (feuilles), les organes de dissémination (graines) et les composés secondaires présents dans l'huile essentielle. Le santal de Nouvelle-Calédonie, pour la taille des graines et des feuilles juvéniles, montre une forte variance inter-populations, proche de 70% de la variance totale. Elle est fortement structurée. Les feuilles juvéniles sont plus effilées et les graines plus petites dans les zones de la côte ouest de Grande-Terre, caractérisées par une faible pluviométrie et des sols ferrallitiques, alors que les feuilles sont plus ovales et les graines plus grosses dans les populations des îles Loyautés, caractérisées par une plus forte pluviométrie et des sols calcaires (figure 1c) (Bottin *et al.*, sous presse). Cette distinction ne semble pas s'appliquer aux composés secondaires (molécules constituant les huiles essentielles) dont la variation inter-populations ne représente que 20% de la variance totale.

Le santal de Polynésie française présente aussi une forte différenciation entre les populations pour les caractères de morphologie des fruits et des feuilles (autour de 70 % de la variation totale). Cette différenciation ne correspond pas forcément à la distribution géographique des populations. Elle semble déterminée par les gradients environnementaux au sein de certaines îles comme Tahiti où les santals d'altitude montrent des feuilles et des fruits de plus petite taille (figure 2c). Pour les composés secondaires du bois, la différenciation entre les populations est très faible (15% en moyenne de la variation totale) et ne suit pas le même patron de diversité que les caractères morphologiques.

Bien que notre dispositif expérimental ne permette pas de séparer les effets environnementaux des effets génétiques notamment pour les composés chimiques, nous avons comparé selon la méthode de Latta (2003), ces deux approches de la structuration de la diversité pour l'ensemble des caractères.

Chez *S. austrocaledonicum*, les effets d'adaptation locale semblent prépondérants pour expliquer la différence de taille des feuilles et des graines : l'indice de différenciation des caractères quantitatifs,  $Q_{st}$ , est supérieur à l'indice de différenciation des marqueurs neutres,  $F_{st}$ . Par contre, pour les constituants sesquiterpénoïdes des huiles essentielles,  $Q_{st}$  est inférieur à  $F_{st}$ , ce qui suggère une sélection stabilisante autour d'un optimum (Bottin, 2006).

Dans le cas de *S. insulare*, bien que les expériences ne permettent pas de séparer les effets milieux des effets environnementaux, on retrouve une différenciation marquée au sein des îles de Nuku Hiva et Tahiti qui pourrait être due au gradient altitudinal (Butaud, 2006). Pour les composés secondaires, on observe aussi une faible différenciation inter-populations avec  $Q_{st}$  inférieur à  $F_{st}$ , ce qui suggère un possible effet de la sélection stabilisante à l'échelle de la population totale.

## Acquis pour la gestion

### Définition des provenances et unités de conservation

Le projet a permis de décrire l'état des populations de santal dans les deux archipels. Il a notamment permis d'inventorier la ressource et de repérer les populations isolées au sein des îles. Ce travail de base s'avère d'une grande utilité pour bâtir les futures stratégies de conservation et de valorisation des deux espèces.

La définition des zones de provenances ou des unités de conservation a fait l'objet de nombreuses recherches en biologie de la conservation pour les espèces animales et végétales (Crandall *et al.*, 2000). Pour définir des zones de provenances pour la gestion des ressources génétiques forestières, les scientifiques et les gestionnaires s'accordent sur l'intérêt d'une approche intégrée associant plusieurs variables : caractères liés à l'adaptation, marqueurs moléculaires et variables abiotiques. Nous avons mis en application cette approche dans le cas des santals pour définir des régions de provenances au sein de l'aire naturelle (Bottin *et al.*, sous presse ; Lhuillier *et al.*, sous presse). Les performances des provenances pour la croissance, la taille des graines et des feuilles ont été associées à la structure génétique des populations évaluées par des marqueurs microsatellites pour définir la partition des populations.

### Potentiel des santals néo-calédoniens et polynésiens

La variation de la qualité des huiles essentielles était un résultat particulièrement attendu dans les deux territoires d'outre-mer où quelques entreprises et l'artisanat local développent une économie basée sur les composés chimiques du bois. Les deux santals se situent dans des qualités comparables au santal d'Inde (*Santalum album*) qui sert de référence sur le plan du commerce international. Aucune zone de provenance particulière pour les molécules d'intérêt commercial ne se dégage clairement de ces études mais c'est au contraire la forte variabilité intra-population qui caractérise ces deux espèces.

Les notes techniques que le projet contribue à élaborer permettront de guider les opérateurs économiques et les gestionnaires de l'environnement dans le choix des modes de gestion et de valorisation des santals.

## Conclusion et perspectives

Nos analyses génétiques des santals néo-calédoniens et polynésiens ont permis de raisonner l'importance des facteurs évolutifs dans l'expression de la diversité. La différence d'expression de la variabilité selon les caractères souligne l'interaction entre les facteurs biotiques et abiotiques exacerbés par la géographie du milieu insulaire.

Notre approche devra être complétée par une compréhension plus fine de la dynamique de la diversité au sein des populations. Une analyse au niveau du paysage au sein des îles néo-calédoniennes devrait permettre de comprendre la relation entre évolution de l'écosystème sous l'action de l'homme et dynamique de l'espèce.

La biologie de la reproduction des deux espèces est aussi à affiner, afin de comprendre l'impact de l'insularité sur le régime de reproduction.

Le déterminisme génétique de la production des huiles et la plasticité phénotypique pour ces composés restent à analyser et à comprendre. La mise en place de dispositifs expérimentaux de long terme où les effets environnementaux et les relations d'apparement sont contrôlés permettrait d'approfondir les connaissances sur les mécanismes de production des composés secondaires du bois.

## Références bibliographiques

Barrett S. C. H., 1998. The reproductive biology and genetics of island plants. In P. R. Grant [ed.], *Evolution on islands*, Oxford, UK, Oxford University Press, 18–34.

Blondel J., 1995. *Biogéographie, approche écologique et évolutive*. Paris, Masson, 297 p.

Bottin L., Verhaegen D., Tassin J., Olivieri I., Vaillant A., Bouvet J.-M., 2005. Genetic diversity and population structure of an insular tree, *Santalum austrocaledonicum* in New Caledonian archipelago. *Molecular Ecology*, 14 : 1979–1989.

Bottin L., Tassin J., Nasi R., Bouvet J.-M. (2006). Molecular, quantitative and abiotic variables for the delineation of evolutionary significant units: case of sandalwood (*Santalum austrocaledonicum* Vieillard) in New Caledonia (accepté à *Conservation genetics*).

Bottin L., 2006. *Déterminants de la variation moléculaire et phénotypique d'une espèce forestière en milieu insulaire : cas de Santalum austrocaledonicum en Nouvelle-Calédonie*. Thèse de doctorat de l'Ecole Supérieure d'Agronomie de Montpellier Ecole Doctorale Biologie Intégrative. 130p + annexes.

Butaud J.-F., Rives F., Verhaegen D., Bouvet J.M., 2005. Distribution of chloroplastic microsatellite diversity in *Santalum insulare* across the South east Pacific archipelagos. *Journal of Biogeography*, 32 : 1763–1774.

Butaud J.-F., 2006. *Contribution à la connaissance d'un arbre insulaire en voie de disparition, le santal de polynésie française (Santalum insulare) : études écologique, morphologique, génétique et chimique*. Thèse de Doctorat de l'Université de Polynésie Française. 398 p + annexes.

Carlquist S., 1980. *Hawai : a Natural History. Geology, Climate, Native Flora and Fauna above the Shoreline*. Lawa'i Hawa'i, Pacific Tropical Botanical Garden, 2nd edn.

Emerson B.C., 2002. Evolution on oceanic islands : molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process, *Molecular Ecology*, 11 : 951–966.

Frankham R., 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, 78 : 311–327.

Frankham R., 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation biology*, 78 : 665-675.

Harbaugh D. T., (sous presse). Sandalwood Phylogeny: Insights for Biogeography, Conservation and Classification. In : *Actes du « Regional workshop on sandalwood research, Development and Extension in the Pacific Island and Asia (Nadi, Fiji, 28 November - 01 December 2005) »*

Latta R. G., 2003. Gene flow, adaptive population divergence and comparative population structure across loci. *New Phytologist*, 161(1) : 51-58.

Lhuillier E., Butaud J.-F., Bouvet J.-M. (sous presse). Extensive clonality and strong differentiation in the insular Pacific tree *Santalum insulare*: implications for its conservation. (*Annals of Botany*)

Stevenson J., Dobson J. R., Prosser I. P., 2001. A late quaternary record of environmental change and human impact from New Caledonia, *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 168 : 97-123.

Van Welzen P. C., Turner U., Hovenkamp P., 2003. Historical biogeography of Southeast Asia and the West Pacific, or the generality of unrooted area networks as historical biogeographic hypotheses, *Journal of Biogeography*, 30 : 181-192.



# RECHERCHE DE PROCÉDÉS LIMITANT L'ACTIVITÉ DE FOURMIS TROPICALES D'IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE ET ÉCONOMIQUE

Projet associé : Génétique des colonies  
et populations de *Wasmannia auropunctata*  
présenté séparément par Arnaud Estoup

**Coordinateur :** Alain DEJEAN, Université Toulouse  
III; Laboratoire d'Évolution et Diversité Biologique  
(UMR-CNRS 5174), bâtiment IVR3, 31062 Toulouse  
cedex 9, France. Mèl : dejean@cict.fr

**Autres participants au projet :** Jérôme Orivel  
(CNRS), Bruno Corbara (Université Blaise Pascal de  
Clermont-Ferrand), Jean-Paul Lachaud (CNRS).

**Mots clés :** invasions biologiques, fourmis, zones naturelles et  
anthropisées, parasites

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

Chez les fourmis, les espèces dites « vagabondes » ont été transportées par l'homme dans différentes parties du globe. Certaines d'entre-elles font partie des espèces envahissantes les plus répandues du règne animal. Leur impact économique et environnemental est considérable à l'échelle de la planète entière. Les six espèces considérées comme les plus néfastes à l'heure actuelle sont les fourmis de feu du genre *Solenopsis*, la fourmi d'Argentine : *Linepithema humile*, la fourmi à grosse tête *Pheidole megacephala*, la fourmi folle *Anoplolepis gracilipes* et la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata*. La structure sociale de ces espèces est mal connue aussi bien dans leurs aires d'origine que dans les zones d'introduction, alors que des travaux récents montrent l'intérêt de telles études pour la compréhension des facteurs évolutifs associés aux bioinvasions.

Nous proposons dans cette partie du projet d'analyser et de comparer la structure comportementale des populations, colonies et nids de *Wasmannia auropunctata* sur son aire de distribution originelle (Amérique du Sud et centrale) et dans les populations néo-fondées envahissantes, notamment en Nouvelle-Calédonie où l'espèce a été introduite accidentellement dans les années 60. Originaire d'Amérique centrale et du Sud, la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* a envahi de nombreuses zones tropicales et représente une menace pour la biodiversité. Nous avons étudié la distribution des colonies de cette espèce en Guyane, correspondant à une partie de son aire de distribution originelle et dans les populations néo-fondées envahissantes de Nouvelle-Calédonie où l'espèce a été introduite accidentellement et est devenue envahissante.

## Principaux résultats

En Guyane nous avons pu définir des zones d'installation naturelle le long des cours d'eau avec des colonies de petite taille. Par contre, dans les formations anthropisées, *W. auropunctata* peut atteindre des densités de population très importantes et dominer complètement les communautés de fourmis, monopolisant des zones étendues. Ces populations sont globalement comparables aux populations envahissantes de Nouvelle-Calédonie en terme d'impact sur la myrmécofaune. Cette espèce qui possède des capacités lui permettant de devenir dominante aussi bien dans sa zone d'origine que dans une zone d'introduction serait « intrinsèquement » envahissante. Cependant, les populations de Nouvelle-Calédonie appartiennent à une seule colonie installée aussi bien dans les milieux naturels que perturbés, tandis que celles de Guyane sont strictement limitées aux zones perturbées et forment plusieurs colonies, couvrant chacune une surface variable mais limitée à quelques centaines ou quelques dizaines de milliers de m<sup>2</sup>. Ces résultats ont pu être couplés avec la structure génétique de ces différentes populations (marqueurs microsatellites) par les membres du projet associé. L'existence d'un système de reproduction particulier dans les populations envahissantes a été montrée : la reproduction des individus sexués mâles et femelles est majoritairement clonale. Les populations « naturelles » présentent une reproduction classique pour les hyménoptères.

Les populations envahissantes de Guyane étant bien plus petites que celles de Nouvelle-Calédonie, des facteurs de régulation liés au milieu d'origine et absents sur la zone d'introduction (Nouvelle-Calédonie) doivent donc limiter leur extension. En Amérique du Sud, la myrmécofaune native est très riche et peu de ressources restent libres, de sorte que la compétition est exacerbée. À l'inverse de ce que l'on observe en Nouvelle-Calédonie les niches vacantes sont quasi-inexistantes. De plus, dans toutes les strates se trouvent des espèces

dominantes qui possèdent des modes de défense efficaces au niveau collectif et individuel. Les interactions observées entre *W. auropunctata* et les principaux compétiteurs que nous avons testés n'ont pas mis en évidence le rôle majeur d'une quelconque production chimique qui aurait des effets répulsifs ou létaux sur les ouvrières de *Wasmannia*. Il apparaît au contraire que ce sont essentiellement la forte agressivité et le meilleur armement de ces compétiteurs qui leur permettent de dominer lors d'interactions de compétition. Cependant, l'existence de populations de *Wasmannia* ayant toutes les caractéristiques de populations envahissantes montre que si les compétiteurs peuvent avoir un effet local, ils n'exercent pas un contrôle global au niveau de l'ensemble de la population.

Une étude de faisabilité concernant des Eucharitidae, hyménoptères parasitoïdes de fourmis, a bien permis de déceler leur présence sur de nombreuses fourmis ponéromorphes, mais pas sur *W. auropunctata*.

Comme nous n'étions pas certains de trouver les *Wasmannia auropunctata* en aussi grande quantité que « nécessaire » pour l'entreprise du projet, nous avons envisagé de nous replier éventuellement sur les fourmis de feu du genre *Solenopsis*. Une étude écologique entreprise en Guyane sur *Solenopsis saevissima* a permis de montrer que dans les zones anthropisées, cette espèce présente aussi des entités coloniales de très grande taille, cela à une échelle bien supérieure de celle des populations invasives de *W. auropunctata* de Guyane.

## Conclusions et perspectives

Nous avons obtenu les *Wasmannia auropunctata* plus facilement que prévu, de sorte que nous avons pu nous concentrer sur cette espèce comme nous le souhaitions. Les perspectives concernant cette partie sont énoncées dans un nouveau projet dirigé par Arnaud Estoup.

En ce qui concerne les deux autres volets de recherche nous avons pu effectuer une avancée sensible. (1) Une étude future sur des Eucharitidés pourra se développer (bonne faisabilité), mais pour le moment il s'agira encore d'un travail de recherche fondamentale car nous n'avons trouvé ces hyménoptères parasites que chez des fourmis des formations naturelles. Développer ce type de recherche nécessite un financement spécifique très lourd (comme toujours en recherche, sans garantie de résultat donnant lieu à une « applicabilité »). (2) Bien que nous n'ayons pas encore trouvé de populations non-envahissantes de *S. saevissima*, des perspectives très intéressantes se présentent donc pour cette espèce capable d'avoir en Guyane des « entités coloniales » s'étendant sur plusieurs dizaines de kilomètres. Un financement spécifique sera nécessaire si nous poursuivons.

## Principales références bibliographiques

Dor A., 2004. *Les lois de Lanchester dans la compétition alimentaire interspécifique entre *Wasmannia auropunctata* et le genre *Solenopsis* en Guyane française (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae)*. Rapport de stage de DEA Biologie du comportement, Université Paris XIII.

Fournier D., Foucaud J., Loiseau A., Cross-Arteil S., Jourdan H., Orivel J., Le Breton J., Chazeau J., Dejean A., Keller L., Estoup A., 2005. Characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite loci for the invasive ant *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology Notes*, 5 : 239-242.

Fournier D., Estoup A., Orivel J., Foucaud J., Jourdan H., Le Breton J., Keller L., 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant, *Nature*, 435 : 1167-1168.

Grangier J., Le Breton J., Dejean A., Orivel J. Habituation mediating the coexistence between *Cyphomyrmex* ants and dominant populations of *Wasmannia auropunctata*. *Behavioural Processes* (en cours de révision).

Grangier J., 2004. *Les populations envahissantes de la fourmi *Wasmannia auropunctata* (Roger) dans sa zone d'origine: caractérisation, comparaison avec une zone d'introduction, et interactions avec l'entomofaune*. Rapport de stage de DEA Ecologie des systèmes continentaux, Université Toulouse III.

Le Breton J., Chazeau J., Jourdan H., 2003. Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austral Ecology*, 28 : 204-209.

Le Breton J., 2003. *Étude des interactions entre la fourmi *Wasmannia auropunctata* et la myrmécofaune. Comparaison d'une situation en zone d'introduction : la Nouvelle-Calédonie et d'une situation en zone d'origine : la Guyane française*. Thèse de Doctorat, Université Toulouse III. Soutenance à l'Université Toulouse III le 20 novembre 2003.

Le Breton J., Jourdan H., Chazeau J., Orivel J., Dejean A., 2005. Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21 : 93-98.

Le Breton J., Delabie J.H.C., Chazeau J., Dejean A., Jourdan H., 2004. Experimental evidence of large scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior*, 17 : 263-271.

Le Breton J., Orivel J., Chazeau J., Dejean A., 2006. Unadapted behaviour of native dominant ants species during colonization of an aggressive invasive ant. *Ecological Research*, 6 : 812-817.

Martin J.M., 2006. *La fourmi de feu solenopsis saevissima en guyane: y a-t-il unicolonialité ?* Rapport de stage de Master 1, Université Tours.

Pérez-Lachaud G., López-Méndez J.A., Lachaud J.-P., 2005. Eucharitid parasitism of the Neotropical ant *Ectatomma tuberculatum*: Parasitoid co-occurrence, seasonal variation and multiparasitism. *Biotropica*, 38 : 574-576.

Uzac P., 2005. *Recherche des tailles de colonies chez un compétiteur des fourmis de feu: Pheidole fallax*. Rapport de stage de Master1, Université Toulouse III.

## **Actions de transfert et de communication.**

Dejean A., Fornet G., *Wasmannia: la petite fourmi qui menace la biodiversité*, [en ligne] sur <http://www.guyane.cnrs.fr/progfourmis.html> (consulté le 06 octobre 2006).

Emission sur radio FM Guyane (mars 2004) « *Wasmannia* : la petite fourmi qui menace la biodiversité ».



# GÉNÉTIQUE DES COLONIES ET DES POPULATIONS DE *WASMANNIA AUROPUNCTATA*

**Coordinateur :** Arnaud ESTOUP, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP), Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex, email : estoup@ensam.inra.fr, fax: 33 (0) 4 99 62 33 45, tél: 33 (0) 4 99 62 33 38

**Autres participants au projet :** Denis Fournier, Julien Foucaud, Anne Loiseau, Hervé Jourdan (Centre de Biologie et de Gestion des Populations), Jérôme Orivel, Alain Dejean (Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174, Université Paul Sabatier), Laurent Keller (Institut d'Ecologie de l'Université de Lausanne).

**Mots clefs :** Microsatellites, populations envahissantes, système de reproduction, système social, tests d'agressivité.

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

Les espèces « vagabondes » de fourmis font parties des espèces envahissantes les plus répandues du règne animal. Leur impact économique et environnemental est considérable à l'échelle de la planète entière (Holway *et al.*, 2002). Les six espèces considérées comme les plus néfastes à l'heure actuelle sont les fourmis de feu : *Solenopsis invicta* et *Solenopsis geminata*, la fourmi d'Argentine : *Linepithema humile*, la fourmi à grosse tête : *Pheidole megacephala*, la fourmi folle : *Anoplolepis gracilipes* et la petite fourmi de feu : *Wasmannia auropunctata*. La structure génétique, et dans une moindre mesure comportementale, de ces espèces est mal connue aussi bien dans leurs aires d'origine que dans les zones d'introduction, alors que des travaux récents montrent l'intérêt de telles études pour la compréhension des facteurs évolutifs associés aux bioinvasions (p. ex. Tsutsui *et al.*, 2000 ; Tsutsui *et al.*, 2001 ; Giraud *et al.*, 2002 ; Tsutsui *et al.*, 2003).

Nous avons, dans le cadre de ce projet, analysé et comparé la structure génétique (marqueurs microsatellites) et la structure comportementale (tests d'agressivité) des populations, colonies et nids de la petite fourmi de feu, *W. auropunctata*, sur son aire de distribution originelle (Guyane) et dans les populations néo-fondées envahissantes (Nouvelle-Calédonie où l'espèce a été introduite accidentellement dans les années 60 et est devenue envahissante). Deux types de zones ont été considérées en Guyane : des zones naturelles non perturbées écologiquement (marigots en forêt primaire) comprenant des populations non-envahissantes, et des zones perturbées écologiquement par l'activité humaine (bord de route, plantation, carrière) comprenant des populations envahissantes.

## Principaux résultats

### Acquis scientifiques

L'ensemble de nos données génétiques (microsatellites) et comportementales (tests d'agressivité) montre qu'il existe, entre les populations envahissantes et non envahissantes de *W. auropunctata*, des changements importants pour au moins deux traits d'histoire de vie majeurs : le système social et le système de reproduction.

#### ***Système social : multicolonialité versus unicolonialité***

##### *Zone d'origine - Guyane*

Les tests d'agressivité ont montré une structure sociale à tendance multicoloniale (ensemble de nids qui s'agressent) au sein des zones naturelles non-perturbées (populations non envahissantes). En revanche, ces mêmes tests ont montré une structure sociale strictement unicoloniale au sein de chaque site de zone écologiquement perturbée où les populations sont envahissantes (c.-à-d. les individus issus de nids différents ne s'agressent pas au sein d'un site). Notons cependant que dans un des sites perturbés analysés, plusieurs « supercolonies » (ensemble de nids unicoloniaux) cohabitent, mais s'agressent. Au niveau intersite, les individus issus de sites perturbés différents s'agressent. De même, les individus issus de sites naturels non perturbés et de sites perturbés s'agressent.

##### *Zone d'introduction distante - Nouvelle Calédonie*

Des tests d'agressivité complémentaires de ceux menés par Le Breton *et al.* (2004) ont confirmé l'existence d'une seule supercolonie sur l'ensemble de la Nouvelle Calédonie.

### ***Système de reproduction : sexualité versus clonalité***

Il est dans un premier temps important de noter que toutes les zones étudiées (non-perturbées, perturbées et introduites) ont montré l'existence de colonies polygynes. La monoandrie des reines est fortement suspectée.

#### *Zone d'origine - Guyane*

Les génotypes microsatellites obtenus ont démontré que les populations des zones écologiquement non perturbées (population non-envahissantes) se reproduisent très majoritairement via un système de reproduction sexué « classique » chez les fourmis : reproduction sexuée pour les reines et les ouvrières, et parthénogénèse arrhénotoque pour les mâles. En revanche le système de reproduction adopté par *W. auropunctata* en zone écologiquement perturbée (populations envahissantes) est totalement différent : chaque caste est le produit d'un mode de reproduction qui lui est propre : parthénogénèse thélytoque pour les reines, reproduction sexuée pour les ouvrières, et clonalité pour les mâles (Fournier *et al.*, 2005). Ce système de reproduction original est schématisé dans la figure 1. Notons que la diversité génétique (nombre d'allèle et hétérozygotie) est significativement plus faible dans les zones perturbées que dans les zones non-perturbées.

#### *Zone d'introduction distante - Nouvelle Calédonie*

Dans le système de reproduction adopté par *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie (populations envahissantes) chaque caste est, comme pour les zones perturbées guyanaise, majoritairement le produit d'un mode de reproduction qui lui est propre : parthénogénèse thélytoque pour les reines, reproduction sexuée pour les ouvrières, et clonalité pour les mâles. De manière beaucoup plus rare, des reines sont produites par reproduction sexuée et des mâles par parthénogénèse arrhénotoque ; ces individus sont à l'origine de nouvelles lignées clonales (Foucaud *et al.*, 2006). L'ensemble des lignées clonales observées en Nouvelle-Calédonie sont compatibles avec un événement fondateur incluant un seul génotype mâle et un seul génotype femelle. Une analyse populationnelle, réalisée à l'aide de statistiques classiques, produit des résultats cohérents avec ceux de notre analyse du système de reproduction. Par ailleurs, la faible richesse allélique observée chez *W. auropunctata* sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie renforce l'hypothèse d'un fort goulot d'étranglement génétique durant l'histoire de son invasion.

## Acquis pour la gestion et recommandations

Nos analyses sont susceptibles de modifier fortement les scénarios généralement admis pour expliquer les caractéristiques écologiques et évolutives des fourmis envahissantes. Plus généralement encore, ils mettent en exergue l'importance dans les bioinvasions des zones perturbées écologiquement par l'activité humaine situées à proximité géographique des zones d'habitats naturels dans l'émergence de populations à fort potentiel envahissant car adaptés aux milieux anthropisés, et leur dispersion accidentelle par l'homme dans des zones d'introduction plus lointaines également anthropisées (cf. Figure 2).

La détermination des génotypes clonaux des populations envahissantes peut s'avérer pertinente dans un contexte de contrôle et de régulation démographique des populations de *W. auropunctata* par des moyens de lutte biologique ou chimique. En effet, les tests de contrôle et de régulation démographique réalisés sur une population clonale ont plus de chance d'être extrapolables à une autre population clonale si cette dernière est génétiquement identique (ou dérivée). Par exemple, des résultats préliminaires montrent que les populations clonales envahissantes néo-calédoniennes et clonales envahissantes tahitiennes sont très proches génétiquement, suggérant d'une part une origine probablement néo-calédonienne des populations tahitiennes, mais également que les tests de contrôle et de régulation démographique réalisés sur des populations néo-calédoniennes ont de fortes chances d'être extrapolables aux populations tahitiennes (et réciproquement).

## Conclusions et perspectives

Nos résultats montrent qu'il existe, entre les populations non-envahissantes et envahissantes de *W. auropunctata*, des changements importants pour au moins deux traits d'histoire de vie majeurs : le système social (colonies plus étendues géographiquement dans les populations envahissantes) et le système de reproduction (reproduction des individus sexués mâles et femelles majoritairement clonale dans les populations envahissantes). Il s'agira dans le futur de consolider et d'affiner ces résultats en analysant des réplicats des trois situations écologiques concernées (c.-à-d. d'autres zones écologiquement non perturbées et perturbées dans l'aire de répartition originelle de l'espèce et d'autres zones d'introduction distantes).

Le système de reproduction inattendu observé chez certaines populations de *W. auropunctata* (Fournier *et al.*, 2005) pose un

certain nombre de questions. Si le système de reproduction clonale des reines a déjà été récemment décrit chez une autre espèce de fourmi, *Cataglyphis cursor* (parthénogénèse automictique ; Pearcy *et al.*, 2004), le mécanisme cytogénétique à l'origine du clonage des mâles reste à élucider. Il est possible que cette reproduction clonale se fasse par l'élimination de la partie maternelle du génome lors de la fécondation de l'ovule par un spermatozoïde haploïde. De nombreuses espèces d'insectes, de poissons et d'amphibiens possèdent un système de reproduction similaire mais basé sur l'élimination du génome paternel (Normark, 2003), alors que chez la petite fourmi de feu, c'est le génome maternel qui est éliminé. Le mécanisme pour expliquer la clonalité mâle de *W. auropunctata* pourrait être défini comme de l'androgénèse, pour peu que la définition de ce terme, restreinte aux organismes diploïdes (McKone et Halpern, 2003), soit étendue aux organismes haploïdes. L'androgénèse a été démontrée chez un nombre restreint d'espèces diplo-diploïdes (le phasme *Bacillus grandii*, des palourdes d'eau douce du genre *Corbicula*, et le cyprès *Cupressus dupreziana* ; McKone et Halpern, 2003).

Les facteurs évolutifs à l'origine de la mise en place du système de reproduction unique de *W. auropunctata* sont encore hypothétiques. Il est possible que le patron reproductif observé reflète un cas extrême de conflit entre sexes. Ainsi dans la bataille évolutive qui oppose les sexes pour la transmission des gènes d'une génération à l'autre, les reines de la petite fourmi de feu pourraient avoir adopté un mode de reproduction clonal afin d'optimiser la transmission de leurs gènes. Ce système reproducteur pose un problème sérieux pour les mâles qui se retrouvent dans un cul-de-sac évolutif, leurs gènes n'étant jamais transmis au fil des générations. En une apparente réponse à ce conflit entre sexes, les mâles transmettent leur génome à leurs fils, également par clonalité. Quant au maintien de la reproduction sexuée pour la production d'ouvrières, elle permet de produire une force ouvrière génétiquement diversifiée à même de mieux résister aux attaques de parasites et aux fluctuations de l'environnement (Cole et Wiernasz, 1999).

Sur la base de l'ensemble des résultats obtenus dans les différents habitats (zones naturelles d'origine en Guyane, zones écologiquement perturbées en Guyane et zones d'introduction distantes telles que la Nouvelle-Calédonie) analysés à l'aide de marqueurs génétiques et de tests d'agressivité, il est tentant de proposer chez *W. auropunctata* un scénario pour expliquer l'apparition d'une structure unicoloniale sur une grande échelle géographique. Ce scénario (détaillé dans la figure 2) met en exergue l'importance des zones perturbées écologiquement par l'activité humaine situées à proximité géographique des zones d'habitats naturels dans l'émergence de populations à fort potentiel

envahissant car adaptés aux milieux anthropisés, et leur dispersion accidentelle par l'homme dans des zones d'introduction plus lointaines également anthropisées. Le rôle du système de reproduction clonal dans le caractère envahissant des populations reste encore hypothétique. Il est possible que ce système de reproduction clonal favorise le maintien d'une forte cohésion sociale entre des nids issus d'un même génotype clonal (cf. très fort apparemment des ouvrières) tout en bénéficiant des avantages démographiques liés à la polygynie. La résultante est une population unicoloniale (c.-à-d. super colonie) possédant un fort potentiel de croissance démographique (les ouvrières ne sont pas occupées à se battre entre elles) qui permet à l'espèce d'atteindre de forte densité et d'exclure les autres espèces de fourmis. Ce système de reproduction clonal pourrait être sélectionné dans les milieux écologiquement perturbés parce qu'il permettrait de maintenir des combinaisons génétiques (nouvelles) adaptées au nouveau milieu colonisé (cf. les zones écologiquement perturbées par l'activité humaine – plantation, bord de route... – sont très différentes des zones naturelles non perturbées – marigots dans forêt primaire –). Quelques rares événements de reproduction sexuée tels que inférés en Nouvelle-Calédonie (Foucaud *et al.*, 2006) permettraient l'émergence de nouvelles lignées clonales potentiellement mieux adaptées.

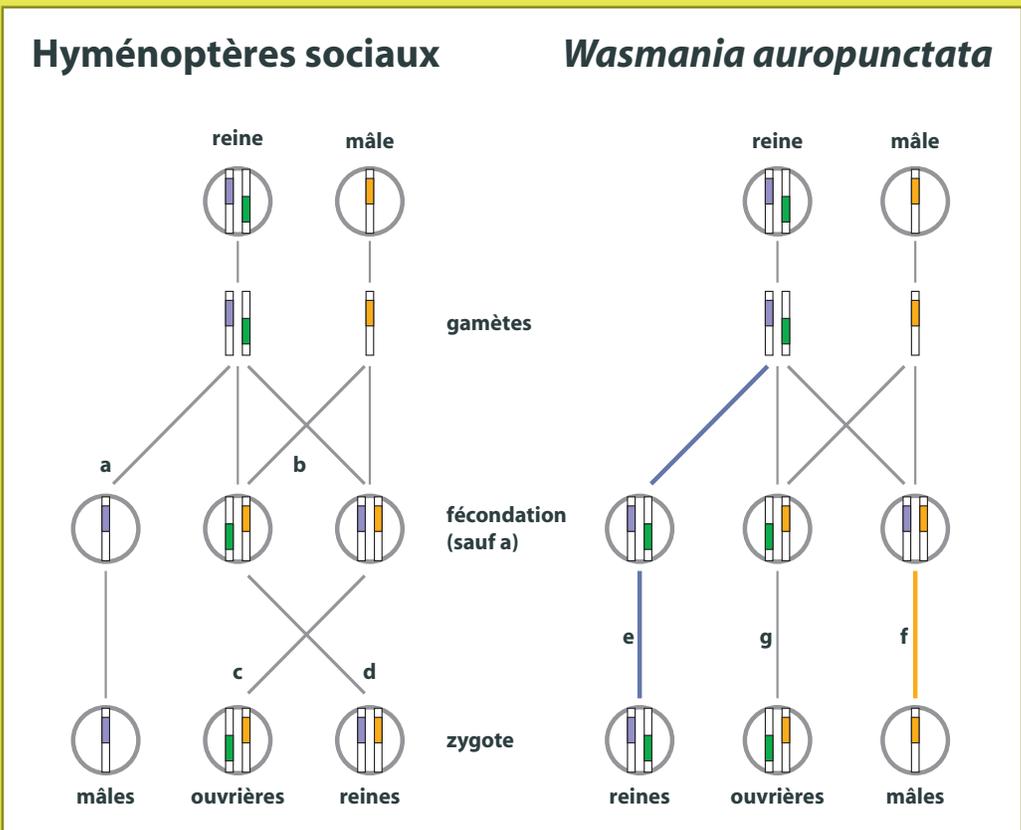
## Principales références bibliographiques

- Cole B.J., Wiernasz D.C., 1999. The selective advantage of low relatedness. *Science*, 285 : 891-893.
- Foucaud J., Jourdan H., Le Breton J., Loiseau A., Konghouleux D., Estoup A., 2006. Rare sexual reproduction events in the clonal reproduction system of introduced populations of the little fire ant. *Evolution*. Sous presse.
- Fournier D., Estoup A., Orivel J., Foucaud J., Jourdan H., Le Breton J., Keller L., 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature*, 435 : 1167-1168.
- Giraud T., Pedersen J. S., Keller L., 2002. Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99 (9) : 6075-6079.
- Holway, D. A., Lach L., Suarez A.V., Tsutsui N. D., Case T. J., 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (1) : 181-233.

- Le Breton, J., Delabie J. H. C., Chazeau J., Dejean A., Jourdan H., 2004. Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior*, 17 (2) : 263-271.
- McKone, M. J., Halpern S. L., 2003. The evolution of androgenesis. *American Naturalist*, 161 (4) : 641-656.
- Normark, B. B., 2003. The evolution of alternative genetic systems in insects. *Annual Review of Entomology*, 48 (1) : 397-423.
- Pearcy M., Aron S. , Doums C, Keller L., 2004. Conditional use of sex and parthenogenesis for worker and queen production in ants. *Science*, 306: 1780-1782.
- Tsutsui N. D., Suarez A. V., Grosberg R. K. 2003. Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 100 (3) : 1078-1083.
- Tsutsui N. D., Suarez A. V., Holway D. A., Case T. J., 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97 (11) : 5948-5953.
- Tsutsui N. D., Suarez A. V., Holway D. A., Case T. J., 2001. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology*, 10 (9) : 2151-2161.

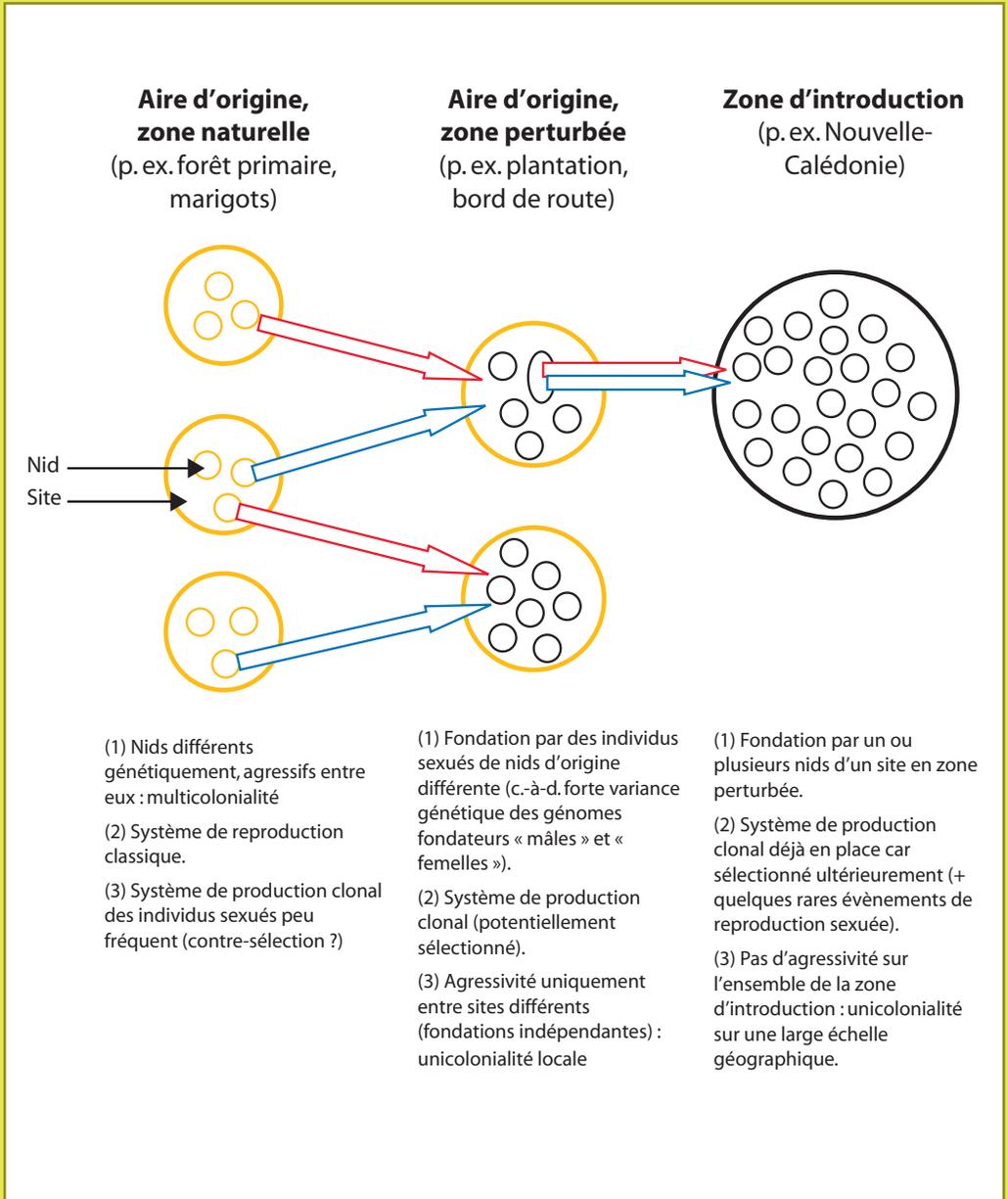
**Figure 1. Système reproducteur « classique » des Hyménoptères sociaux (à gauche) et système clonal mâle et femelle chez la fourmi *Wasmania auropunctata* (à droite).**

Classiquement, les mâles sont issus d'œufs non fécondés (a; parthénogénèse arrhénotoque) et ont, par conséquent, une copie unique d'origine maternelle de chaque gène; les femelles, elles, sont issues d'œufs fertilisés diploïdes (b), et peuvent se développer soit en femelles stériles (c), soit en femelles reproductrices (d). Chez certaines populations de *W. auropunctata* (notamment dans les zones perturbées écologiquement et les zones d'introduction où l'espèce est envahissante) les nouvelles reines (e) sont génétiquement identiques à leur mère (parthénogénèse thélytoque), les mâles (f) sont génétiquement identiques à leur père (vraisemblablement via un mécanisme d'élimination du génome maternel) et seules les ouvrières (g) sont issues d'une reproduction sexuée classique.



**Figure 2 : Hypothèse de l'évolution du système reproducteur et de l'unicolonialité chez *W. auropunctata*.**

(les niveaux d'inter-agressivité sont orangés, les migrations de mâles et de reines respectivement en bleu et en rouge)





# LES CO-STRUCTURES GÉNÉTIQUES D'UN PARASITE (*SCHISTOSOMA MANSONI*) ET DE SES HÔTES (MAMMIFÈRES ET MOLLUSQUES) DANS LA MANGROVE DULÇAQUICOLE DE GUADELOUPE

Échelles spatiale,  
fonctionnelle et coévolutive.

**Coordinateurs :** Thierry de MEEÛS, CNRS, Génétique et Evolution des Maladies Infectieuses (GEMI), UMR CNRS-IRD 2724, Centre IRD de Montpellier, 911 Avenue Agropolis, B.P. 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, tél: 33 (0)4 67 41 63 10, fax: 33 (0)4 67 41 62 99, courriel: demeeus@mpl.ird.fr

André THÉRON, CNRS, Centre de Biologie et d'Ecologie Tropicale et Méditerranéenne, Laboratoire de Parasitologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5555 CNRS-UP, Université de Perpignan, 52 avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan Cedex, tél : 04 68 66 21 80, fax: 04 68 50 36 86, Courriel: theron@univ-perp.fr,

**Autres participants :** Franck Prugnonle, Patrick Durand, Damien Caillaud, Marc Choisy, Denis Roze, Philippe Jarne, Roula Jabbour-Zahad, Sandrine Alonso (CNRS), Jean-Pierre Pointier (EPHE), Jérôme Boissier (Université de Perpignan)

**Mots clés :** Co-structures génétiques, parasitisme, schistosomes, rats, mollusques.

## Rappel du Contexte

Les objectifs de notre projet concernaient l'analyse des relations entre échelle spatiale, structure géographique, échelles fonctionnelles (stades adultes et larvaires, reproduction sexuée et clonalité, ...) et la diversité génétique dans et entre populations d'un système biologique hôte-parasite complexe de l'arrière-mangrove de la Grande Terre en Guadeloupe (figure 1). Ce milieu particulier héberge les sites de transmission du ver parasite *Schistosoma mansoni* agent de la bilharziose intestinale chez l'homme et chez différentes espèces de rongeurs sauvages. En Guadeloupe, le rat noir (*Rattus rattus*) fortement infesté joue le rôle d'hôte réservoir où a lieu la reproduction sexuée du parasite. Une forte reproduction asexuée a lieu chez l'hôte intermédiaire, un escargot d'eau douce (*Biomphalaria glabrata*).

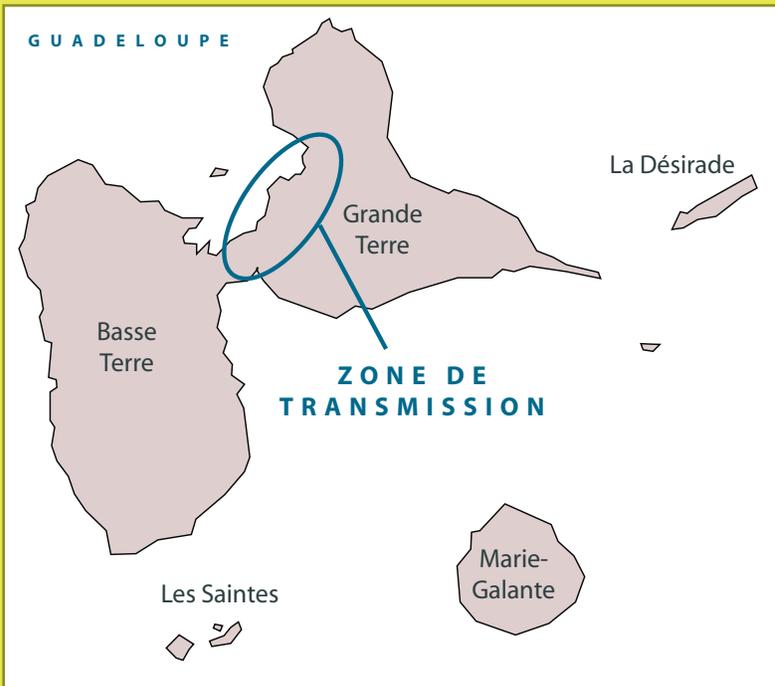
Afin de mieux comprendre le fonctionnement de ces populations en interaction nous avons cherché à répondre aux questions suivantes.

- Les croisements entre mâles et femelles parasites se font-ils au hasard?
- Quelles sont les conséquences génétiques de la clonalité du parasite?
- Comment les structures génétiques des différents acteurs du cycle (schistosome, rat, mollusque) sont elles corrélées?
- Les parasites ou les hôtes sont-ils localement mieux ou moins bien adaptés à leurs hôtes ou parasites locaux (adaptation locale)?

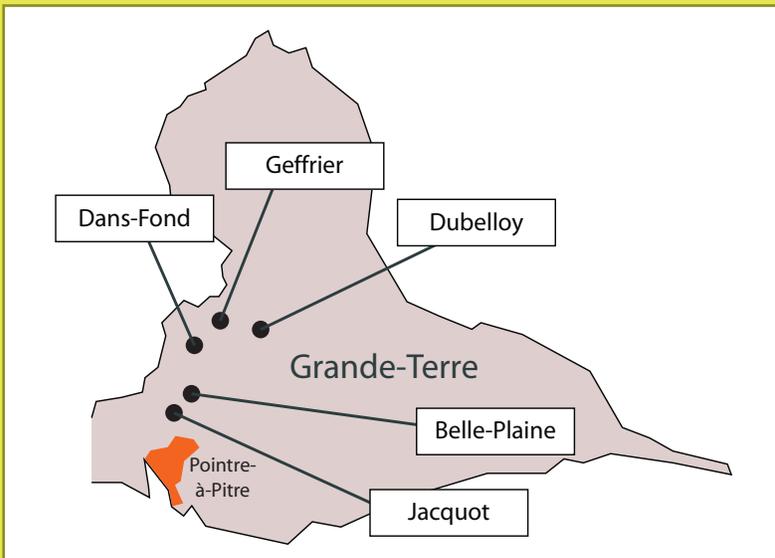
Enfin, cette étude devait apporter des outils utiles pour l'estimation des risques des populations humaines exposées. Les résultats obtenus offrent surtout des bases solides applicables à l'étude des autres foyers de cette maladie où *S. mansoni* représente un risque sanitaire important, particulièrement en zones tropicales d'Afrique et d'Amérique du sud.

Figure 1: Site d'étude (région et localisation des sites en Guadeloupe)

Région d'étude



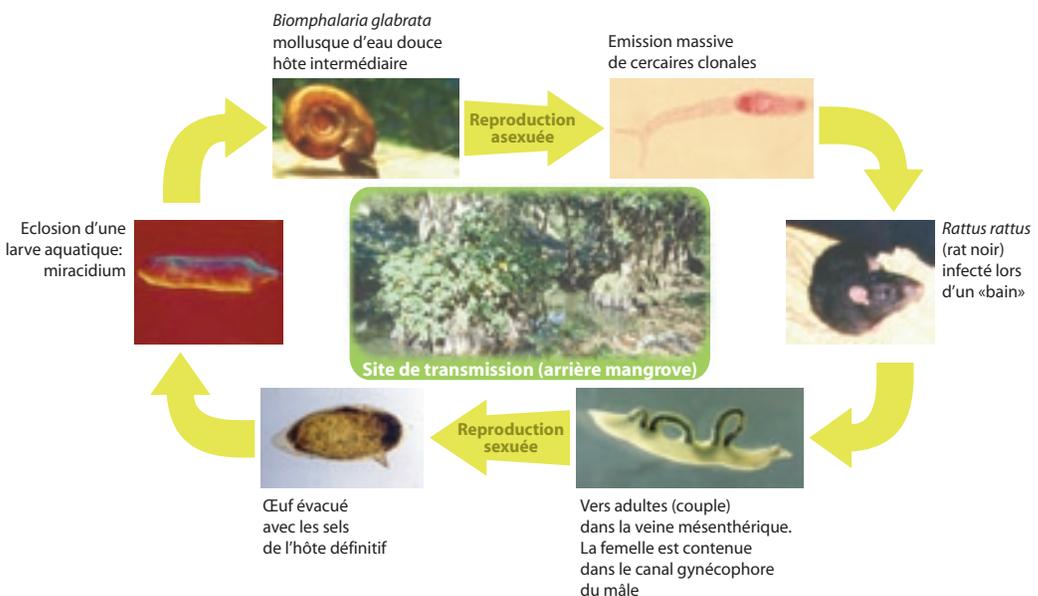
Localisation des sites échantillonnés



## Résultats

Le régime de reproduction peut avoir de fortes répercussions sur la distribution de l'information génétique entre individus d'une même population et peut influencer par là-même la dynamique du maintien de la diversité génétique dans ces populations. Etant donnée la structure sexe-spécifique de la répartition de l'information génétique que nous avons déjà mise en évidence ainsi que l'existence d'excès en hétérozygotes (Prugnolle *et al.*, 2002), il nous a semblé important de vérifier les modalités de formation des couples chez ce ver parasite. Chez les schistosomes adultes, les mâles et les femelles sont intimement appariés (figure 2). Cette particularité nous a permis de récupérer des couples dans différentes infra-populations (parasites contenus dans un hôte) et de tester la manière dont les individus s'apparient en relation avec leur degré d'apparentement, mesuré à l'aide des marqueurs microsatellites. Cette analyse montre clairement qu'il n'existe aucune tendance d'appariement particulier entre les femelles et les mâles de *S. mansoni*. Les couples se forment donc au hasard chez cette espèce (pangamie) (Prugnolle *et al.*, 2004a). Le fait que les femelles et les mâles de *S. mansoni* trouvés dans un même rat sont génétiquement différenciés et que chaque rat est infesté par une quantité et une diversité de schistosomes très importantes (Théron *et al.*, 2004), rend probablement inutile une sélection de l'évitement entre partenaires sexuels apparentés.

Figure 2 : Le cycle du parasite et ses deux hôtes



Une cause alternative au régime de reproduction pour expliquer les excès d'hétérozygotes observés dans les populations naturelles de *S. mansoni* réside dans des causes sélectives. Dans ce cas la survie et la fécondité des individus serait augmentée par leur niveau d'hétérozygotie. La phase clonale (figure 2) qui précède le stade adulte permet de récupérer des individus identiques génétiquement (issus d'un même clone). A l'aide d'une procédure d'analyse statistique mise au point à cette occasion (élaboration et programmation du test et du logiciel ClonalityV1 en 2004 Prugnolle *et al.* 2004b) nous avons montré que pour les schistosomes femelles au moins, il existe une corrélation positive et hautement significative entre succès d'un clone et son hétérozygotie (Prugnolle *et al.*, 2004b).

Sachant qu'il existe une phase de clonalité intense avant l'infection du rat (figure 2), nous avons démontré, à l'aide d'un modèle mathématique, que la clonalité, associée à de fortes variances dans le succès clonal, suffit à générer des excès d'hétérozygotes ainsi qu'une structure génétique sexe-spécifique. Par ailleurs, nous montrons que ceci ne permet pas d'expliquer entièrement nos observations en populations naturelles (Prugnolle *et al.*, 2005a).

Afin de mieux comprendre les interactions coévolutives entre un parasite et ses hôtes il est indispensable de connaître la structure des populations de chacun des acteurs du cycle parasitaire ainsi que les flux de dispersion échangés entre populations pour chacun d'entre eux. C'est ce que nous avons recherché dans le système schistosomes, rats, mollusques dans l'arrière-mangrove guadeloupéenne, à l'aide du même type de marqueurs (microsatellites) pour chacune des trois espèces. L'analyse des résultats révèle qu'à l'échelle de la région des sites de transmission (figure 1), il existe une forte différenciation génétique à l'intérieur de chaque site, tant pour les hôtes que pour les parasites, ce qui suggère de faibles flux de migrants entre sites pour chaque espèce. Pour les mollusques, le principal facteur responsable de cette différenciation est la distance géographique. Par contre, ni le rat ni les schistosomes ne montrent une telle différenciation entre sites. Il existe donc chez ces derniers des événements rares de dispersion à longue distance. Néanmoins, une corrélation très significative relie l'apparement entre rats (estimé à l'aide de leur génotype aux microsatellites) et la distance génétique entre les infra-populations de schistosomes qu'ils abritent, et ce quel que soit leur site de capture. Ceci signifie que si deux rats sont proches génétiquement (et donc vraisemblablement apparentés), les schistosomes qu'ils portent seront également proches génétiquement. L'individu hôte définitif (ici le rat) est donc bien le propagateur principal de la bilharziose, bien plus en tous les cas que le mollusque. Les niveaux de divergences génétiques entre sites sont très supérieurs chez les schistosomes par

rapport à ceux rencontrés chez les rats. Ceci témoignerait d'une dispersion des schistosomes plus faible que celle des hôtes vertébrés (Prugnonne *et al.*, 2005b).

En confrontant des mollusques issus de différents sites à des parasites du même site qu'eux ou d'un autre site nous montrons que les parasites n'infestent pas mieux les mollusques prélevés dans la même population qu'eux et que les mollusques ne résistent pas mieux aux schistosomes échantillonnés dans le même site qu'eux. Ceci signifie qu'il n'y a aucune adaptation locale ni des hôtes ni des parasites. Par contre, les schistosomes de certains sites sont significativement plus infectants que ceux d'autres sites et les mollusques de certains sites sont plus réfractaires aux parasites que les autres. Le schéma de dispersion des mollusques ne présente rien en commun avec ce que présentent les schistosomes, laissant peu de place à des phénomènes coévolutifs cohérents entre l'hôte et son parasite. Le succès d'installation local de schistosomes n'est donc pas prévisible (Prugnonne *et al.*, 2006).

Nous avons aussi recherché si, chez les schistosomes, la variabilité des parasites ne pouvait pas être en partie expliquée par le sexe du rat chez lequel on les rencontre. En effet les schistosomes présents dans les rats mâles sont génétiquement plus diversifiés que ceux trouvés dans les rats femelles. Une des interprétations les plus plausibles concerne le biais de dispersion sexe-spécifique des rats. Les rats mâles, semblent en effet présenter une dispersion plus large à l'échelle régionale et peuvent recruter des schistosomes plus diversifiés que les rats femelles (structure génétique sexe-spécifique des rats). L'immunologie différentielle des sexes constitue une autre piste d'interprétation. Quelles qu'en soient les causes, ce phénomène montre clairement le rôle différentiel joué par les femelles et les mâles vertébrés dans la dynamique et la génétique des populations des schistosomes et donc dans l'épidémiologie de cet agent infectieux ainsi que dans les potentialités coévolutives de ce système complexe (Caillaud *et al.*, 2006).

## Conclusions et perspectives

Malgré un cycle de vie contraignant favorisant l'érosion de la diversité génétique, les populations de ce parasite conservent un degré de diversité génétique important grâce au couplage entre croisements au hasard des adultes, à une différenciation génétique entre mâles et femelles parasites d'un même hôte, au succès des clones les plus hétérozygotes, à la sélection diversifiante par chacun des deux hôtes (mollusque et rat), à une structuration géographique très prononcée couplée à des dynamiques du parasite différente entre femelles et mâles de l'hôte vertébré. Ces éléments permettent d'envisager une meilleure conservation des ressources génétiques chez ce parasite qui pourrait lui donner un avantage dans la course aux armements entre lui et ses hôtes (y compris dans le cadre de campagnes de traitements et de vaccination). C'est l'hôte vertébré le principal réservoir et c'est aussi lui qui dissémine la maladie. C'est donc sur lui que devraient idéalement se concentrer les efforts de lutte intégrée. Il n'existe apparemment aucune adaptation locale ni des hôtes ni des parasites vis-à-vis des partenaires locaux. La structuration très forte des parasites suggère cependant des capacités dispersives limitées de ce parasite, rendant la recolonisation de sites assainis peu probable. Nous restons dans l'inconnu en ce qui concerne les cas de possibles infections humaines en arrière-mangrove. Au vu de l'importance de l'infection des rats dans cette zone, ce risque est réel, même si nos travaux tendent pour l'instant à montrer que, s'il a lieu, le processus de réinstallation des foyers humains sera lent, s'il jamais il a lieu.

Des études portant sur la variation géographique de la réponse immunitaire des rats en fonction du site d'origine des schistosomes, la variation temporelle de la structure génétique des schistosomes, la structuration des stades larvaires du parasite, la fécondité et l'apparentement des femelles parasites d'un même rat, l'âge et le sexe des rats et l'infestation expérimentale de souris par des souches différentes de schistosomes de sexes différents permettraient de répondre aux nombreuses questions qui restent en suspens sur le mode de fonctionnement des populations de ce parasite en Guadeloupe ainsi que dans le reste du monde tropical où il représente un risque sanitaire important.

## Principales références bibliographiques

Caillaud D., de Meeûs T., Durand P., Théron A., Prugnolle F., 2006. Host sex and parasite genetic diversity. In Press in *Microbes and Infection*.

Prugnolle F., De Meeûs T., Durand P., Sire C., Théron A., 2002. Sex Specific genetic structure in *Schistosoma mansoni*: evolutionary and epidemiological implications. *Molecular Ecology*, 11 : 1231-1238.

Prugnolle F., Théron A., Durand P., De Meeûs T., 2004a. Test of pan-gamy by genetic analysis of *Schistosoma mansoni* pairs within its natural murine host in Guadeloupe. *Journal of Parasitology*, 90 : 507-509.

Prugnolle F., Choisy M., Théron A., Durand P., De Meeûs T. 2004b. Sex-specific correlation between heterozygosity and clone size in the trematode *Schistosoma mansoni*. *Molecular Ecology*, 13 : 2859-2864.

Prugnolle F., Roze D., Théron A., De Meeûs T., 2005a. f-statistics under alternation of sexual and asexual reproduction: a model and data from schistosomes. *Molecular Ecology*, 14 : 1355-1365.

Prugnolle F., Théron A., Pointier J. P., Jabbour-Zahad R., Jarne P., Durand P., De Meeûs T., 2005b. Dispersal in a parasitic worm and its two hosts and its consequence for local adaptation. *Evolution*, 59 : 296-303.

Prugnolle F., De Meeûs T., Pointier J.P., Durand P., Rognon A., Théron A., 2006. Geographical variations in infectivity and susceptibility in the host-parasite system *Schistosoma mansoni* / *Biomphalaria glabrata* : no evidence for local adaptation. In press in *Parasitology*.

Théron A., Sire C., Rognon A., Prugnolle F., Durand P., 2004. Molecular ecology of *Schistosoma mansoni* transmission inferred from the genetic composition of larval and adult infrapopulations within intermediate and definitive hosts. *Parasitology*, 129 : 571-585.

# DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE ET CONSERVATION DES AMPHIBIENS DE GUYANE FRANÇAISE

**Coordinateurs :** André GILLES, équipe Ecogénomique évolutive, E.A. EGEE 3781, Université de Provence, case 36, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 03,  
tél : 04 91 10 64 67, fax : 04 91 10 63 53,  
mèl : a.gilles@up.univ-mrs.fr  
Marie-Dominique SALDUCCI, E.A. EGEE 3781 - Université de Provence, case 36, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 03,  
tél : 04 91 10 63 52, fax : 04 91 10 63 53,  
mèl : salducci@up.univ-mrs.fr

**Autres participants au projet :** Antoine Fouquet (Université de Provence, Université de Canterbury, Nouvelle-Zélande), Christian Marty, Michel Blanc

**Collaborations :** Miguel Vences (Université technique de Braunschweig, Allemagne), Axel Meyer (Université de Konstanz, Allemagne), Neil Gemmell (Université de Canterbury, Nouvelle-Zélande)

**Mots clés :** biodiversité des amphibiens, marqueurs moléculaires, phylogénie, code barre, conservation.

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

L'objectif de notre projet consistait en :

- 1) une évaluation « systématique » de la diversité génétique des unités morphologiques correspondant à une même espèce,
- 2) une estimation de la répartition géographique des différentes espèces.

Les résultats d'une telle étude génétique couplée à l'analyse de la répartition géographique des espèces et à la description des habitats présentaient un intérêt scientifique incontournable dans la gestion et la conservation de la biodiversité tropicale.

## Principaux résultats : acquis scientifiques, transferts pour la gestion, recommandations.

### La biodiversité des amphibiens de Guyane

La systématique actuelle des amphibiens, basée sur des critères morphologiques et éthologiques certes incontournables se révèle insuffisante aux vues des résultats issus d'analyses croisées entre données morphologiques et moléculaires.

Au sein des *Neobatrachia*, on considère que la famille des *Hylidae* est constituée de 837 espèces réparties en 5 sous-familles (*Hylinae*, *Hemiphractinae*, *Pelodyadinae*, *Phyllomedusinae*, *Pseudidae*). La sous-famille des *Hylinae* est celle qui contient le plus d'espèces (513 réparties en 26 genres) dont les relations sont sans aucun doute les moins bien établies. Ainsi, sa paraphylie a été montrée par Salducci *et al.* (2002). Les genres *Hyla* avec 335 espèces et *Scinax* avec 84 espèces sont les deux plus importants au sein des *Hylinae*. Pour les espèces de Guyane, Salducci *et al.* (2005) ont également montré :

- 1) la paraphylie du genre *Hyla*
- 2) que la monophylie du genre *Scinax*, représenté par 7 espèces en Guyane, semble robuste.

L'estimation de la diversité de ce groupe est très complexe et nécessite l'utilisation de plusieurs marqueurs.

Nous avons évalué la diversité de l'ordre des *Hyloidea* sur 4 marqueurs (deux mitochondriaux et deux nucléaires, figure 1). Nous confirmons le découplage entre morphologie, ADN mitochondrial et nucléaire, et les limites des conclusions trouvées dans les articles (pourtant récents) qui ne prennent absolument pas en compte la diversité des espèces ou plutôt devrait-on dire des complexes d'espèces qui sont la règle en Guyane française (Fouquet *et al.*, soumis). Ces résultats nous ont conduit à pousser notre analyse jusqu'à l'utilisation du code barre (barcoding). Les efforts récents dans le domaine du code barre de l'ADN ont eu comme conséquence des tentatives de définition de seuils intra et interspécifiques caractérisant les distances génétiques entre espèces.

Nous avons pu comparer, grâce aux données des banques de gènes, des espèces portant le même nom mais provenant de localités différentes afin de vérifier si ces espèces à larges répartition sont réellement aussi nombreuses. Nous avons également comparé nos données à un sous-échantillon d'espèces pour le gène nucléaire de la tyrosinase. Dans la

plupart des cas, les populations très distantes appartenant à une même espèce (identifiée sur la base de la morphologie), correspondaient à des lignées génétiquement différentes. Cependant ce résultat n'est pas universel et les espèces à large répartition existent bel et bien. De plus, dans de nombreux cas, même en Guyane, des distances génétiques très importantes peuvent être constatées entre des populations d'une même espèce pourtant proches géographiquement ce qui suggère la présence d'un nombre très important d'espèces cryptiques. Les distributions des distances inter et intra-spécifiques se recouvrent de façon importante et suggèrent des biais taxonomiques. Miguel Vences propose une divergence de 6% (divergence obtenue sur les ARN ribosomiques mitochondriaux, notamment le 16S) pour établir le niveau spécifique au sein des amphibiens. En collaboration avec lui nous avons réévalué ce niveau et proposons le seuil de 3% (pour ce même gène) pour cibler les lignées pouvant correspondre à des espèces candidates. En effet cette limite à 3 % identifie 94 espèces au lieu des 48 classiquement décrites (c'est-à-dire le double) et si nous utilisons la limite préalablement définie à 6% nous identifions 70 espèces c'est-à-dire 30% de plus. Actuellement les premiers résultats sur le terrain nous donnent raison mais des études plus approfondies sont nécessaires.

### **Phylogéographie : de la structure au processus biologique**

Les résultats de cette systématique nous ont permis de mieux cerner le rang spécifique des différentes unités taxinomiques. Nous avons tenu à tester notre méthode sur une vingtaine d'espèces de Guyane représentant 600 spécimens provenant des 11 sites proposés initialement auxquels se sont ajoutés 19 nouveaux sites. Pour cela nous avons choisi de commencer par le genre monophylétique *Scinax*. La relation hiérarchique qu'entretient le genre *Scinax* est confuse mais il semble possible d'affirmer qu'il diverge indépendamment des autres *Hylidae* à partir de l'histoire précoce du groupe.

Le genre *Scinax* occupe une aire de répartition allant du sud du Mexique à l'est de l'Argentine. Les espèces le constituant ont été réparties en 5 groupes (*S. ruber*, *S. rostratus*, *S. catharinae*, *S. staufferi*, *S. perpusillus*). Bien qu'il n'y ait que peu de groupes distincts, la monophylie de trois d'entre-eux est douteuse et leurs relations sont inconnues. Après une étude cladistique sur la base de divers et nombreux caractères morphologiques ainsi que les modes de reproduction, Faivovich (2002) abouti à la conclusion d'une polyphylie de plusieurs groupes et propose de considérer le groupe *ruber* comme englobant le groupe *ruber* initial, le groupe *rostratus* et certaines espèces du groupe *staufferi*.

La phylogéographie comparée de différentes espèces nous a montré que notre espèce de référence *Scinax ruber* (la mieux connue) se révèle être un groupe présentant une divergence génétique énorme. Une sous-estimation spécifique de 1 pour 4 a été révélée (Fouquet *et al.*, 2006, figure 2a et b). Nos résultats montrent la présence d'un complexe polyspécifique concernant le groupe *Ruber* constitué de plusieurs clades (*ruber*, *boesmani* et *x signatus*).

Nos résultats montrent, en outre, la paraphylie du genre *Colostethus*. Il existe 4 haplogroupes chez *Colostethus degranvillei*, groupe frère de *Colostethus baebatrachus*, tous deux formant des complexes polyspécifiques qui apparaissent monophylétiques. Le groupe *Beebei* semble lui paraphylétique.

On retrouve le même patron chez *Bufo margaritifer* avec 4 haplogroupes. Ce complexe semble monophylétique et groupe frère de *Bufo marinus*. Les haplotypes I et II sont nettement différents et correspondraient à des sous-espèces. En ce qui concerne le genre *Leptodactylus* du groupe *Wagneri*, nos résultats préliminaires montrent qu'il y a une grande diversité moléculaire indiquant clairement que le critère morphologique n'est pas suffisant. *Osteocephalus* est un genre bien représenté en Guyane puisque cinq espèces sont répertoriées sur ce territoire (*O. taurinus*, *O. leprieurii*, *O. oophagus*, *O. buckleyi* et *O. cabrerai*) (Lescure et Marty, 2000). Le niveau spécifique proposé par Lescure et Marty en Guyane est confirmé par les analyses phylogénétiques effectuées dans cette étude. En effet les cinq espèces constituent des lignées monophylétiques en Guyane. *Osteocephalus buckleyi* et *Osteocephalus cabrerai* sont deux espèces qui se distinguent génétiquement. Ce résultat contredit ceux obtenus par Duellman et Trueb, 1971 qui déclarent *O. buckleyi* synonyme d'*O. cabrerai*. Cependant, en 1995 Duellman et Mendelson distinguent de nouveau ces deux espèces. En revanche l'espèce *O. taurinus* d'Amérique du Sud est en fait un complexe polyspécifique regroupant au moins 3 lignées. En effet *O. taurinus* de Guyane est plus proche de *O. oophagus* ou de *O. leprieurii* de Guyane que de *O. taurinus* du Venezuela. L'étude des réseaux d'haplotypes d'*Hypsiboas boans* (ex *Hyla boans*) montre une grande variabilité mais une absence de structuration avec la géographie. Cette espèce se retrouvant essentiellement en milieux ouverts (Lescure et Marty, 2000), ce résultat peut être expliqué par la capacité de l'espèce à coloniser différents milieux.

Pour ces différentes espèces ou complexes spécifiques 7 variables (altitude, végétation, pluviométrie, sédiment, pédologie, géologie et bassins versants) ont été analysées. Bien que nous ne soyons pas à une échelle géographique très fine l'analyse factorielle des correspondances multiples (AFCM) montre à la fois des résultats attendus mais aussi des résultats très intéressants.

En effet, l'AFCM indique que la pluviométrie est liée d'une part à la topographie et d'autre part à la géographie. En effet les hautes altitudes sont caractérisées par de faibles précipitations. La pluviométrie diminue selon un gradient littoral-intérieur des terres. Les précipitations structurent la distribution de certains complexes d'espèces. Par exemple, nous montrons que *Bufo typhonius* 4 est présent à des pluviométries relativement fortes entre 2500 et 3250 mm par an. Pour expliquer ce nouveau résultat, Antoine Fouquet a pu vérifier sur le terrain que cette espèce a besoin d'eau de pluie pour que ses têtards se développent, par exemple dans l'axe des stipes de palmiers qui forment des cuvettes d'eau. Cette étude de paramètres environnementaux de la Guyane ne nous permet pas d'identifier des environnements caractéristiques de chacune des espèces, mais de plus amples études écologiques devront être menées afin de compléter ces résultats.

Etant donnés les patrons géographiques hétérogènes de la diversité génétique pour un échantillon représentatif d'espèces de grenouille de Guyane française et l'endémisme de plusieurs nouvelles lignées de *Scinax*, *Bufo*, et bien d'autres, des efforts doivent être lancés pour préserver les secteurs les plus menacés dans le nord de cette région. La conservation de nombreux habitats dans différentes régions de Guyane serait plus efficace que la conservation de quelques grands secteurs seulement en ce qui concerne la protection de la biodiversité des amphibiens en raison des niveaux d'endémisme observés et de la forte structuration géographique (Duellman, 1999 ; Zimmerman et Bierregaard, 1986, cette étude). Une proposition pour un parc national a été lancée pour la région méridionale de la Guyane, qui est isolée et moins menacée que le nord par l'exploitation de l'or. La région méridionale est supposée avoir été fortement troublée dans un passé récent par des périodes climatiques sèches, cette région pouvant alors exhiber une biodiversité inférieure à celle de la partie nord (Charles-Dominique et al., 1998 ; de Granville, 1982 ; Dutech et al., 2003), ou au moins une composition biotique différente (c'est ce que montre notre étude). Le secteur protégé prévu est certainement une première étape nécessaire vers la conservation de la biodiversité en Guyane, pourtant les efforts doivent être faits sur une zone beaucoup plus large. En ce qui concerne les amphibiens il ne s'agit pas de conserver le nord au détriment du sud (et vice-versa) mais de se diriger vers une conservation de zones de grande diversité.

## Conclusions et perspectives

Après l'établissement du parc naturel, la prochaine étape sera, de s'intéresser aux facteurs ayant permis l'établissement et le maintien de cette diversité en caractérisant les niches écologiques des différents complexes d'espèces d'amphibiens. Pour cela, des marqueurs isotopiques stables comme le C13/C12 et le N14/N15 devront être utilisés pour caractériser l'alimentation des amphibiens. D'autre part, le taux de mercure, lié notamment à son utilisation par les orpailleurs, devra être estimé afin de quantifier son impact.

## Principales références bibliographiques

Charles-Dominique P., Blanc P., Larpin D., Ledru M.P., Riera B., Sarthou C., Servant M., Tardy C., 1998. Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 19, 295–302.

De Granville J.-J., 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In Prance G. T. (Ed.), *Biological diversification in the tropics*. New-York, Columbia Univ. Press, 159–181.

Duellman W. et Trueb L., 1971. A synopsis of the neotropical Hylid frogs, genus *Osteocephalus*. *Occas. Pap., Museum Natural History University of Kansas*, 1 : 1–47.

Duellman W. et Mendelson J., 1995. Amphibians and Reptiles from Northern Departamento Loreto, Peru : taxonomy and biogeography. *University of Kansas Sci. Bull.*, 5 : 255–328.

Duellman W.E., 1999. *Patterns of Distribution of Amphibians : A Global Perspective*. Baltimore, USA, Johns Hopkins University Press, 633p.

Dutech C., Maggia L., Tardy C., Joly H.I., Jarne P., 2003. Tracking a genetic signal of extinction-recolonization events in a neotropical tree species: *Vouacapoua americana* Aublet in French Guiana. *Evolution*, 57 : 2753–2764.

Faivovitch J., 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura : Hylidae). *Cladistics*, 18 : 367–393.

Fouquet A., Vences M., Salducci M.-D., Meyer A., Marty C., Blanc M. et Gilles A., 2006. Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. *Molecular Phylogenetics and evolution*, accepté sous réserve de modifications.

Fouquet A., Vences M., Gilles A., Marty C., Blanc M., Salducci M.-D., et Gemmell N. Underestimation of species diversity in neotropical frogs suggested by 16S rDNA sequences, soumis.

Lescure J., Marty C., 2000. *Patrimoines Naturels, 45 : atlas des Amphibiens de Guyane*. Paris, Muséum national d'Histoire naturelle, 388p.

Salducci M.-D., Marty C., Chappaz R., Gilles A., 2002. Molecular phylogeny of French Guiana Hyalinae: implications for the systematic and biodiversity of the neotropical frogs. *C. R. Biologies*, 325 : 141–153.

Salducci M.-D., Marty C., Fouquet A., Gilles A., 2005. Phylogenetic relationships and biodiversity in Hylids (Anura: Hylidae) from French Guiana. *C. R. Biologies*, 328 : 1009–1024.

Zimmerman B.L., Bierregaard R.O., 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography*, 13 : 133–143.

Figure 1

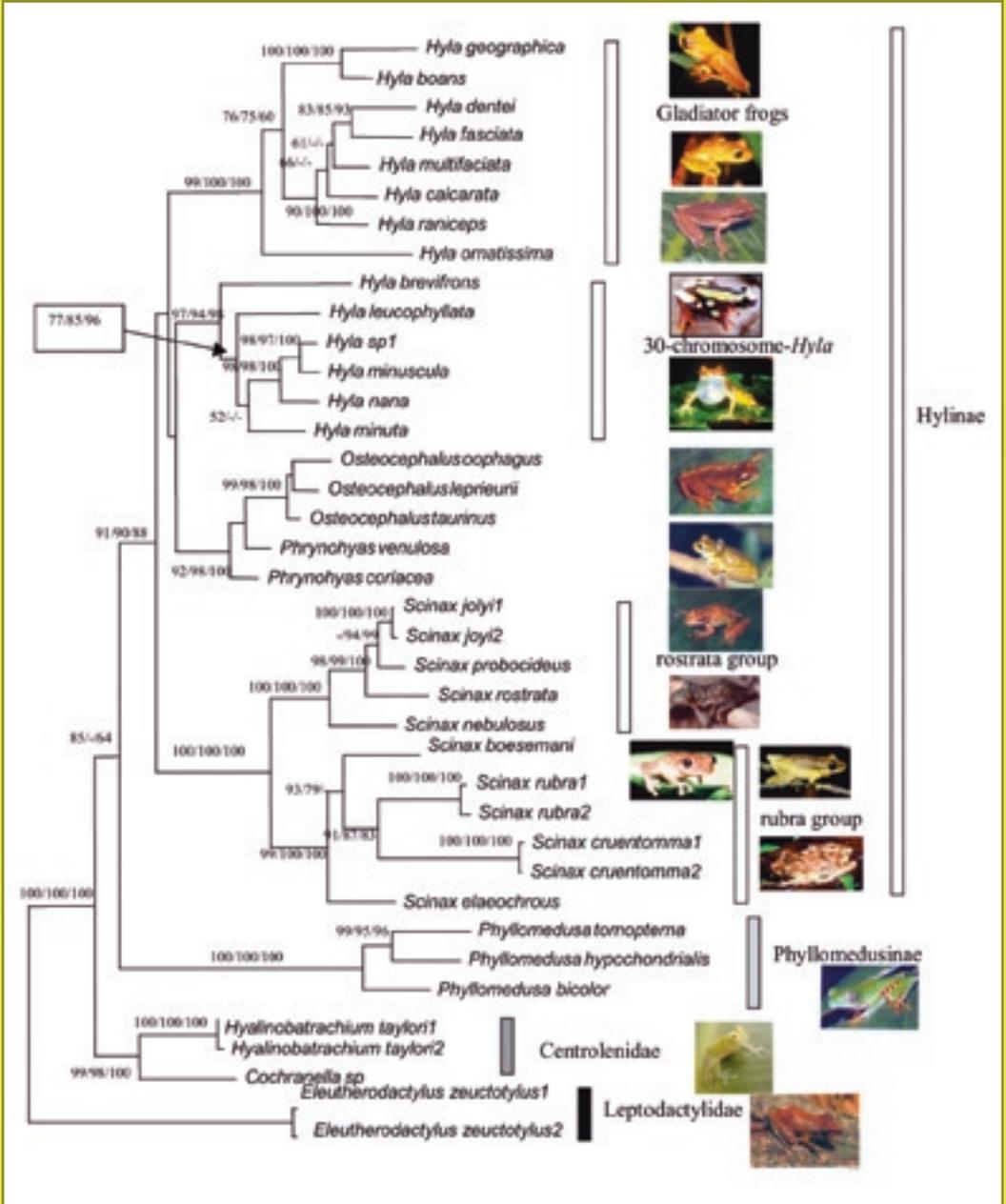


Figure 2

Figure 2a

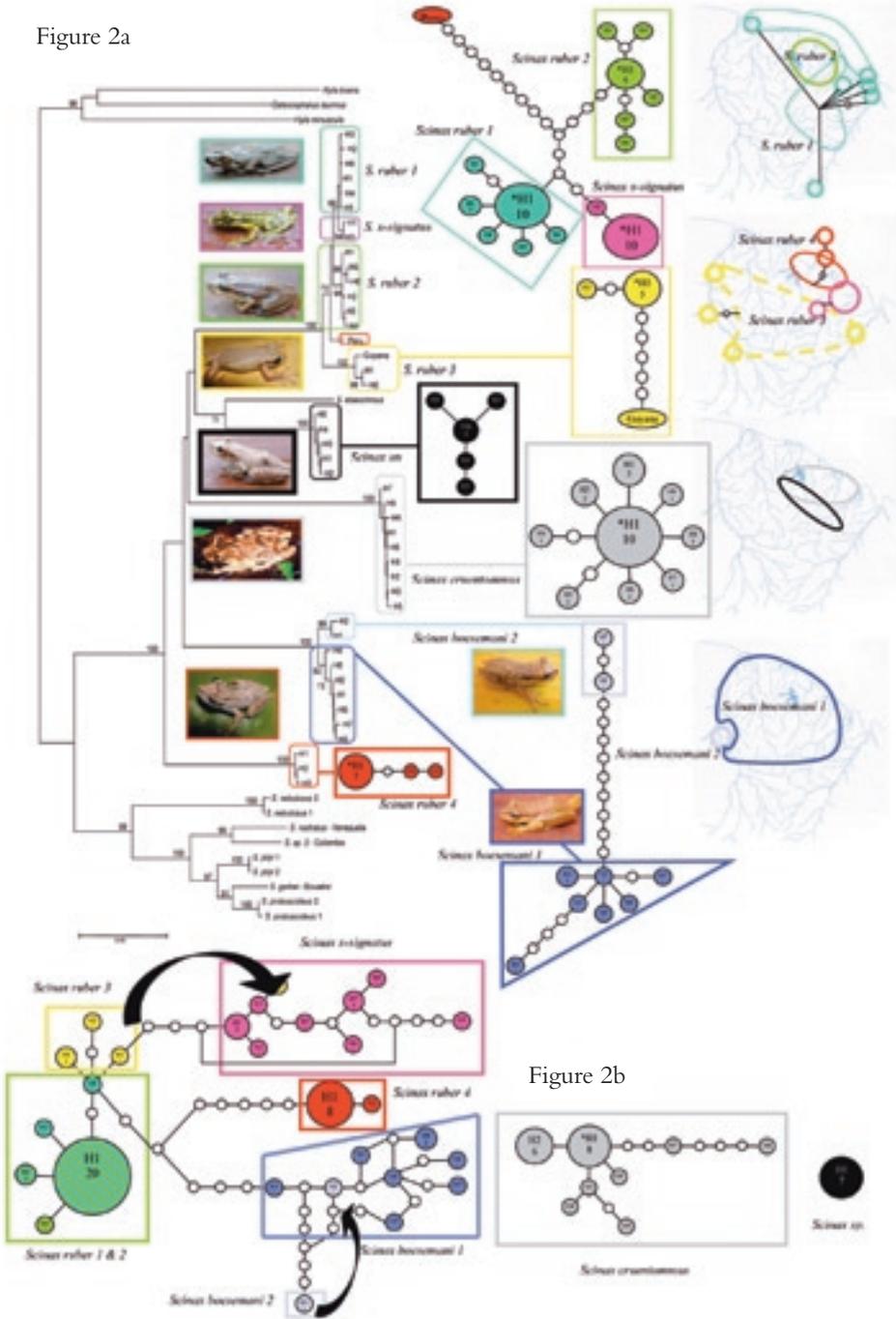
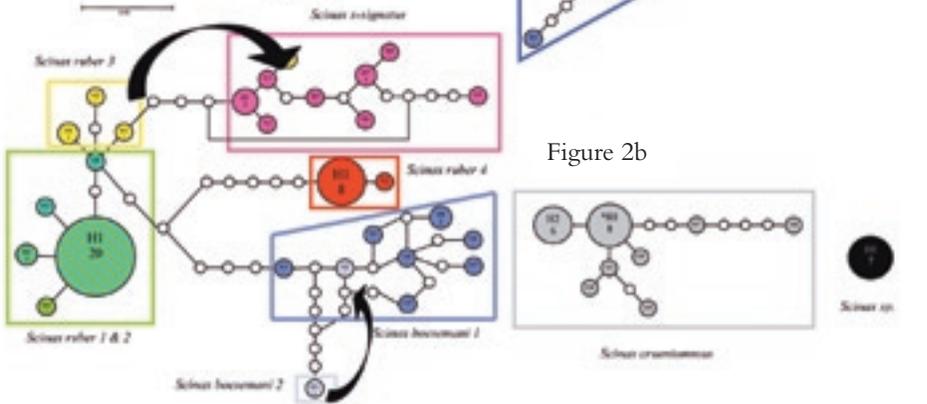


Figure 2b





# PLAGES DE PONTE ET PONTES DE TORTUES MARINES EN GUYANE FRANÇAISE

Du maintien de la biodiversité  
aux enjeux du territoire

**Coordinateurs :** Marc GIRONDOT (Université Paris-Sud), Laboratoire d'Ecologie, Systématique et Evolution, UMR 8079, Département d'« Ecologie des Populations et des Communautés », Equipe « Conservation des Populations et des Communautés », Bât 362, 91405 ORSAY cedex  
Gérard COLLOMB (CNRS), Laboratoire d'anthropologie des institutions et des organisations sociales, IIAC, UMR 8177, Maison des Sciences de l'Homme, 54, boulevard Raspail, 75270 Paris Cedex 06

**Autres participants au projet de recherche :**  
Jean-Paul Briane, (ingénieur de recherche CNRS), Stéphane Caut (doctorant écologie, biodiversité, évolution), Céline de Champaux (master ENITA Bordeaux), Gérard Collomb (chargé de recherche CNRS), Gwenaëlle Delcros (master Antilles-Guyane), Matthew Godfrey (chercheur Caroline du Sud, USA), Elodie Guirlet (doctorante écologie, biodiversité, évolution), Geoffroy Haillard (master environnement), Vincent Hulin (doctorant écologie, biodiversité, évolution), Edda Johannesen (chercheur norvégien), Vivien Le Curieux (master environnement), Julie Marmet (doctorante écologie, biodiversité, évolution), Alexandra Maros (master Ecole Pratique des Hautes Etudes), Laurent Ponge (master Ecole Pratique des Hautes Etudes), Anne-Caroline Prévot-Julliard (maître de conférences IUFM de Versailles), Philippe Rivalan (chercheur contractuel Université Paris-Sud), Cécilia Torrès (master USA).

**Mots-clés :** Guyane française, tortues marines, braconnage, identité culturelle, Amérindiens.

## Rappel du contexte

Créée en Guyane en 1998, la réserve naturelle de l'Amana (RNA) connaît des difficultés persistantes dans les rapports qu'elle entretient avec la population kali'na établie sur son territoire, aux yeux de laquelle elle n'a pas réussi à acquérir une légitimité. Cette situation pèse aujourd'hui sur son fonctionnement et sur le travail de ses agents, et représente un obstacle à la bonne conduite des programmes de recherche, notamment dans le domaine de la biologie de la conservation.

Les responsables de l'institution identifient comme une des causes principales de ces difficultés les conflits d'usage avec la population autour de l'interdiction de prélever et de consommer les œufs des tortues venant pondre sur les plages. Depuis sa création, l'activité de la réserve s'est en effet appliquée principalement à la conservation des tortues marines, dont un certain nombre de biologistes estiment qu'elles sont aujourd'hui menacées par des facteurs naturels ou anthropiques : au nombre de ces facteurs, le prélèvement des œufs par les populations kali'na habitant près des zones de ponte - prélèvement modeste destiné à une consommation familiale, mais aussi ramassage massif pour la vente au Surinam voisin.

## Principaux résultats

1. En arrière-plan de l'interdiction des prélèvements, les conservationnistes avancent les thèmes de la menace pesant sur les tortues et celui de l'urgence, qui appelleraient les mesures de conservation radicales mises en œuvre. L'étude rappelle d'abord qu'il existe sur ces questions des espaces d'incertitude, parfois importants, au sein de la communauté scientifique, qui justifieraient que les acteurs de la conservation acceptent en la matière une certaine souplesse, accompagnant l'évolution des connaissances et faisant droit aux représentations de la « nature » dont la culture kali'na est porteuse.

2. La création de la réserve est postérieure à l'interdiction de prélever les œufs, mais les villageois lui en attribuent volontiers la responsabilité, la surveillance et la répression suscitant en retour la revendication d'un droit au libre ramassage des œufs, appuyée sur la référence à des pratiques « ancestrales ».

Si le « braconnage » des œufs fait désormais l'objet d'une répression qui s'est durcie depuis quelques années, l'étude montre que ces pratiques doivent être comprises dans une histoire qui fait de la

consommation des œufs – mais aussi de leur vente au Surinam – une véritable « tradition » culturelle et une pratique économique ordinaire pour les Kali'na, qui ont vraisemblablement « toujours » consommé des œufs de tortue, alors que la prédation massive des tortues marines et des oeufs à des fins économiques a été une constante de l'histoire coloniale sur le littoral de la Guyane.

3. Dans ce contexte, si les prélèvements massifs doivent incontestablement, aujourd'hui, faire l'objet d'une interdiction parce qu'ils pourraient peser trop fortement sur la dynamique des populations de tortues, on propose de reconnaître aux populations des villages un « droit à prélever » pour leur consommation domestique. On apporterait ainsi une réponse à un débat qui nourrit incompréhension et amertume parmi les villageois kali'na.

L'étude des processus biologiques impliqués dans la nidification des tortues marines, une meilleure connaissance de la dynamique des populations, et l'établissement de modèles prédictifs de la réussite d'incubation permettent d'avancer qu'il est possible d'autoriser un prélèvement limité des œufs, sans mettre en danger le devenir des populations. Il apparaît ainsi qu'un prélèvement modéré (<5% du total du nombre de pontes) n'aurait qu'un impact faible voir nul sur la dynamique des populations des tortues marines. Sur la base des recensements des différentes espèces nidifiant en Guyane française, un prélèvement de 350 nids de tortues vertes et 250 nids de tortues luths peut donc être considéré comme possible, sans conséquences sur les populations. Le statut des tortues olivâtres et des tortues imbriquées, par contre, ne permet pas d'envisager un prélèvement d'œufs sur ces espèces. L'étude définit des catégories de nids à prélever en priorité car ayant potentiellement un faible taux de réussite.

4. Mais au delà du conflit autour du prélèvement des œufs, la RNA est perçue par la plupart des villageois comme une institution totalement étrangère à leur univers. Leur attitude de défiance envers la réserve ne doit donc pas être comprise seulement comme une réaction à l'institution et aux règlements qu'elle entend imposer ; elle participe plus largement des stratégies mises en œuvre par les différents acteurs pour imposer une lecture de l'espace de la basse Mana et un mode d'usage des ressources de la biodiversité : des acteurs locaux, qui veulent défendre ce qu'ils voient comme des pratiques légitimes dans un espace symboliquement approprié, et des acteurs extérieurs, qui entendent intervenir sur ce qu'ils considèrent comme un espace naturel disponible pour la conservation.

Indissociable de la situation sociopolitique et de l'histoire de la Guyane et de ses populations, la question que soulèvent des rapports entre la réserve et la population amérindienne de la basse Mana est donc en partie masquée par ce débat sur la conservation des tortues et sur le prélèvement des œufs, qui représente un point de fixation très visible, et parfois spectaculaire, d'une opposition plus globale à un dispositif de protection mal compris et donc mal accepté. Pour les Kali'na, qui ont vu s'imposer des règles d'usage et d'interdictions sanctionnées – lourdement – par la justice, la création de la RNA les confrontait à une certaine représentation de la nature, en partie étrangère à leurs traditions culturelles. La RNA reste ainsi une réalité extérieure au monde autochtone de la basse Mana, les Kali'na perçoivent une menace sur ce qu'ils considèrent comme leur territoire et ils ont eu le sentiment de devenir dans une certaine mesure des étrangers dans un espace dans lequel ils ont inscrit depuis longtemps leur histoire.

## Recommandations

La RNA ne peut donc pas esquiver aujourd'hui une réflexion sur sa place dans le tissu social et politique dans lequel elle a pris place, en respectant une lecture indigène des rapports entre les humains et la « nature », ainsi que les spécificités de l'espace social communautaire qui organise au quotidien la vie des populations kali'na. Elle doit nouer à l'avenir des liens plus forts, et plus contractuels qu'imposés, avec la population locale, notamment en ouvrant un nouvel espace de médiation, d'explicitation et de débat impliquant les chefs de famille des villages. Une telle instance de discussion permettrait aux villageois de mieux saisir le rôle et les objectifs de la réserve, d'en débattre les orientations avec les responsables et les acteurs scientifiques pour, au bout du compte, « s'approprier » symboliquement la réserve comme concept et comme outil de conservation biologique, et pour en faire un véritable outil de développement de leur territoire. On se placerait ainsi dans la perspective de ce que les anglo-saxons appellent « community based conservation », et on contribuerait à la fois à rendre à ce territoire un peu de son sens aux yeux de la population des villages, et à donner à l'entreprise de conservation biologique plus de légitimité et d'efficacité.

## Principales références bibliographiques du projet

Briane J.-P., Rivalan P. et Girondot M., sous presse. The Inverse Problem applied to the Observed Clutch Frequency of Leatherbacks from Yalimapo beach, French Guiana. *Chelonian Conservation and Biology*.

Caut S., Guirlet E., Jouquet P. et Girondot M. sous presse. Influence of nest location and infertile eggs on hatching success of leatherback turtle nests in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*.

Caut S., Hulin V. et Girondot M. sous presse. Impact of density-dependent nest destruction on emergence success of Guianan leatherback turtles. *Animal Conservation*.

Collomb G., 2005. Entre Orénoque et Amazone : une respiration politique kali'na. *Cahiers des Amériques Latines*, 43 (2) : 39-66.

Collomb G. et William D, 2005. Les tortues marines dans la culture Kali'na. In Fretey, J. (ed.), *Les tortues marines de Guyane*. Cayenne, Guyane française : Editions Plume verte, 110-114.

Collomb G., 2006. Disputing Aboriginality: French Amerindians in European Guiana, In : M. Forte (ed.) *Indigenous Resurgence in the Contemporary Caribbean : Amerindian Survival and Revival*, New York, Peter Lang, 197-212.

Girondot M., Godfrey M. H., Ponge L. et Rivalan P., sous presse. Historical records and trends of leatherbacks in French Guiana and Suriname. *Chelonian Conservation and Biology*.

Maros A., Louveaux A., Godfrey M. H. et Girondot, M., 2003. *Scapteriscus didactylus* (Orthoptera, Gryllotalpidae), predator of leatherback turtle eggs in French Guiana. *Marine Ecology Progress Series*, 249 : 289-296.

Maros A., Louveaux A., Lelarge C. et Girondot M., 2006. Evidence of the exploitation of marine resource by the terrestrial insect *Scapteriscus didactylus* through stable isotopes analyzes of its cuticle. *BMC Ecology* [en ligne], 6 : 6. Disponible sur [http : <www.biomedcentral.com/1472-6785/6/6>](http://www.biomedcentral.com/1472-6785/6/6) (consulté le 09.10.2006).

Maros A., Louveaux A., Liot E., Marmet J. et Girondot M., 2005. Identifying characteristics of *Scapteriscus spp.* (Orthoptera: Gryllotalpidae) apparent predators of marine turtle eggs. *Environmental Entomology*, 35 : 1063-1070.

Rivalan P., Pradel R., Choquet R., Girondot M. et Prévot-Julliard A.-C., 2006. Estimating clutch frequency in marine turtles through stopover duration. *Marine Ecology-Progress Series*, sous presse.

Rivalan P., Pradel R., Choquet R., Girondot M. et Prévot-Julliard A.-C., sous presse. Estimating survival rate in presence of tag-loss in the Leatherback sea turtle. *Chelonian Conservation and Biology*.

Rivalan P., Dutton P. H., Baudry E., Roden S. E. & Girondot M., 2006. Demographic scenario inferred from genetic data in leatherback turtles nesting in French Guiana and Suriname. *Biological Conservation*, 130 : 1-9.

Rivalan P., Godfrey M. H., Prévot-Julliard A.-C. et Girondot M., 2005. Maximum likelihood estimates of tag loss in leatherback sea turtles. *Journal of Wildlife Management*, 69 : 540-548.

Rivalan P., Prévot-Julliard A.-C., Choquet R., Pradel R., Jacquemin B., Briane J.-P. et Girondot M., 2005. Trade-off between current reproduction investment and delay until next reproduction in the leatherback sea turtle. *Oecologia*, 145 : 564-574.

Rivalan P., 2003. *La dynamique des populations de tortues luths de Guyane française : recherche des facteurs impliqués et application à la mise en place de stratégies de conservation*. Orsay, France: Université Paris Sud, 248 p.

# STRUCTURE DU PAYSAGE ET DIVERSITÉS ENDOGÉES EN FORÊT GUYANAISE

**Coordonnatrice :** Myriam HARRY, LBSE, UMR 137, Université Paris XII, 61, Avenue du général de Gaulle 94010 CRETEIL, tél : 01 45 17 16 60, fax : 01 47 17 19 99, mèl : harry@univ-paris12.fr

**Autres participants au programme :** Samir Abbad (Université Paris XII), Nouredine Bousserhine (Université Paris XII), Léonide Célini (IRD), Christine Demanche (Université Paris XII), Lise Dupont, Evelyne Garnier-Zarli (Université Paris XII), Valery Gond (CIRAD-IRD), Patrick Lavelle (IRD), Cécilia Leduc (CIRAD-IRD), Philippe Mora (IRD), Corinne Rouland (IRD), Virginie Roy (Université Paris XII), Elena Velasquez (IRD)

**Mots clés :** micro-organismes, macrofaune, diversité taxinomique et moléculaire, génétique du paysage, Guyane

## Rappel du contexte

Les forêts tropicales qui abritent la plus grande partie de la diversité spécifique connue et inconnue sur la terre soit 3 à 8 millions d'espèces sont au cœur des débats sur la biodiversité. La Convention sur la Diversité Biologique et son organisme scientifique le SBSTTA (Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice) ont d'ailleurs exprimé le besoin de développer des indicateurs pour suivre le statut et les tendances de la diversité biologique et la Commission des Communautés Européennes (CCE) poursuit le même objectif. En effet, il est nécessaire de disposer d'indicateurs fiables et simples permettant d'évaluer l'impact des différentes politiques de gestion appliquées. Les indicateurs testés doivent donc être couplés à une caractérisation de l'habitat à différentes échelles.

En forêt équatoriale, la diversité de la flore et de la faune s'est modifiée selon le recul ou l'expansion de la forêt qui dépend non seulement de facteurs climatiques mais également de la pression

anthropique actuelle et passée induisant une modification des paysages. Les différentes espèces constituant la macrofaune, ont des impacts importants sur le fonctionnement des sols. En zone tropicale, l'impact des ingénieurs de l'écosystème est d'autant plus important que leur abondance comme leur diversité sont très fortes.

Dans ce contexte, notre projet cherchait à relier entre elles les diversités mesurées à différentes échelles, du paysage aux peuplements édaphiques endogés (macro-invertébrés du sol, termites humivores et micro-organismes associés à leurs structures biogéniques). Ceci constitue une étape nécessaire au développement d'estimateurs globaux de la diversité et de concepts expliquant les relations observées entre ces échelles.

L'étude sur le terrain a été réalisée en Guyane sur le site de COUNAMI présentant des degrés de pressions anthropiques différents permettant d'observer une large gamme dans l'intensification de l'usage des sols et de la forêt. Dans les différentes fenêtres d'échantillonnage retenues pour cette étude, les outils de la télédétection ont été utilisés pour décrire la diversité spatiale en considérant des échelles emboîtées du paysage (unités définies en fonction du gradient anthropique, stations échantillonnées dans chaque unité) et la diversité biologique est étudiée d'un point de vue taxinomique, génétique et fonctionnel. L'objectif était de mettre en relation les descripteurs du paysage et les estimateurs de la diversité biologique.

### **Trois hypothèses de travail ont été formulées :**

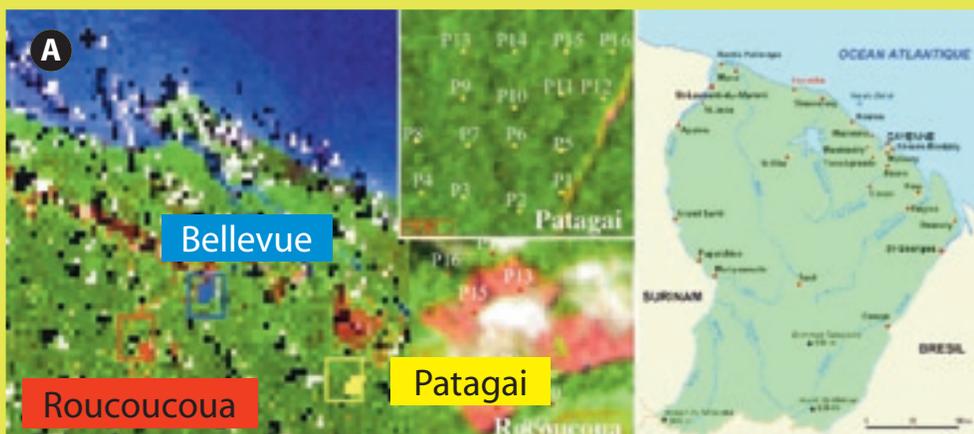
1. la nature et l'intensité des perturbations anthropiques affectent la richesse spécifique des organismes ;
2. l'hétérogénéité de la forêt (mosaïque forestière résultant des pratiques culturelles) affecte la diversité génétique des populations de termites ;
3. la présence de termites affecte la diversité des communautés microbiennes dans le sol remanié et cet effet dépend du groupe trophique et du comportement constructeur du termite étudié.

### **Fenêtres d'étude**

Trois fenêtres paysagères de 1 km<sup>2</sup> ont été échantillonnées suivant une grille régulière de 16 points distants de 200 m localisés par GPS et présentant un usage différencié du sol (figure 1).

La fenêtre Rocoucoua est caractérisée par une agriculture menée par des familles Hmongs pratiquant une forme mixte d'agriculture alliant

Figure 1 : Trois fenêtres paysagères de Guyane, Bellevue, Rocoucoua (C) et Patagai présentant un usage différencié du sol, ont fait l'objet de cette étude. Seize points d'échantillonnage ont été réalisés par fenêtre (A). La forêt de Cacao (B) a fait l'objet d'une étude complémentaire pour l'échantillonnage des termitières de l'humivore labiotermes (D).



la pratique traditionnelle de défriche-brûlis et pratique moderne avec utilisation d'intrants et de cultures permanentes. Dans ce contexte, où prédomine la logique de la productivité pour la commercialisation, les défrichements sont définitifs et de ce fait, le retour à la forêt ne fait plus partie intégrante du système agriculture-environnement. La fenêtre Bellevue est caractérisée par une agriculture sur abattis traditionnels de petite taille (moins de 2 hectares) développée par différentes familles d'amérindiens principalement destinée à l'autoconsommation. La fenêtre Patagai est caractérisée par une forêt faisant partie des massifs forestiers guyanais et constituant une zone d'environ 850 000 km<sup>2</sup> et d'environ 70 km<sup>2</sup> de profondeur située à l'arrière de la zone littorale, gérée par l'ONF et divisée en parcelles dont certaines d'entre elles font l'objet d'une exploitation forestière plus ou moins intensive. Un site complémentaire, Cacao, situé au sud de Cayenne est en plein cœur de la grande forêt amazonienne, a été prospecté pour compléter les analyses de génétique des populations de termites. En chacun de ces 48 points, différents prélèvements de sol et de termitières ont été effectués.

## Analyses

Les fenêtres paysagères ont été caractérisées à l'aide d'images de Spot 4 (HRVIR ; Haute Résolution Visible et Infrarouge). La diversité du paysage a été évaluée par l'établissement de cartes d'utilisation des sols après traitement des images (Envi 3.1, ArcViewGis 3.1).

La diversité de la macrofaune a été collectée avec la méthode standard TSBF (Lavelle, 1988 ; Anderson and Ingran, 1993) par tri manuel dans des monolithes de 25x25x30 cm, en séparant 3 couches successives : litière, 0-10 cm et 10-30 cm. Aux abords de chaque monolithe, une recherche spécifique est faite, dans les microsites pouvant abriter une faune particulière (bois mort, souches, accumulation de litière au pied de certains palmiers). L'identification est faite en grands groupes taxinomiques et au niveau des espèces ou morpho-espèces.

Dans un diamètre de 100 m autour de chaque point, les nids épigés de trois types de termites et les individus présents ont été échantillonnés. Les nids de nasutitermes de régime trophique plutôt xylophage se rencontrent dans tous les milieux, aussi bien en forêt que sur des abattis où subsistent des arbres. Les nids d'embiatermes de régime trophique plutôt humivore sont de type terreux et sont mélangés à de fines racines souvent au pied de palmiers se rencontrent en bordure d'abattis ou en forêt. En revanche, les nids de labiotermes de régime humivore ne se rencontrent qu'en forêt peu dégradée et bien humifère.

Ce termitier a donc été utilisé dans notre étude comme biomarqueur forestier et a fait l'objet d'une étude de diversité génétique afin de tester l'impact de la fragmentation du paysage sur les flux génétiques. Une banque partielle a été réalisée afin d'isoler et de caractériser des marqueurs microsatellites. De plus, une recherche d'haplotypes mitochondriaux a été effectuée pour le gène COII pour un représentant de labiotermes de chaque termitière échantillonnée.

Les analyses pédologiques (granulométrie, teneurs en matière organique, carbone, azote, capacité d'échange cationique,...) ont été réalisées sur les strates 0-10 cm des 48 points d'échantillonnage et sur 31 termitières provenant des trois fenêtres paysagères (labiotermes, n=11, d'embiatermes n=16, nasutitermes n=4)

Les analyses microbiologiques ont été réalisées sur les différentes termitières échantillonnées. La diversité enzymatique a porté sur l'analyse des enzymes phosphatases acides et basiques qui interviennent dans le cycle du phosphore,  $\beta$ -glucosidase,  $\beta$ -xylosidase et  $\alpha$ -glucosidase contribuant respectivement à la dégradation de la cellulose, du xylane et de l'amidon ainsi que N-acetylglucosaminidase qui hydrolyse les résidus de chitine.

La diversité dynamique et fonctionnelle a été évaluée par une étude dynamique consistant en la réalisation de la cinétique de minéralisation du carbone et une étude fonctionnelle reposant sur l'analyse du métabolisme énergétique des micro-organismes par une caractérisation biochimique effectuée en conditions aérobies sur des milieux de culture généraux et sélectifs en utilisant des systèmes Biolog.

La diversité moléculaire microbienne a été appréciée après amplification spécifique (PCR) et différenciation électrophorétique par DGGE. Le gène microbien de la région d'ADNr 16S a été utilisé pour les bactéries et les ITS pour les champignons.

## Principaux résultats

### **La nature et l'intensité des perturbations anthropiques affectent la richesse spécifique et l'abondance des organismes**

Les trois fenêtres paysagères étudiées présentent une diversité du paysage. Ainsi les études de la fragmentation du paysage à partir des cartes d'utilisation des sols obtenues par données de télédétection montrent pour la fenêtre Rocoucoua trois classes : culture (31%),

jachère (25%), forêt dégradée (44%), pour la fenêtre Patagai trois classes différentes : forêt (38%), bas fond (12%), forêt dégradée (50%), et pour la fenêtre Bellevue 4 classes : culture (19%), jachère (25%), forêt dégradée (44%), forêt (12%). Sur les 48 points échantillonnés, dix points correspondent à des cultures, 6 à des jachères, le reste (32) à des forêts ou lambeaux forestiers. Sur ces cartes les données pédologiques ont été spatialisées par des méthodes géostatistiques notamment de krigage après avoir défini les paramètres les plus discriminants par des analyses multivariées (ACP). Les analyses de diversité faunistique portant sur 4045 invertébrés et l'identification de près de 300 espèces montrent que la richesse spécifique moyenne par point échantillonné oscille entre 5 et 10 sans montrer de patron significatif entre les types d'utilisation ou les fenêtres paysagères. L'analyse par type d'utilisation et type de paysages confirme l'absence de différence entre les types de culture ou les jachères. On constate cependant que les forêts ont la plus grande richesse spécifique (56) suivies par les cultures (41) et les jachères (34) ainsi qu'une plus grande variabilité selon qu'elles appartiennent à des zones perturbées ou intactes. La fenêtre paysagère de Patagai entièrement couverte de forêt a montré la plus grande richesse spécifique (63sp). La fenêtre de Bellevue dominée par une agriculture sur brûlis présente la plus faible richesse spécifique (47sp) alors que la fenêtre de Rocoucua présentant mosaïque forestière occupée par l'agriculture Hmong présente une richesse intermédiaire (41sp). En raison de la forte dominance des espèces rares, comme le montre la très forte proportion de singletons (57,2%) et de doubletons (19,6%), la proportion d'espèces communes à deux types d'utilisation ou de paysages est réduite (9 à 16%) et ne montre pas de patron particulier. Lorsque les données de macrofaune sont considérées par grands groupes taxinomiques (chilopodes, arachnides, fourmis, termites...), les analyses multivariées (ACP) montrent un effet significatif des types d'utilisation ( $p < 0,035$ ) et proche du seuil pour les types paysagers ( $p < 0,09$ ). Les forêts présentent une plus grande richesse spécifique pour tous les groupes exceptés pour les opilions, les hémiptères et les chilopodes plus diversifiés dans les jachères et les coléoptères et fourmis les plus diversifiés dans les cultures.

### **L'hétérogénéité de la forêt affecte la diversité génétique des populations de termites et leur mode de dispersion.**

Le termite humivore labiotermes a été utilisé pour cette analyse du fait de son écologie forestière. Ce termite a été échantillonné dans les fenêtres Rocoucua et Patagai mais est absent de la fenêtre de Bellevue. Aussi un échantillonnage complémentaire a été effectué dans la forêt de Cacao. La réalisation d'une banque génomique

partielle a conduit à l'isolement et à la caractérisation de six marqueurs microsatellites (Harry *et al.*, 2006). Ces marqueurs ont été utilisés pour le génotypage des individus (20 individus par termitière). Différents niveaux d'analyse montrent de façon significative que les nids de la population de labiotermes de la fenêtre de Rocoucua, la plus anthropisée, présentent une structure génétique différenciée. Concernant les paramètres de la diversité génétique reflétant le taux d'hétérozygotie, tous les nids de cette fenêtre présentent des colonies ayant un déficit significatif en individus de génotype hétérozygote (écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg) alors que les nids de Cacao présentent pour certains la situation inverse. Il en résulte, au niveau de ces deux populations, un taux d'hétérozygotie moyen significativement différent. Un déficit en hétérozygotes peut refléter l'action de différentes forces évolutives (sélection, dérive génétique) ou une situation d'écart à la panmixie comme la reproduction entre individus apparentés. Les colonies de la fenêtre de Patagai sont pour la majorité d'entre elles en équilibre. Concernant les paramètres de la diversité allélique, la population de la fenêtre Rocoucua présente moins d'allèles par locus que celle de Cacao. Les indices de structuration génétique indiquent un isolement ( $F_{st}$ ) significatif entre les deux populations de Rocoucua et Cacao.

Le séquençage du gène mitochondrial COII a montré pour les 21 colonies de labiotermes examinées l'existence de huit haplotypes. L'analyse de la répartition de ces haplotypes montre une diversité haplotypique plus importante dans le site de forêt non fragmentée de Cacao. La fenêtre de Rocoucua présente la moins grande diversité haplotypique mais possède des haplotypes propres alors que la fenêtre Patagai et la forêt de Cacao présentent des haplotypes communs. Les indices de différenciation génétique montrent un isolement de la population de Rocoucua et une continuité génétique entre la fenêtre de Patagai et Cacao bien que distantes de plus de 300 kms. La visualisation des flux géniques a été réalisée par cartographie des fréquences alléliques et identification des migrants entre fenêtres d'étude.

### **La présence de termites affecte la diversité des communautés microbiennes dans le sol remanié et cet effet dépend du groupe trophique et du comportement constructeur du termite étudié**

Les résultats des analyses multivariées concernant la diversité des activités enzymatiques présentes dans les structures biogéniques montrent qu'elle dépend selon l'enzyme étudiée de l'organisme ingénieur (signature) mais également de la fenêtre de prélèvement donc de la nature du matériau utilisé pour la construction du nid.

Ainsi, la phosphatase alcaline ne présente une activité que dans les bioconstructions de la fenêtre de Patagai quelle que soit l'espèce considérée. En revanche dans le cas de l' $\beta$ -glucosidase, quel que soit le site de prélèvement, seuls les échantillons d'embiratermes présentent une activité enzymatique. Enfin, pour certaines enzymes il existe une combinaison de l'effet fenêtre et de l'effet espèce. Ainsi, l'activité de la  $\beta$ -xylosidase n'est pas différente entre les structures d'embiratermes prélevées dans les différentes fenêtres alors que les structures biogéniques de labiotermes présentent des activités différenciées. Concernant la diversité fonctionnelle des micro-organismes présents dans les termitières, les dénombrements microbiens préalables montrent que les biostructures de labiotermes contiennent en moyenne plus de bactéries que les biostructures d'embiratermes et de nasutitermes, soit respectivement environ 2 et 3 fois plus. En revanche, en ce qui concerne les champignons, ils sont en moyenne plus abondants dans les biostructures d'embiratermes que dans celles de labiotermes et nasutitermes.

Les profils physiologiques des communautés bactériennes aérobies des échantillons montrent quelles que soient les termitières étudiées, que la famille de composés la plus dégradée est celle des saccharides et que les familles les moins dégradées, voire pas du tout, sont celles des amines et des polyosides. Cependant, une assez grande variabilité dans la somme des activités est à noter entre termitières du même genre. Concernant la richesse en substrats dégradables pour les termitières de labiotermes et de nasutitermes, la plupart des échantillons analysés montrent une dégradation d'environ 70 à 90 substrats. Le nombre de substrats dégradés est un peu plus faible et plus variable selon les échantillons pour les termitières d'embiratermes compris entre 40 et 80.

Les résultats concernant la diversité moléculaire des micro-organismes présents dans les termitières obtenus après comparaison des profils de migration (DGGE) des régions amplifiées d'ADNr 16S bactérien et ITS fongique montrent qu'il existe une plus grande similarité des communautés microbiennes au sein des constructions d'une même espèce de termite, et ce, quelle que soit la fenêtre d'échantillonnage.

## Conclusion

Cette étude montre que l'effet des activités anthropiques ne se traduit pas par une réponse identique et prédictible selon les échelles de diversité considérées. Ainsi en termes de richesse spécifique de la macrofaune, aucun effet global ne peut être dégagé alors qu'à une échelle plus fine en considérant soit les grands groupes taxinomiques

ou encore des acteurs clé de l'écosystème, comme le termite humivore *Labiotermes labralis*, des barrières aux flux géniques ont été mises en évidence et directement corrélées à la fragmentation de l'habitat.

## Références bibliographiques du projet

Bakkali A., 2006. *Impact de la fragmentation du paysage sur la biodiversité. Etude du flux génique chez le termite humivore Labiotermes labralis (Termitidae, Nasutitermitinae) en Guyane française par les marqueurs microsatellites*. Rapport de Master 2 Bioressources dans les régions tropicales et méditerranéennes, Université Paris 12 (Dir. M. Harry, V. Roy), 44 p.

Bellanger C. 2006. *Recherche d'une activité bactérienne ferri-réductrice dans un sol tropical*. Rapport de master 1 Biologie cellulaire, Université Paris 12 (Dir N. Bousserhine), 30p.

Dubs F., Lavelle P., Boucelham M., Brennan A., Csuzdi C., Eggleton P., Keating A., Moreno A.G., Ivits E. 2006. Impact of landscape pattern on earthworm communities. Communication orale, *8th International Symposium on Earthworm Biologie*, 4-9 september 2006, Krakow, Poland.

Harry M., Roy V., Mercier A., Livet A., Garnier E., Bousserhine N., Demanche C. Isolation and characterization of microsatellite markers in *Labiotermes labralis* (Isoptera : Termitidae, Nasutitermitinae). *Molecular Ecology Notes*, sous presse.

Leduc C., 2004. *Estimateurs globaux de la diversité endogée en Guyane en relation avec les descripteurs du paysage*. Rapport de DESS Gestion des Systèmes Agro-sylvo-pasturaux en zones tropicales, Université Paris 12 (Dir., V. Gond, P. Lavelle, M. Harry), 55p.

Mercier A., 2005. *Caractérisation de marqueurs microsatellites chez Labiotermes labralis (Termitidae : Nasutitermitinae) en vue de tester l'impact de la fragmentation forestière en Guyane*, Rapport de Master 2 Ecologie Biodiversité Evolution, Université Paris 6 (Dir. M. Harry), 35p.

Roose-Amsaleg C., Mora P., Harry M., 2005. Physical, chemical and phosphatase activities characteristics in soil-feeding termite nests and tropical rainforest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 : 1910-1917.

Roy V., Mercier A., Demanche C., Harry M., 2006. Structure génétique du termite humivore *Labiotermes labralis* (Termitidae, Nasutitermitinae) en forêt fragmentée guyanaise. Communication orale, *28 bisème Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Petit Pois Déridé*, 28 - 31 août 2006, Université de Lille, Lille.



# EVALUATION ET ANALYSE D'UNE BIODIVERSITÉ UTILE : LE CAS DES *FICUS*

**Coordinateur :** Martine HOSSAERT-McKEY

**Autres Participants au projet :** Marie-Charlotte Anstett, Marie-Hélène Chevallier, Martine Hossaert-McKey, Finn Kjellberg, Hélène Vignes (Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, UMR CNRS 5175) Jean Yves Rasplus (Centre de biologie et gestion des populations)

**Mots clés :** fragmentation, écologie tropicale, endémisme, mutualisme, phylogéographie

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

L'un des changements globaux majeurs affectant la forêt tropicale est la fragmentation croissante de ce milieu. Cette fragmentation va conduire à une réduction de la biodiversité. Cette réduction sera d'autant plus drastique que des fonctions importantes de l'écosystème pourraient ne plus être assurées du fait de l'absence des groupes fonctionnels les assurant.

Les *Ficus*, produisant des fruits tout au long de l'année, constituent une ressource importante pour beaucoup de vertébrés frugivores (oiseaux, chauves-souris, petits mammifères, singes...), notamment pendant les périodes de faible production en fruits. Ainsi, 10% des espèces d'oiseaux mondiales ont été observés s'alimentant sur des *Ficus*, et la liste n'est pas exhaustive. L'abondance des *Ficus* va, pour partie, déterminer l'abondance d'espèces frugivores, qui vont en retour déterminer l'efficacité de la dissémination des graines de nombreuses autres espèces de plantes. Les *Ficus* constituent de ce fait un groupe clé pour le maintien de la biodiversité.

Chaque espèce de *Ficus* étant pollinisée par un hyménoptère mutualiste spécifique (*Agaonidae*, *Chalcidoidea*), la survie des *Ficus* est conditionnée par celle de leurs insectes pollinisateurs. L'observation

de la disparition régionale pendant plusieurs mois de ces insectes lors d'événements climatiques exceptionnels (*El Niño* sur l'île de Bornéo, cyclone en Floride) montre la fragilité potentielle de cette ressource. Les résultats sur Bornéo montrent cependant une forte différence entre les *Ficus* hémiepiphytes de la section *Conosycea* et les *Ficus* dioïques de la section *Sycocarpus*. Après la fin de la perturbation, les insectes recolonisent rapidement les premiers, mais peuvent mettre plusieurs années à recoloniser les seconds. Des travaux récents (Harrisson et Rasplus, sous presse) suggèrent que les pollinisateurs de *Ficus* monoïques d'espèces émergeant de la canopée se déplacent sur des distances énormes dans le plancton aérien alors que ceux d'espèces surcimées se déplaceraient sur des distances un peu moindres.

L'objectif de notre programme était d'analyser la stabilité locale face à la fragmentation des populations de deux espèces de *Ficus* taxonomiquement et biologiquement contrastées et d'établir la biodiversité des *Ficus* et de leurs insectes associés en Guyane afin d'élaborer un cadre pour analyser 1) la sensibilité des différentes espèces de ce genre clé aux modifications du milieu, et à terme 2) leur rôle d'indicateur de la biodiversité.

Nous avons choisi d'analyser plus particulièrement deux espèces, *Ficus insipida* sous espèce *scabra* et *Ficus nymphaeifolia*, et ce pour plusieurs raisons. Tout d'abord leur identification est non ambiguë, ce qui est encore assez rare pour les *Ficus* américains. Ensuite ils représentent les deux seules sections de *Ficus* représentées aux Amériques. *Ficus insipida* appartient à la section *Pharmacosycea* et est un grand arbre de plain-pied. *Ficus nymphaeifolia* appartient à la section *Americana* et est quant à lui un grand hémiepiphyte émergeant. En revanche ces deux espèces produisent toutes deux des figes consommées par des chauves-souris. Par rapport à l'ensemble des *Ficus* de la région, *Ficus nymphaeifolia* est une espèce à distribution large, s'étendant de l'Amérique centrale au sud de l'Amazonie. En revanche, si *Ficus insipida* a également une distribution large, la sous-espèce présente en Guyane, *F. insipida* ssp. *scabra*, s'étend seulement de Belem au Vénézuéla et est remplacée à l'intérieur des terres au Brésil par la sous-espèce nominale. Ceci suggère des différences de distance de dispersion des gènes.

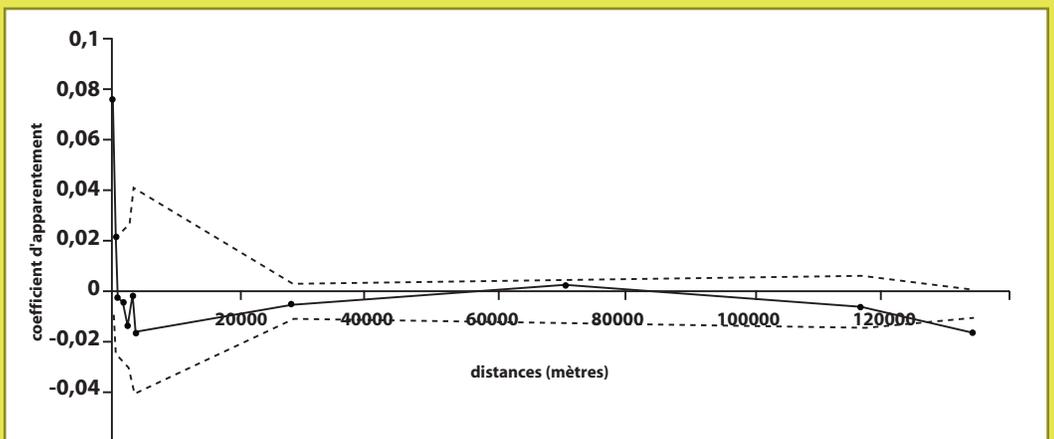
## Les acquis scientifiques

Nous avons comparé la structuration génétique et les flux de gènes à deux niveaux. Tout d'abord, une sécheresse prolongée a provoqué une baisse du niveau de la retenue du barrage de Petit Saut et donc l'apparition de berges colonisables. Ceci a permis une germination

par tache de ces deux espèces sur les berges de différentes îles et de la terre ferme. On peut s'attendre à ce que chaque tache corresponde aux graines rejetées ensemble dans les fèces d'une chauve-souris et donc à des individus apparentés provenant de la même mère. Ensuite nous avons réalisé un échantillonnage échelonné sur des distances atteignant plus de 100 kilomètres pour visualiser les patrons de structuration. L'analyse a été réalisée à l'aide de marqueurs microsatellites que nous avons mis au point (certains que nous avons isolés - Vignes *et al.*, 2006 - et d'autres repris de la littérature sur les *Ficus*), soit 10 pour *F. nymphaeifolia* et 15 pour *F. insipida*. Les résultats présentés sont basés sur le coefficient d'apparentement de Loiselle.

Chez *Ficus nymphaeifolia*, on constate un apparentement entre plantules poussant au sein d'une tache de germination. Mais dès qu'on s'éloigne à 500 mètres, dès qu'on passe d'une île à une autre au niveau du barrage de Petit Saut, l'apparentement disparaît. Nous constatons donc une diversité d'arbres-mères de provenance des graines. L'absence d'isolement par la distance sur 140 km montre que sur cette distance nous sommes en présence d'une seule et même population, échangeant librement des gènes (figure 1). C'était le résultat attendu d'après les estimations indirectes de distances de dispersion des pollinisateurs obtenues par Nason et Herre (1998) à Panama sur d'autres *Ficus* de la section *Americana* à l'aide des isoenzymes. Ceci va également dans le même sens que les observations de Harrison et Rasplus (sous presse) à Bornéo sur la dispersion des insectes de *Ficus* émergents.

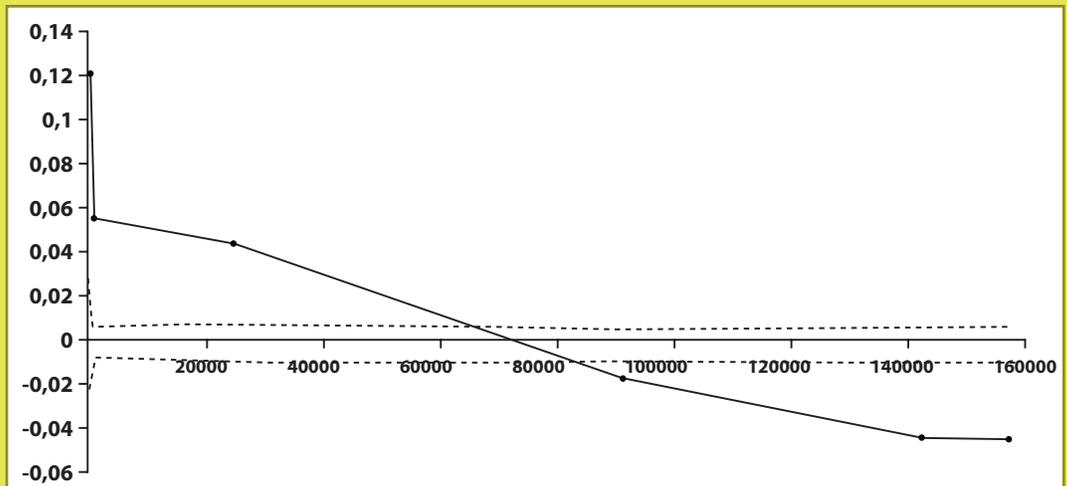
Figure 1 : Isolement par la distance chez *Ficus nymphaeifolia*



En revanche chez *Ficus insipida*, on observe un très net isolement par la distance (figure 2). Les individus d'une même tache sont très similaires mais la similitude génétique diminue ensuite régulièrement avec la distance. Un tel patron n'est possible que dans la mesure où

les insectes et les graines sont dispersés sur de faibles distances. Sur le site de Petit Saut, nous disposons d'un groupe de parents potentiels et de groupes de plantules localisés à des distances croissantes de ces parents potentiels, jusqu'à 2 500 mètres. Nous constatons, sur une distance aussi faible, que la proportion de plantules au sein d'un groupe ne pouvant pas avoir de parents parmi ces adultes augmente avec leur éloignement (coefficient de corrélation de Spearman = 0,883,  $p < 0,002$ ). Ainsi, bien que les figues de *Ficus insipida* soient consommées par de grosses chauves-souris frugivores, la dispersion des graines est limitée dans l'espace, tout comme la dispersion des pollinisateurs. Sinon, nous ne pourrions observer le patron de distribution de la diversité génétique que nous obtenons.

Figure 2 : Isolement par la distance chez *Ficus insipida*



Les résultats génétiques recourent les données sur les aires de distribution. Les flux de gènes sont suffisamment restreints chez *Ficus insipida* pour avoir permis la formation de sous-espèces (ou d'espèces vicariantes) différentes dans différentes zones d'Amérique tropicale. La distribution actuelle de la sous espèce *scabra* observée en Guyane associée à sa spécialisation pour des sites très humides, pourrait s'expliquer par une recolonisation après le dernier épisode glaciaire à partir de refuges humides de Guyane. Ceci souligne l'importance de ces refuges et l'importance de la Guyane en termes de biodiversité. Par opposition, *Ficus nymphaeifolia*, avec son aire de répartition immense sans différenciation en sous-espèces, semble être, comme pourraient l'être beaucoup d'espèces de *Ficus* hémiepiphytes, une espèce à populations en nappes diffuses, dispersant des gènes sur des distances énormes. L'absence d'apparentement entre les plantules des différentes îles, malgré leur proximité, montre que la différence entre les deux espèces porte aussi bien sur les flux de graines que sur les

flux d'insectes. On peut comparer ces résultats avec ceux que nous avons obtenus sur *Ficus racemosa* en Asie. C'est également une espèce dispersée par les chauves-souris, elle pousse de plain-pied, mais la distribution des individus est diffuse et non agrégée à la façon de *Ficus insipida*. On constate ici encore une absence de différenciation génétique sur des distances énormes (1 000 km). Ce pourrait donc être la distribution des sites de germination et d'établissement (et les adaptations associées) qui seraient le facteur déterminant la structuration des populations.

En complément de l'approche espèce-centrée, nous avons cherché à analyser la flore des *Ficus* de Guyane. Celle-ci comporte environ 30 espèces. Nous en avons observé 20 in situ. Pour fournir une aide aux biologistes nous avons mis en ligne des photographies et coordonnées GPS de ces 20 espèces ([http://www.cefe.cnrs.fr/coev/Flore\\_Guyane.htm](http://www.cefe.cnrs.fr/coev/Flore_Guyane.htm), les photographies seront à terme disponibles sur le site <http://www.figweb.org/>). Parmi ces espèces nous avons collecté un exemplaire de *Ficus cremersii* parfaitement conforme au type alors que les botanistes s'interrogeaient sur l'existence réelle de l'espèce car seuls deux échantillons étaient disponibles. Chez *Ficus amazonica*, nous constatons que les individus observés mûrissent avec des fruits rouges alors que d'après les flores, les figes devraient être vertes à maturité. Nous avons observé ce que nous pensons être *Ficus paludica* alors qu'il n'était encore documenté que jusqu'au Guyana. Ceci suggère qu'il y a encore un travail de collecte et de clarification taxonomique à effectuer (à l'échelle des Amériques) pour comprendre la flore des *Ficus* de Guyane et être en situation d'analyser leurs caractéristiques biologiques.

On peut cependant constater, par rapport à d'autres continents, une proportion élevée d'espèces à syndrome de dispersion par les chauves-souris, et plus généralement par les mammifères (pour les espèces renseignées, 14 de type chauves-souris versus 10 de type oiseaux). Les 10 espèces dispersées par les oiseaux présentent de petites figes et les 5 espèces cauliflores (de type ramiflorie conduisant à une production de petites figes) appartiennent à ce groupe. Nous constatons aussi au sein de certaines espèces de ce groupe un étalement du mûrissement des figes tout à fait exceptionnel. Il s'agit là de *Ficus* de sous-bois dont les graines sont dispersées par des oiseaux résidents. On peut s'attendre à un fonctionnement plutôt local des populations d'espèce de ce type. Ceci les oppose aux *Ficus* émergents, dispersés par de grandes chauves souris, et dont les figes parviennent à maturité de façon synchrone. On s'attend à un fonctionnement des populations de ces espèces sur de grandes distances. Le cas de *Ficus insipida* et probablement de la section *Pharmacosycea* en général est sensiblement différent. Ces espèces ne sont pas hémicryptophytes et, du fait de leurs

petites graines, doivent germer dans des trouées lumineuses pour pouvoir se développer. De ce fait, les populations sont localisées dans l'espace (zones particulières de bordures de routes, de rivières), ce qui semble conduire à des obstacles aux flux de gènes. En termes de biologie de la conservation, nous proposons l'hypothèse de travail suivante : on pourrait diviser les *Ficus* de Guyane en grandes classes dont 1) ceux à fonctionnement diffus qui seront insensibles à la fragmentation du milieu, 2) ceux à fonctionnement local mais populations assez diffuses – *Ficus* de sous-bois – qui seront sensibles à la superficie des taches de milieu favorable et 3) ceux de plain-pied, à fonctionnement local mais populations plus denses, qui répondront très bien à une réintroduction dans un milieu favorable, même fragmenté, dont ils seraient absents.

Nous sommes parvenus à récolter les faunes d'insectes associés aux figues de 9 espèces de *Ficus* de Guyane. Parmi les pollinisateurs, seule une espèce était déjà connue (un pollinisateur de *Ficus pertusa*). De façon étonnante même le pollinisateur d'une espèce aussi bien connue que *Ficus nymphaeifolia* ne correspond pas aux pollinisateurs décrits de cette espèce. Ceci traduit pour partie la connaissance très limitée des insectes des figuiers des Amériques. Mais cela traduit aussi une différenciation des espèces à travers ces continents. Les zones de climat tropical humide ont subi de très fortes réductions au cours des épisodes glaciaires. Ainsi en se focalisant sur la dernière glaciation, il est proposé qu'on ait eu il y a 18 000 ans une séparation en un refuge amazonien, un refuge du plateau des Guyanes et un refuge en Amérique centrale (Hammen et Hooghiemstra, 2000). Comme l'essentiel des insectes collectés jusque là provenait d'Amérique centrale et du Mexique, il se pourrait que l'originalité taxonomique traduise cette histoire. Si l'on s'intéresse aux faunes de parasites associées aux figues, on constate qu'elles sont globalement très pauvres en nombres d'espèces, pour des espèces hôtes monoïques, et ce par rapport à l'effort d'échantillonnage. Des faunes pauvres pourraient être la signature d'une réduction forte des tailles de population d'hôtes dans les refuges. Les faunes associées aux *Ficus* suggèrent encore une fois une forte originalité des Guyanes en termes de biodiversité et un rôle important de la zone comme réservoir de biodiversité à préserver.

## Conclusions et perspectives

Les progrès réalisés au cours des dernières années dans la compréhension de la biologie des *Ficus*, de la structuration de leurs populations et en termes de biogéographie ont été substantiels et nos travaux contribuent à cette avancée générale. Par exemple, il semble bien qu'il y ait des types biologiques de *Ficus* que l'on pourrait surveiller pour déterminer si l'on est proche d'un seuil de rupture en termes de survie du mutualisme. D'un autre côté, la communauté des écologistes tropicaux constate de plus en plus sur le terrain l'existence d'un réel problème de survie des espèces frugivores pour assurer le bon fonctionnement de la forêt. Une demande pratique est en train d'apparaître par rapport à des compétences sur les *Ficus*. Nous avons pu constater récemment l'utilisation de *Ficus* dans le but de permettre l'établissement de populations d'animaux frugivores dans des programmes de reforestation mis en œuvre par l'Université de Chiang Mai en Thaïlande. Les connaissances que nous avons acquises, et notamment dans le cadre du présent programme, ont permis aux chercheurs impliqués d'affiner leur réflexion. La collaboration sur ce sujet est appelée à se développer (séjour d'étudiant prévu dans nos laboratoires). En parallèle et pour conclure, il semble que nous documentons une forte originalité de la Guyane en termes de biodiversité et un rôle important de la zone sur le long terme. Nous ne pensons pas, *a priori*, que ce serait le cas pour les *Ficus*. La France a donc un rôle important à jouer dans la préservation de cette diversité sur son territoire.

## Principales références bibliographiques

Hammen, van der, T. et Hooghiemstra H., 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19 :725-742.

Harrison R. D. et Rasplus J.-Y., sous presse. Dispersal of fig pollinators in Asian tropical rain forests. *Journal of tropical ecology*.

Nason J. D., Herre E. A. et Hamrick J. L. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 391 :685-687.

Vignes H., Hossaert-McKey M., Beaune D., Fevre D., Anstett M.-C., Borges R., Kjellberg F. et Chevallier M.H., 2006. Development and characterization of microsatellite markers for a monoecious *Ficus* species, *Ficus insipida*, and cross-species amplification among different sections of *Ficus*. *Molecular Ecology Notes*, 6 :792-795.



# STRUCTURATION SPATIALE DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES ESPÈCES SPONTANÉES DE *MANIHOT* (EUPHORBIACEAE) EN GUYANE FRANÇAISE

De la phylogéographie à la biologie de conservation des parents sauvages du manioc

**Coordinateur :** Doyle McKEY, Université Montpellier II, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR 5175 CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 05, France

**Participants :** Jean-Jacques de Granville (IRD, Herbar de la Guyane, Cayenne) ; François Renoux (CDD, CEFE) ; Françoise Grenand (CNRS, mise à disposition du Centre IRD d'Orléans) ; Emmanuel Douzery (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier [ISEM, UMR CNRS 5554], Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, 34090 Montpellier)

**Mots clés :** ressources génétiques, phylogéographie, écologie évolutive, domestication, hybridation plantes domestiquées / parents sauvages

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

L'objectif central de ce projet était de caractériser la diversité du genre *Manihot* (Euphorbiacées) – le manioc domestiqué et ses parents sauvages – en Guyane française pour mieux connaître, conserver et gérer ces ressources. A l'échelle locale, nous avons étudié la structuration génétique spatiale aux niveaux inter- et intra-populationnels, ainsi que le fonctionnement écologique des populations. A l'échelle régionale, nous avons étudié la diversité et la phylogéographie des populations des espèces de *Manihot* dans les Guyanes. A l'échelle de la région néotropicale, dans une composante toujours en cours, nous collaborons avec d'autres équipes pour déceler les relations phylogénétiques au sein du genre pour comprendre les

origines du manioc domestiqué et la radiation évolutive du genre *Manihot*. Notre étude intègre les populations de *Manihot* sauvages, ainsi que celles du manioc domestiqué, pour deux raisons : (1) La comparaison des *Manihot* sauvages et domestiqués nous permet d'éclaircir plusieurs aspects de l'évolution sous domestication du manioc. (2) Le manioc s'hybride avec ses parents sauvages ; il est nécessaire d'évaluer les conséquences de l'hybridation en terme de gestion et de conservation.

## **Principaux résultats : acquis scientifiques, transferts pour la gestion, recommandations**

### **Le fonctionnement des populations du manioc domestiqué.**

Nos études antérieures avaient déjà documenté les grandes lignes du fonctionnement des populations de manioc sous gestion amérindienne, en particulier leur système mixte de reproduction, liant la propagation clonale (par boutures de tiges) et l'incorporation régulière de plantes issues de graines, source de nouveaux clones. L'intégration des génotypes recombinants permet de compenser la perte de génotypes attendue avec chaque génération de propagation purement clonale. Cependant, la prédominance de la propagation clonale a comme résultat la fréquence élevée dans les champs d'un nombre relativement restreint de clones, ce qui devrait conduire à une forte proportion de croisements consanguins. Chez une plante préférentiellement allogame comme le manioc, ceci devrait à son tour conduire à la dépression consanguine. Le maintien de fortes performances agronomiques demande que l'incorporation des plantes issues de graines soit sélective. L'objectif de cette composante de la présente étude était d'étudier les éventuels mécanismes d'une telle sélection en suivant la démographie et la génétique des cohortes de plantes issues de graines au cours d'un cycle de culture, du brûlis jusqu'à la récolte et la préparation des boutures. L'étude sur le terrain a été conduite dans deux champs des Amérindiens Palikur près de St. Georges de l'Oyapock. Dans chacune des parcelles, nous avons cartographié chaque plante issue de graine et pris pour chaque individu trois mesures pour estimer sa taille. Une petite quantité de jeunes feuilles était prise de chaque plante pour permettre son génotypage pour six locus microsatellites. Après ce premier recensement, les plantes issues de graines ont été recensées de nouveau après le désherbage manuel effectué par les agriculteurs plusieurs mois après le brûlis, action susceptible d'être un facteur de mortalité des plantes « volontaires ». Ensuite, les plantes volontaires ont été recensées à la fin du cycle, pour étudier la mortalité due aux

causes naturelles. Finalement, dans une parcelle, nous avons étudié la sélection effectuée par l'agriculteur dans l'incorporation des plantes issues de graines dans son stock de boutures. Les méthodes sont présentées en détails dans deux publications (Pujol *et al.*, 2005a, Pujol et McKey, 2006).

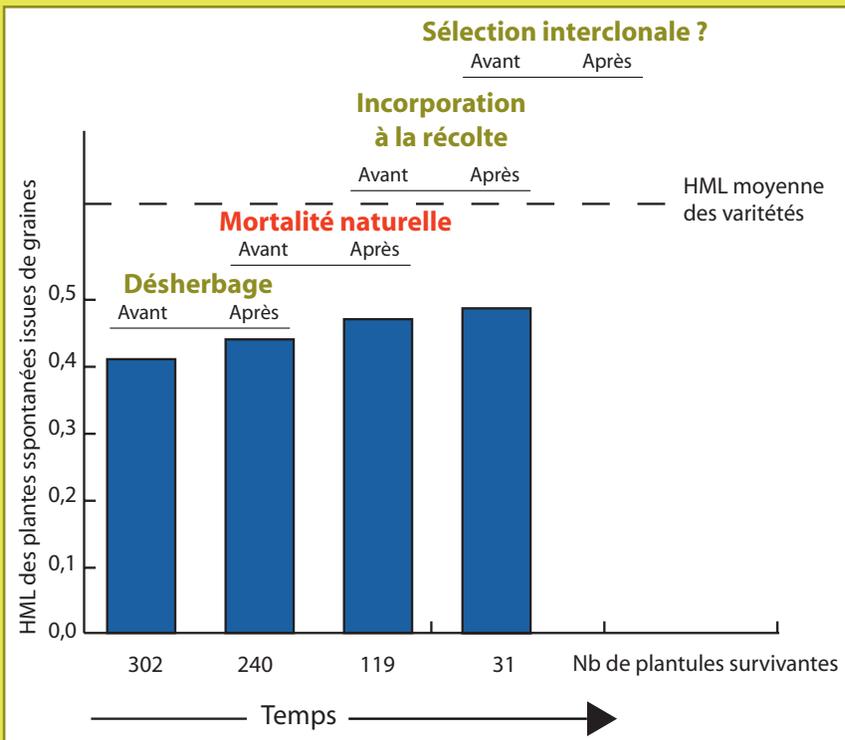
Dans les deux parcelles suivies, les plantes issues de graines ont subi une forte mortalité. Cette mortalité était sélective, tant au niveau phénotypique qu'au niveau génotypique. Trois étapes de sélection ont été identifiées et quantifiées. (1) **Le premier événement sélectif était le désherbage manuel de la parcelle** (Pujol *et al.*, 2005a). En éliminant les adventices, les agriculteurs disent qu'ils n'arrachent pas les plantes issues de graine de manioc. Cependant, des recensements avant et après désherbage dans les deux parcelles montraient qu'entre le quart et le tiers des plantes respectivement avaient disparu à cause de cette action. Les plantes tuées lors du désherbage étaient significativement plus petites que les plantes ayant survécu au désherbage. Elles étaient aussi significativement plus homozygotes, à cause de la corrélation entre taille (et taux de croissance, étant donné que toutes les plantes issues de graines avaient approximativement la même âge) et hétérozygotie multilocus. Il semble que les petites plantes n'aient pas été vues par l'agriculteur, et que leur mortalité peut être attribuée à une sélection humaine inconsciente. (2) **La mortalité naturelle était responsable de la deuxième étape de sélection** (Pujol et McKey, 2006). Cette mortalité a été due à la compétition entre les plantes issues de graines. Les graines du manioc étant disséminées et enfouies par les fourmis (photo 1), les plantes issues de graines se trouvent souvent agrégées, la taille de ces agrégations correspondant aux dimensions des chambres des fourmilières. Dans la compétition intense qui s'ensuit, les plantes initialement plus grandes avaient un avantage. La taille étant toujours positivement corrélée avec le taux d'hétérozygotie multilocus, les plantes ayant survécu durant cette étape étaient non seulement plus grandes, mais aussi plus fortement hétérozygotes que celles qui ont péri. (3) **Dans la troisième étape, les agriculteurs, lors de la récolte, sélectionnaient les plantes issues de graines qu'ils allaient utiliser pour préparer des boutures.** Cette étape de sélection humaine consciente favorisait aussi les plantes plus vigoureuses. A chacune de ces trois étapes, un mécanisme différent était responsable de la mortalité sélective, mais tous ces mécanismes ont agi dans le même sens : une mortalité disproportionnée des individus de petite taille. La taille étant significativement corrélée à l'hétérozygotie multilocus – reflet de la dépression de valeur sélective due à la consanguinité – les plantes ayant survécu à chaque étape étaient caractérisées par un taux d'hétérozygotie plus élevé que la population avant l'événement de sélection. Ainsi la sélection naturelle et la sélection humaine,

consciente et inconsciente, agissaient ensemble tout au long du cycle de culture, de façon que les plantes issues de graines ayant survécues approchaient de plus en plus les clones hétérozygotes et vigoureux qui constituent les variétés locales (figure 1). Ces mécanismes sélectifs expliquent comment les agriculteurs peuvent combiner les avantages des deux modes de reproduction, clonal et sexué. En effet, **la population de manioc dans une parcelle est constituée de deux compartiments à fonctionnement très contrasté des points de vue génétique et écologique. Le compartiment clonal assure la production à court terme, tandis que le compartiment sexué assure la création et le tri sélectif de nouveaux génotypes, indispensables pour le potentiel adaptatif et donc la production à long terme.**



Photo 1: Une ouvrière de la fourmi *Ectatomma brunneum* portant vers son nid un diaspore de *Manihot tristis* (dont la graine a été marquée avec de la peinture blanche pour permettre le suivi). Savane Maillard, près de Macouria, Guyane française. Les fourmis sont attirées par l'élaïosome, corps lipidique de couleur blanchâtre à l'extrémité de la graine. En enfouissant les graines dans leur nid, les fourmis constituent une banque de graines dormantes dans le sol. La myrmécochorie, l'établissement d'une banque de graines dans le sol, la dormance physiologique, et le déclenchement de la germination par un signal thermique, sont des adaptations de nombreuses espèces de *Manihot* aux milieux dynamiques des écotones forêt/savane. Ces adaptations continuent à fonctionner chez le manioc domestiqué, dans les agroécosystèmes créés par l'agriculture itinérante sur brûlis.

Figure 1. Sélection naturelle et sélection humaine (consciente et inconsciente) agissent ensemble sur les plantes consanguines, de façon qu'à la fin du cycle de culture, le niveau d'hétérozygotie multilocus des plantes issues de graines ayant survécu jusqu'à la récolte approche celui des clones propagés comme variétés locales (Pujol *et al.*, 2005a ; Pujol et McKey, 2006).



## Le fonctionnement des populations sauvages.

L'écologie reproductive sexuelle du manioc domestiqué reflète celle de l'ancêtre sauvage. Les plus proches parents sauvages du manioc sont un complexe d'espèces (probablement une seule espèce polytypique) s'étendant tout autour du bassin amazonien, dans les écotones forêt / savane des marges saisonnièrement sèches de l'Amazonie. Nous avons étudié sur le terrain des populations de *M. esculenta* subsp. *flabellifolia* (marge sud de l'Amazonie, Rondônia), considérées comme l'ancêtre direct du manioc, et des populations guyanaises appartenant au même complexe, mais qui sont mieux connues sous le nom de *M. tristis*. Dans les deux régions, ces parents très proches du manioc sont des plantes inféodées aux écotones forêt / savane. Germant après des perturbations (incendies,...) à partir de banques de graines dormantes dans le sol, elles adoptent une forme buissonnante dans les premiers stades de succession, devenant lianescentes avec la fermeture du milieu. Dans les stades tardifs de succession, elles finissent par disparaître, laissant une banque de graines, qui germeront après une nouvelle perturbation. Le manioc domestiqué a conservé ce système, qui est bien « pré-adapté » à l'alternance jachère-brûlis. Les graines produites lors d'un cycle de culture restent dormantes durant toute la jachère et germent au début du nouveau cycle de culture, juste après le brûlis.

L'écologie de reproduction des parents sauvages du manioc, et du manioc lui-même, est constituée de trois groupes de traits interdépendants : des adaptations pour la myrmécochorie (dissémination et enfouissement des graines par les fourmis, constitution d'une banque de graines dormantes dans le sol) ; une stratégie de dormance physiologique où la germination est déclenchée non pas par la lumière mais par un signal thermique, le réchauffement du sol, qui indique l'absence de couverture végétale ; et la morphologie fonctionnelle de la plantule (Pujol *et al.*, 2005b).

Nous avons étudié de façon approfondie le rôle de la myrmécochorie. Dans une première étude nous avons montré que (i) l'élaïosome (corps lipidique présent sur chaque graine) est attractif à toutes les espèces de fourmis (à l'exception des fourmis champignonnistes, *Atta* et *Acromyrmex*) présentes dans les savanes côtières ; (ii) la graine démunie de l'élaïosome n'est pas attractive aux fourmis ; (iii) la seule fourmi jouant un rôle important dans la dissémination est *Ectatomma brunneum*. Cette espèce est présente dans toutes les savanes que nous avons échantillonnées, ainsi que dans les champs amérindiens de manioc. Une deuxième étude focalisée sur cette espèce (Renard, 2006) a montré que les graines sont portées dans les chambres du nid contenant le plus grand nombre de couvain (qui sont nourris par les

élaïosomes), et que ces chambres sont souvent les plus profondes. Si les graines restent à cette profondeur, elles n'apercevront pas le signal thermique déclenchant la germination, et n'auront pas suffisamment de réserves pour atteindre la surface. Notre étude a mis à jour un mécanisme assurant le transport secondaire à la surface des graines enterrées profondément : après de fortes pluies, la nappe d'eau dans le sol monte, inondant les chambres profondes. Après la redescente de la nappe, les fourmis nettoient les chambres inondées, portant des graines démunies d'élaïosome au tas de déchets à la surface près de l'entrée du nid. Ceci est un endroit propice pour la germination et l'établissement de la plantule.

Nos études suggèrent aussi la *dispersion dirigée* des graines vers des microsites favorables, bénéfice rarement démontré de la dispersion zoochore. Dans les savanes côtières de la Guyane, de faibles différences de topographie ont des conséquences importantes pour le drainage. Nous avons montré que les nids d'*Ectatomma* sont restreints aux microsites les mieux drainés. Les *Manihot* ne tolèrent pas, eux non plus, les sols mal drainés. Leurs graines, projetées partout par une première étape de dispersion ballistique, sont ensuite concentrées par les fourmis dans les sites les mieux drainés.

### **Adaptations divergentes dans la radiation évolutive du genre *Manihot*.**

De nombreuses espèces de *Manihot*, y compris les plus proches parents du manioc domestiqué, sont inféodées à l'écotone forêt / savane. Parmi leurs adaptations à ce type de milieux est une grande plasticité dans leur forme de vie : arbustives dans des milieux ouverts des premiers stades de succession, elles deviennent lianescentes avec la fermeture de la végétation. A partir de cette stratégie que nous supposons ancestrale (la phylogénie moléculaire sur laquelle nous travaillons nous permettra de tester cette hypothèse ; voir la section « Perspectives »), plusieurs tendances évolutives se dessinent. L'une de ces tendances est l'adaptation aux milieux forestiers. En Guyane, *Manihot* aff. *quinquepartita* illustre cette tendance, avec la spécialisation du port lianescent au dépend de la phase arbustive et l'évolution d'une stratégie de régénération libérant la plante de toute dépendance aux habitats ouverts (des graines plus grandes, renfermant plus de réserves ; une stratégie de dissémination des graines par les vertébrés frugivores [transformation de la capsule en drupe, fruit charnu] ; régénération en chablis). Une tendance évolutive très différente est montrée par le manioc domestiqué : cultivé uniquement dans des milieux maintenus ouverts, le manioc domestiqué aurait perdu les adaptations ancestrales à la phase forestière des écotones. Nous avons étudié (collaboration avec N. Rowe de l'AMAP) la biomécanique

des tiges de *Manihot* aff. *quinquepartita* et du manioc domestiqué. Nos résultats montrent que la première est caractérisée par une énorme plasticité dans l'architecture mécanique, avec différents types de bois formés en fonction du port autoportant ou lianescent de l'individu à différents stades de son ontogenèse. A l'opposé, le manioc domestiqué a perdu cette plasticité (Ménard, 2006).

### **Mise en évidence de traits morphologiques ayant évolué sous la domestication.**

En plus de ces différences dans la biomécanique des tiges, nos travaux ont identifié un ensemble d'autres traits différenciant le manioc domestiqué des populations du parent sauvage étudié en Guyane, '*M. tristis*' (appelé prématurément *M. pruinosa* dans l'une de nos publications [Pujol *et al.*, 2005b], et (par collaboration avec des collègues brésiliens) du plus proche parent sauvage du manioc, *M. esculenta* subsp. *flabellifolia*. Ces divergences phénotypiques - constituant ensemble le syndrome de domestication - semblent refléter l'évolution d'adaptations à des milieux contrastés entre le manioc et les parents sauvages (Pujol, 2004 ; Pujol *et al.*, 2005b). Les traits du manioc sauvage, adaptés aux écotones forêt/savane, ont été transformés lors de la domestication pour devenir adaptés aux milieux agricoles. Ces adaptations à la domestication incluent non seulement des traits directement sélectionnés par les agriculteurs - plus grand rendement en tubercules, meilleure aptitude à la propagation par boutures de tiges - mais aussi des adaptations produites par la sélection naturelle.

Parmi ces adaptations, la plus frappante est la morphologie fonctionnelle de la plantule. Une analyse détaillée des différences entre le manioc et ses parents sauvages dans ce groupe de traits est présentée par Pujol *et al.* (2005b). La morphologie des plantules du manioc sauvage (germination hypogée) entraîne une croissance initiale lente (cotylédons non photosynthétiques), mais confère une plus grande tolérance à la perte des parties aériennes, par l'existence de réserves (cotylédons plus hypocotyle) et de méristèmes (axillaires aux cotylédons et sur la partie souterraine de l'épicotyle) au-dessous du niveau du sol. Ainsi le manioc sauvage est adapté à des milieux pauvres en ressources et imprévisibles, où les risques de perte des parties aériennes sont importants. Chez le manioc domestiqué (germination épigée), par contre, la mise en place très rapide de cotylédons photosynthétiques confère une croissance initiale rapide, favorisée par la relative abondance de ressources (eau, lumière, sels nutritifs) dans les champs agricoles. Cependant, la plante est très sensible à la perte de ses parties aériennes, ne possédant ni de réserves, ni de méristèmes souterrains.

## Flux génique entre compartiments sauvage et domestiqué.

L'hybridation entre manioc domestiqué et sauvage ouvre des opportunités pour utiliser ces plantes comme systèmes modèles pour étudier de nombreuses questions générales en biologie évolutive. Du point de vue de la gestion des populations domestiquées, le flux de gènes provenant du compartiment sauvage pourrait avoir des impacts positifs ou négatifs selon le contexte. Ainsi, ce flux pourrait élargir la base génétique des populations domestiquées et être source de nouvelles adaptations. Cependant, le flux de gènes sauvages pourrait conduire à l'évolution de mauvaises herbes compétitives dans les champs et peut, par ce mécanisme et par d'autres, réduire le rendement et le degré d'adaptation des populations domestiquées. Du point de vue de la conservation des populations des parents sauvages, le flux de gènes domestiqués est préoccupant, car il peut conduire à « l'inondation génétique » des populations sauvages, voire à leur extinction locale par hybridation. Dans l'éventualité d'introduction de variétés génétiquement modifiées de manioc, l'existence de flux géniques du compartiment domestiqué vers le compartiment sauvage serait encore plus préoccupante, car de tels flux pourraient faciliter la diffusion de transgènes dans le compartiment sauvage.

Nous avons montré l'existence de zones d'hybridation naturelle entre manioc domestiqué et un parent sauvage en Guyane. La détection de zones hybrides a été facilitée par la divergence considérable des compartiments domestiqué et sauvage pour des marqueurs neutres. Les patrons observés pour un gène nucléaire (*G3pdh*) et pour des marqueurs microsatellites indiquent que l'introgression des gènes domestiqués dans la population sauvage est importante, et dure depuis plusieurs générations (Duputié *et al.*, en préparation) (figure 2).

Nous étudions aussi le comportement des agriculteurs qui sont à l'origine des situations de contact entre manioc domestiqué et parent sauvage permettant ces flux géniques (Lermyte, 2006). La culture du manioc dans les abattis en forêt – situation classique pour la Guyane – tend à limiter de tels contacts, car les abattis se trouvent souvent isolés des populations du parent sauvage, trouvées uniquement en savane. Dans la région d'étude, à l'origine des contacts sont des petites plantations opportunistes, souvent situées dans des terrains vagues (le long d'une route ou d'un fossé de drainage, photo2) ou dans des champs en terrain relativement marginal, et plantées le plus souvent par des immigrants sans terre. Ces choix de sites sont liés aux contraintes, en premier lieu foncières (peu d'accès aux terres). Il est à noter que les populations domestiquées impliquées dans ces contacts sont presque toujours constituées uniquement de

variétés douces de manioc, dont les racines ont de faibles teneurs en glucosides cyanogéniques, et non pas le manioc amer typique de l'agriculture traditionnelle de la Guyane. L'introgression des gènes domestiqués pourrait donc conduire à la réduction de la teneur de cette importante défense chimique chez les populations sauvages, dont les racines sont amères.

Figure 2. Distribution de l'indice hybride (fréquence individuelle de l'allèle composite W en ordonnée) en fonction du morphotype, dans une population de manioc sauvage (Savane Manuel, Guyane française) introgressée par le manioc domestiqué. Les individus du morphotype domestiqué figurant en blanc (total de 69 individus) ; les individus de morphotype intermédiaire en gris foncé (184 individus) ; les individus de morphotype sauvage en noir (148 individus) et les juvéniles en gris clair (265 individus) (A. Duputié *et al.*, en préparation)

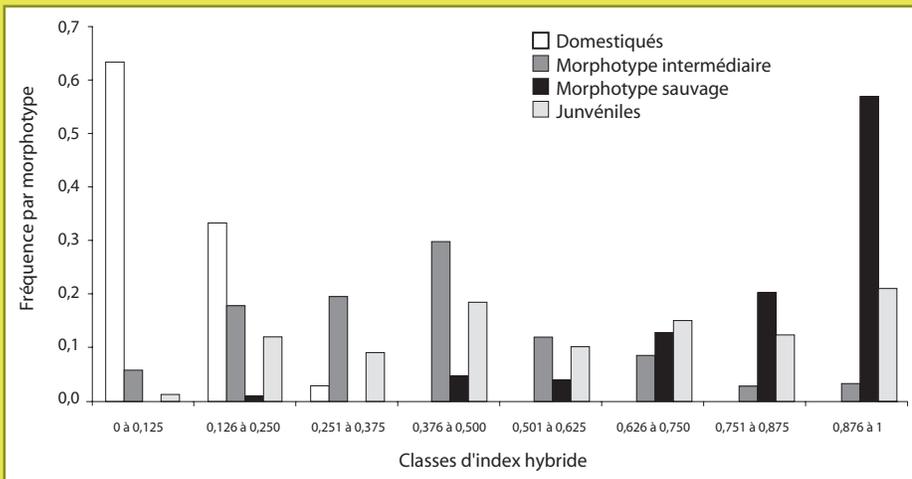
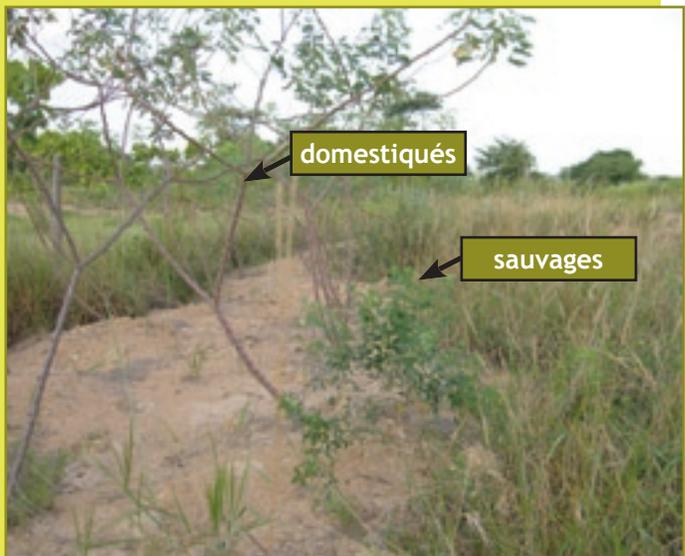


Photo 2:

Une zone de contact étroit entre le manioc domestiqué et son parent sauvage *Manihot tristis*, près de Kourou, Guyane française. Sur le talus produit par l'excavation d'un fossé le long d'une route, une ligne d'une vingtaine de pieds de manioc domestiqué a été planté. Ces plantes se trouvaient alors en proximité d'une grande population de *M. tristis* qui était présente sur le site. Cette proximité facilite l'hybridation entre le manioc domestiqué et ce parent sauvage, documentée par notre étude (voir Figure 2).



## Phylogéographie du manioc et de ses plus proches parents sauvages.

De nombreux aspects de l'origine du manioc domestiqué sont encore sujets à controverses. Les points non résolus incluent la nature du taxon domestiqué - « compilo-espèce » résultant d'hybridations interspécifiques complexes, ou dérivé d'un seul taxon ancestral, le nombre d'événements de domestication et le(s) lieu(x) d'origine de la domestication. Nous avons contribué à la résolution de ces questions en étudiant pour la première fois des populations de proches parents sauvages du manioc provenant des Guyanes. Couplés à d'autres données, nos résultats soutiennent l'hypothèse d'une seule origine de la domestication dans l'écotone sud d'Amazonie, à partir de populations de *Manihot esculenta* subsp. *flabellifolia*, suivi par la diffusion (probablement rapide) du manioc domestiqué à travers l'Amazonie. En contraste, les populations guyanaises du parent sauvage semblent avoir colonisé les Guyanes à partir de la marge est de l'Amazonie, suivant un couloir sec durant une période plus sèche qu'actuellement. Les populations des savanes-roches des inselbergs dans le sud de la Guyane seraient les témoins de cette colonisation, restreints actuellement à ces refuges xériques. Ces populations sont peu différenciées de celles des savanes côtières, non seulement pour le gène *G3pdh* mais aussi pour les marqueurs microsatellites.

## Structuration de la diversité génétique du manioc et ses parents sauvages à l'échelle de la Guyane.

Nous avons pu étudier la structuration de la diversité génétique (8 locus microsatellites) du manioc domestiqué et le parent sauvage, *M. tristis*, à l'échelle de la Guyane, pour un jeu d'échantillons provenant de nos récoltes, et d'autres échantillons mis à notre disposition par des collaborations (Jean-Jacques de Granville, Corinne Sarthou et Philippe Gaucher pour les savanes-roches des inselbergs ; Marie Fleury pour les variétés des Aluku et amérindiens Wayana de Maripasoula ; Sandrine Manusset pour les variétés des Créoles et Palikur du bas Oyapock ; l'herbier de la Guyane pour des échantillons d'herbier des variétés Wayãpi de Trois Sauts). Les résultats (Delêtre *et al.*, en préparation) soutiennent les conclusions suivantes : (i) les deux compartiments, sauvage et domestiqué, sont bien différenciés pour ces marqueurs, comme pour les haplotypes du gène *G3pdh* ; (ii) au sein du compartiment domestiqué, il existe une légère différenciation géographique entre les variétés des trois régions échantillonnées : le bassin de l'Oyapock, Maripasoula, et littoral ; (iii) au sein du compartiment sauvage, les populations des savanes côtières sont légèrement différenciées de celles des savanes-roches des inselbergs du sud du département ; (iv) plusieurs populations sauvages montrent les effets d'introgession de gènes domestiqués, et certaines populations domestiquées montrent les effets d'introgession dans l'autre sens.

L'analyse des données montre plusieurs différences frappantes dans la structuration des populations domestiquées et sauvages. (i) La différenciation entre populations ( $F_{st}$ ) est moins grande (0,114) pour le manioc domestiqué que pour le parent sauvage (0,286), reflétant l'impact des flux géniques dus aux échanges de boutures entre différents groupes habitant différentes régions. (ii) Les populations sauvages montrent, pour tous les locus confondus, un déficit significatif d'hétérozygotes ( $F_{is} = 0,282$ ). Il est actuellement impossible d'estimer les contributions relatives de deux causes probables de ce déficit (allèles nuls [cross-amplification partielle aux sauvages des locus mis au point pour le manioc domestiqué], structuration spatiale et croisements consanguins). En contraste, les populations domestiquées montrent un fort excès d'hétérozygotes ( $F_{is} = -0,207$ ). Ce résultat, classique pour le manioc (par exemple, Elias *et al.* [2004]), s'explique par la multiplication sélective de clones fortement hétérozygotes et vigoureux (par exemple, Pujol *et al.*, 2005a ; Pujol et McKey, 2006).

## Perspectives

### Phylogénie moléculaire.

Nous travaillons vers une phylogénie moléculaire du genre *Manihot* (A. Duputié, thèse en cours). Nous avons obtenu un grand jeu d'échantillons, représentant plus que deux-tiers des espèces décrites pour le genre et provenant de toute l'aire de répartition du genre (centres de diversité au Mexique et au Brésil), par le biais de collaborations avec Dr. Jan Salick (Missouri Botanical Garden). De plus, nous avons obtenu de l'ADN extrait de 28 espèces du genre présentes dans l'herbier du Royal Botanic Garden (Kew, UK). En plus du gène nucléaire *G3pdh*, dont le séquençage est déjà mis au point, nous mettons actuellement au point le séquençage d'autres gènes pour produire une phylogénie robuste. Nous explorons aussi la faisabilité d'utiliser des marqueurs chloroplastiques dans les reconstructions phylogénétiques. La reconstruction phylogénétique sera la pièce maîtresse de l'analyse de la radiation adaptative du genre *Manihot* que nous avons commencée.

### L'étude longitudinale de zones d'hybridation naturelle entre manioc domestiqué et parents sauvages en Guyane.

Les zones d'hybridation naturelle constituent un modèle biologique exceptionnel pour examiner de nombreuses questions d'actualité dans la biologie évolutive, tels que l'interaction entre flux génique et sélection, le rôle de l'hybridation dans l'évolution, et les processus de spéciation.

De plus, un certain nombre de caractéristiques font du système manioc un modèle particulièrement intéressant : (1) la disponibilité d'un grand nombre de marqueurs neutres (dont certains sont cartographiés sur le génome) ; (2) la différenciation des compartiments domestiqué et sauvage pour ces marqueurs, facilitant la détection de l'hybridation ; (3) l'existence de plusieurs traits sous sélection divergente dans les deux compartiments, suggérant des questions intéressantes sur la valeur sélective des hybrides. L'existence de ces divergences adaptatives devrait permettre l'étude de l'interaction entre la migration et la sélection dans la dynamique de la zone hybride. Le suivi de ces zones d'hybridation naturelle est aussi très important du point de vue de la biologie de la conservation des parents sauvages du manioc, permettant d'estimer, et éventuellement de gérer, les risques d'inondation génétique et de diffusion de transgènes.

Des études de la morphologie fonctionnelle des plantules hybrides suggèrent que les hybrides peuvent avoir un *fitness* réduit, au moins dans certains milieux (Aigoïn, 2004 ; Ferlat, 2004), suggérant une dynamique complexe des zones hybrides, impliquant des équilibres entre flux génique et sélection. Nous étudierons cette dynamique en intégrant des études en milieu naturel et des études expérimentales. Nous comptons également étudier les bases génétiques et les mécanismes du développement des phénotypes divergents du manioc domestiqué et ses parents sauvages.

## Principales références bibliographiques

Aigoïn D., 2004. *Morphologie fonctionnelle comparée des plantules du manioc domestiqué (Manihot esculenta) et d'un parent sauvage (M. pruinosa) : adaptations divergentes à des milieux contrastés ?* Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Université Montpellier II.

Elias M., Mühlen G. S., McKey D., Roa A.C. et Tohme J., 2004. Genetic diversity of traditional South American landraces of cassava (*Manihot esculenta* Crantz): an analysis using microsatellites. *Economic Botany*, 58 : 242-256.

Ferlat C., 2004. *Effet de l'hybridation (Manihot esculenta x M. pruinosa) sur la morphologie fonctionnelle des plantules du manioc.* Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Université Montpellier II.

Lermyte C., 2006. *L'hybridation naturelle entre le manioc domestiqué et un proche parent sauvage sur le littoral en Guyane française : le rôle des agriculteurs.* Mémoire, Master 2 « Environnement : Milieux, Techniques, Sociétés », MNHN, Paris.

Ménard L., 2006. *Biomécanique comparative de deux espèces du genre Manihot : M. quinquepartita et M. esculenta Crantz (Euphorbiaceae)*. Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Master 2 « Ecologie, Biodiversité, Evolution », Université Montpellier II.

Pujol, B., 2004. *Ecologie fonctionnelle et évolutive dans les champs du manioc (Manihot esculenta Crantz). Domestication et dynamique évolutive au sein des populations domestiquées*. Thèse, Montpellier, Université Montpellier II, 106 p + 201 p d'annexes

Pujol B., David P. et McKey D., 2005a. Microevolution in agricultural environments: how a traditional Amerindian farming practice favours heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters*, 8 : 138-147.

Pujol B., Mühlen G., Garwood N., Horoszowski Y., Douzery E. et McKey D., 2005b. Evolution under domestication: contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist*, 166 : 305-318.

Pujol B. et McKey D., 2006. Asymmetric competition and the density-dependence of inbreeding depression in a natural plant population : volunteer seedlings of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 19 : 85-96.

Renard D., 2006. *Dissémination des graines de manioc sauvage (Manihot tristis, Euphorbiaceae) par Ectatomma brunneum (Ectatomminae, Formicidae) dans une savane côtière de Guyane française*. Mémoire de stage d'initiation à la recherche, Master 2 « Ecologie, Biodiversité, Evolution », Université Montpellier II.

# INTERACTIONS PLANTES- POLLINISATEURS DANS UNE ÎLE OCÉANIQUE TROPICALE

Distribution géographique,  
syndromes de reproduction et génétique  
des populations d'orchidées dans différents  
écosystèmes de La Réunion

**Coordinateur :** Thierry PAILLER, UMR PVBMT,  
Université de La Réunion, 15 avenue René  
Cassin, 97715 Saint-Denis Messag cedex 9,  
tél : 02 62 93 81 72, fax : 02 62 93 81 66,  
mèl : pailler@univ-reunion.fr

**Autres participants :** Claire Micheneau  
(Université de La Réunion UMR PVBMT),  
David L. Roberts, Marc Chase, Mike Fay (KEW  
Gardens, Londres, RU), Hans Jacquemyn  
(University of Leuven), Jean Bosser (MNHN  
Paris), Vincent Boulet (Conservatoire Bota-  
nique National de Mascarin), Alain Brondeau  
(Office National des forêts (Saint-Denis, La  
Réunion), Jacques Fournel (Herbier Universi-  
taire de La Réunion)

**Mots-clés :** La Réunion, île océanique tropicale, endémisme,  
orchidées, pollinisateurs.

## Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

La haute valeur patrimoniale des écosystèmes réunionnais s'illustre par différentes caractéristiques biotiques, abiotiques et géographiques. À l'instar de nombreux autres archipels océaniques tropicaux possédant des hauts sommets (îles hautes), la Réunion se distingue par une grande diversité de milieux et la présence de nombreuses espèces et genres endémiques distribués dans une centaine de familles de plantes à fleurs.

Aujourd'hui 30 % de la surface de l'île de La Réunion est encore couverte de forêts naturelles et les impératifs liés à la conservation des formations primaires (future création du Parc National, création et gestion écologique de Réserves Naturelles et des Espaces Naturels Sensibles) imposent une bonne connaissance fondamentale de la diversité spécifique et fonctionnelle de ces milieux naturels afin d'opérer des choix quant au mode de leur utilisation et de leur gestion. Certaines composantes de la diversité spécifique sont généralement peu prises en compte, comme c'est le cas des orchidées. Il semble donc important d'affiner la connaissance de la composition floristique des milieux, notamment pour cette famille de plantes à fleurs. Au cours de ce projet, nous avons caractérisé, sur la base de la synthèse de relevés floristiques préexistants ou nouveaux, la diversité et la répartition de la flore des orchidées dans les différents milieux. Au-delà des caractéristiques descriptives du milieu, la conservation du patrimoine naturel passe surtout par une bonne compréhension du fonctionnement des écosystèmes à différentes échelles d'intégration. Chez les plantes à fleurs, les facteurs gouvernant la distribution géographique des espèces ainsi que le fonctionnement des populations (biologie de la reproduction, génétique de populations) sont particulièrement importants à identifier dans un contexte d'évaluation des capacités de leur maintien et de leur évolution. Notre projet visait à décrire les principaux syndromes floraux des orchidées au sein de chacune des grandes unités écologiques de l'île afin de mettre en évidence la diversité des stratégies reproductives de la famille. Enfin, à partir d'un sous-échantillon d'espèces représentatives de ces syndromes, nous avons étudié finement le fonctionnement des populations (fécondité, flux de pollen, rôle des pollinisateurs) en relation constante avec la diversité spécifique des écosystèmes.

## **Principaux résultats : acquis scientifiques, transferts pour la gestion, recommandations.**

### **Ecologie et évolution de la reproduction des orchidées (Angraecinae) de la zone sud-ouest de l'océan Indien.**

Les traces les plus anciennes des orchidées se retrouvent dans les gisements fossilifères du Crétacé où l'on retrouve certains fossiles présentant l'archétype de la fleur d'orchidée actuelle. L'émergence des tribus actuellement reconnues remontent à environ 80 millions d'années. Au sein de la tribu des Vandae (sous famille des épidendroïdeae), la sous-tribu des Angraecinae, propre à la zone Afro-malgache serait apparue voilà 50 millions d'années alors que Madagascar se détache de l'Afrique et commence à individualiser sa flore et sa faune. De cette période à nos jours, la sous-tribu n'a cessé

de se diversifier pour former aujourd'hui une vingtaine de genres comprenant 800 espèces. Parmi les plus grands genres de la sous tribu, *Angraecum*, *Jumellea* et *Aeranthus* trouvent leur centre de diversification à Madagascar et sont presque exclusivement présents à Madagascar et dans les archipels des Mascareignes et des Comores.

Ainsi, nous montrons que les Mascareignes, de par leur isolement géographique et la surface réduite de leurs écosystèmes, n'hébergent aucune espèce pollinisée par des sphinx à longue trompe (plus de 10 cm), ces derniers étant absents de l'île. Par contre, nous avons identifié 3 types d'évolution insulaire empruntés, suite à la colonisation des îles Mascareignes, par des formes à long éperon. Un quatrième type non encore clairement identifié semble aussi original.

1 - Evolution de la sphingophilie vers l'autofertilité : certaines espèces, du fait de l'absence de pollinisateurs à longues pièces buccales, ont mis en place une stratégie reproductrice favorisant l'autofécondation. Elle n'ont donc plus recours au pollinisateurs pour se reproduire. Sur la base des données obtenues en phylogénie moléculaire, ce phénomène serait apparu 6 fois (au sein de deux genres) de manière indépendante, suite à la colonisation de l'archipel par des souches ancestrales à longs éperons. Associée à cette évolution nous notons une forte diminution, voire dans certains cas une absence totale de production d'odeur chez ces formes insulaires.

2 - Evolution de la sphingophilie vers la phalénophilie : ce phénomène s'observe au sein du genre *Jumellea* dans les Mascareignes et à Madagascar. Dans ce cas, certaines souches à longs éperons ont, sans doute sous les effets combinés de la fondation et de la sélection, évolué vers une réduction de leur taille d'éperon pour s'adapter à des pollinisateurs ayant des pièces buccales plus courtes que celles des sphinx à longues trompes. Nous nous intéressons actuellement à l'évolution de la composition du bouquet d'odeur suite au passage de la sphingophilie à la phalénophilie.

3 - Evolution de la sphingophilie vers l'ornitophilie : ce phénomène constitue une grande originalité puisque nous avons découvert la troisième famille d'oiseaux pollinisateurs de la famille orchidées. Le passage de la sphingophilie vers l'ornitophilie semble avoir été possible grâce à une adaptation clé (pré-adaptation), présente au sein du groupe frère impliqué, et caractérisée par une gorge de l'éperon très large permettant à un oiseau du genre *Zosterops* d'insérer son bec dans l'éperon lors de sa quête de nectar. L'évolution vers

l'ornitophilie au sein de trois espèces de la section endémique Hadrangis s'accompagne de la perte totale d'odeur. De plus l'inertie phylogénique ne semble pas permettre la mise en place, au sein du clade, de fleurs colorées caractéristiques des plantes ornitophiles.

*Zosterops borbonicus* est la première espèce de la famille des zostéropidées à être reportée comme pollinisatrice d'une espèce d'orchidée (figure 1) ce qui porte à trois le nombre de familles d'oiseaux pollinisatrices des orchidées.



Figure 1 : Photographie de *Zosterops borbonicus* en train de polliniser *Angraecum striatum*

4 - Evolution de la sphingophilie vers la forme « Bonnieria » : l'identification des pressions de sélection et des forces évolutives ayant permis la mise en place de la forme florale très originale du genre Bonnieria n'a pas encore été élucidée. En effet, nous n'avons jusqu'alors aucune donnée concernant la pollinisation et, les études d'analyses chimiques de l'odeur n'ont pas encore été réalisées. L'évolution de la morphologie florale résulte d'une mutation pélorique survenue lors de la colonisation de la réunion par la souche ancestrale à long éperon. Cette mutation a pour conséquence de remplacer le labelle (pétale axiale portant l'éperon) en pétale latéral, entraînant la mise en place de l'actinomorphie et la perte de la zygomorphie. Il sera intéressant d'examiner les conséquences du changement de symétrie florale sur le comportement des pollinisateurs impliqués dans la reproduction de ces plantes.

## Caractéristiques reproductives des communautés selon les écosystèmes

Nous venons de voir que les particularités insulaires entraînent des changements évolutifs parfois très importants à partir de souches continentales. Il est donc intéressant comprendre comment ces originalités reproductives se distribuent géographiquement et au sein des différents écosystèmes de l'île.

Les orchidées se caractérisent par une grande adaptabilité de leur morphologie florale et par la diversité des interactions qu'elles entretiennent avec leurs pollinisateurs. Ces deux principaux traits de la famille expliquent grandement leur succès évolutif. La famille a conquis pratiquement tous les écosystèmes terrestres de la planète exceptés les déserts et les zones polaires. Elles constituent donc le modèle idéal pour caractériser les syndromes de reproduction des communautés dans différents écosystèmes.

Les divers écosystèmes de La Réunion se différencient essentiellement le long du gradient d'altitude et secondairement selon l'exposition aux vents dominants. Les résultats concernant la reproduction des orchidées dans les écosystèmes réunionnais montrent, avec l'altitude, un affranchissement progressif du recours aux pollinisateurs pour se reproduire. Ces résultats semblent en grande partie indépendant des contraintes phylogénétiques dans la mesure où l'autogamie est présente au sein de genres différents (convergence). Par exemple, dans les prairies altimontaines de la Réunion, les genres *Cynorkis*, *Satyrium* et *Disa*, sont tous auto-fertiles (aptés à s'auto-féconder en absence de pollinisateurs). Par contre ils ne possèdent que des représentants non auto-fertiles en Afrique du sud et à Madagascar. Au sein des espèces des genres *Angraecum* et *Jumellea* de La Réunion, l'auto-fertilité est aussi largement répandue alors qu'aucune espèce malgache ou africaine n'a encore été décrite comme telle. Par ailleurs, les espèces dépendant de pollinisateurs assez spécialisés (notamment les sphinx de petite taille ou taille moyenne) sont surtout présentes à basse altitude.

Il apparaît donc que les caractéristiques des écosystèmes terrestres varient avec l'altitude au regard de l'importance des pollinisateurs pour la reproduction de leurs espèces. Ces résultats suggèrent une baisse de l'activité et de la diversité des pollinisateurs en altitude. Ils permettent de mettre en évidence quels sont les compartiments clés pour le maintien de chaque écosystème de la Réunion.

## Articles et communication scientifiques du projet

Jacquemyn H., Micheneau C., Roberts D.L. et Pailler T., 2005. Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Reunion Island. *Journal of Biogeography* [en ligne], 32 (10), 1751-1761, doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01307.x. Disponible sur : <http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2699.2005.01307.x> (consulté le 09.10.2006).

Micheneau C., Fournel J., Pailler T., 2006. Bird Pollination in an Angraecoid Orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Annals of Botany*, 97 : 965-974.

Micheneau C., Fournel J., Gauvin A., Pailler T., 2006 (en revision) Self pollination in *Jumellea stenophylla* : a rare long spured endemic orchid from La Réunion Island.

Legras S., Micheneau C., Dupont J., Pailler T., 2003. Biologie reproductive d'une espèce protégée de l'île de La Réunion (*Corymborkis corymbis* : Orchidaceae) : implications pour sa conservation. *Revue d'écologie : La Terre et La Vie*, 58 (3) : 271-282.

Fournel J., Micheneau C., Pailler T., 2005. *Aeranthes adenopoda* H. Perrier, une orchidée nouvelle pour l'île de La Réunion. *L'orchidophile*.164 : 7-10.

Fisher G., Gravendeel B., Moat J., Cribb P., Pailler T., Kiehn M., Sieder A., Heiselmayer P., 2004. Phylogenetic and geographical analyses of the orchid genus *Bulbophyllum* on madagascar and the mascarene. Communication orale, *Royal Academy of Science*, 17 – 21 mars 2004, London (UK).

Pailler T., 2004. Loss of the sphingid pollination syndrome in mascarene island long spured orchids. Communication orale, *Workshop Réunion-AFSud*, 29 novembre – 4 décembre 2004, Saint-Pierre, La Réunion, France.

Pailler T., Micheneau C., 2005. Orchid-pollinator interactions on Réunion island. Communication orale, *18 th World Orchid Conference*, 11-20 mars 2005, Dijon, France.

Micheneau C. et Pailler T., 2004. Pollination success in calanthe sylvatica: a food deceptive orchid that functions without model. Communication orale, *International Orchid Workshop*, 28 juin - 2 juillet 2004, Haapsalu, Estonie.

Micheneau C., Fay M., Chase M., Carlsward B., Pailler T., 2004. Molecular phylogeny of the large afro-malagasy subtribe Angraecinae (Orchidaceae). Communication orale, *New perspectives on the systematics and Ecology of Orchids*, 18-20 novembre 2004, Toulouse, France.



# EVALUATION MULTI-ÉCHELLES DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE, STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE DES ARBRES EN FORÊT GUYANAISE

Prise en compte du substrat géologique, des types de sols et de la dynamique sylvigénétique (DIME)

**Coordinateur :** Daniel SABATIER (IRD), UMR AMAP, Boulevard de la Lironde, TA 40/ PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, tél : 04 67 61 65 83, fax : 04 67 61 56 68, mél : [sabatier@mpl.ird.fr](mailto:sabatier@mpl.ird.fr)

**Autres participants :** UMR AMAP Montpellier Cayenne : Pierre Couteron (IFP), Georges Elfort (IRD), Cécile Madelaine (Agro-M), Jean-François Molino (IRD), Eric Nicolini (Cirad-Forêt), Marie-Françoise Prévost (IRD), Raphaël Pélissier (IRD), Christophe Proisy (IRD), Jean-Louis Smock (IRD), Michel Tarcy (IRD).

**UMR Ecofog Kourou :** Etienne Abner (Cirad-Forêt), Michel Baisie (Cirad-Forêt), Damien Bonal (INRA), Anne-Marie Domenach, (CNRS), Vincent Freycon (Cirad-Forêt), Isabelle Godard, (CNRS), Valery Gond (Cirad-Forêt), Jean-Yves Goret (INRA), Ficadici Kago (Cirad-Forêt), Martinus Koese (Cirad-Forêt), Frits Kwasié (Cirad-Forêt), Jérôme Le Fol, E. Lentillus (INRA), Onoefe Ngwete (Cirad-Forêt), Jean-Christophe Roggy (INRA), Richard Santé (Cirad-Forêt), Jean Weigel (Engref)

Valérie Trichon (Université Paul Sabatier, UMR Ladybio), A. Lafitte-Olano (Université Paul Sabatier, UMR Ladybio)

**Collaborations :** Alain Franc et Jean-Marc Guehl (INRA), Hervé Théveniaut (BRGM)

**Mots-clés :** forêt tropicale humide, spatialisation, télédétection, diversité, arbres, groupes fonctionnels d'espèces, fonctionnement du peuplement, relations espèces-environnement, gradients écologiques.

## Rappel du contexte

Les forêts tropicales humides, par leur richesse biologique et structurale comme par leur emprise géographique et leur importante biomasse, jouent un rôle de premier plan dans les grandes questions sociétales que sont la conservation de la biodiversité, la gestion des ressources naturelles et les cycles biogéochimiques globaux. Or ce sont des écosystèmes dont la complexité pose, aux écologues comme aux gestionnaires, des problèmes théoriques, scientifiques et techniques considérables. Ces questions sont abordées en Guyane dans le cadre de plusieurs projets étroitement liés à DIME, notamment *Approches structurale et fonctionnelle de la Variabilité spatiale de la couverture forestière tropicale humide en Guyane française* (ACI Ecologie Quantitative) et *CARactériser l'Ecosystème FORestier guyanais pour mieux le gérer* (12<sup>e</sup> CPER-Guyane).

Un des enjeux du projet DIME est de proposer des méthodes et des outils qui permettraient aux gestionnaires forestiers de mieux raisonner leurs actions à des échelles compatibles avec des objectifs d'exploitation et de conservation des ressources naturelles. Par exemple, si l'organisation spatiale de la diversité est avant tout déterminée par les conditions environnementales, une politique de conservation s'appuyant sur de petites unités représentatives des différents types d'habitats paraît pertinente. Si, au contraire, les facteurs historiques liés à la propagation des espèces sont prépondérants, les populations de petites réserves isolées seront probablement vouées à disparaître à long terme ; dans ce cas, une politique de conservation basée sur de grandes aires protégées (ou sur un maillage régulier de l'espace par des réserves interconnectées), paraît mieux adaptée. Aborder cette question passe par la compréhension des règles d'organisation spatiale de la diversité à méso-échelle (c'est-à-dire du paysage à la région écologique), ce qui nécessite de disposer à la fois d'importants jeux de données et d'outils d'analyse appropriés.

Nous avons donc cherché à décrire, analyser et comprendre, à l'échelle d'une région naturelle (en l'absence de gradient climatique), l'influence de deux causes importantes de variation de la diversité des espèces et de la diversité fonctionnelle du peuplement forestier arborescent : le substrat géologique et pédologique, et l'intensité du régime de perturbations naturelles. Ces deux facteurs ont de plus une influence marquée sur l'architecture et la stature des peuplements, ce qui a permis d'étudier divers moyens de spatialisation via la télédétection.

## Résultats

### Dispositif

L'étude s'est focalisée d'une part sur une localité, le secteur de Crique Plomb – Montagne Plomb (CP) où deux substrats géologiques sont en contact, le volcano-sédimentaire de la série Paramaca et les schistes de la série Armina (Orapu ou Bonidoro suivant les sites), et d'autre part sur une région, le Bas-Sinnamary, où divers sites, Counami (CO), Paracou (PAR), Piste de Saint -Elie (PSE) ont déjà été étudiés, ce qui a permis de mener des analyses comparatives.

Afin d'aborder l'influence des structures spatiales de l'environnement sur le peuplement forestier, nous avons choisi de mettre en place sur le site principal (CP) un dispositif d'échantillonnage à échelles emboîtées, s'appuyant sur une stratification environnementale préalable en trois niveaux hiérarchiques : géologie, géo-morphologie, pédologie. Nous avons parallèlement développé un cadre analytique de décomposition de la diversité permettant de prendre en compte de manière explicite la structure spatiale de l'échantillonnage (Couteron et Péliissier, 2004). Dans ce cadre méthodologique, la diversité s'exprime de manière très générale comme une variance pondérée de l'abondance relative des espèces. Elle se décompose alors en fractions additives, diversité bêta (expliquée) et diversité alpha (résiduelle), en fonction des facteurs environnementaux ou des classes de distance entre points d'échantillonnage.

Le niveau le plus fin de la stratification est une caractérisation en types de sols le long de toposéquences représentatives, via une étude géomorpho-pédologique fine (fosses pédologiques, sondages, profils d'humidité volumique). Les relevés de végétation ont été disposés en suivant les toposéquences pédologiques, selon une configuration originale en Points-Grappes (PG) qui permet un gain en termes d'effort d'échantillonnage de près de 40% par rapport au système plus classique des parcelles d'inventaire. Le PG est une ligne parallèle à la toposéquence le long de laquelle, à intervalles de 20 m, sont positionnés perpendiculairement des segments d'échantillonnage constitués de 3 points distants de 20 m où sont relevés  $D_{130}^{(1)}$  et espèce des 4 arbres ( $D_{130} \geq 10$  cm) les plus proches ; 18 PG ont été réalisés, soit un total de 8,5 km et 5335 arbres.

Ce dispositif a été complété pour les approches structurale, architecturale et fonctionnelle des peuplements par un ensemble de parcelles échantillons des principaux types de substrat pédologique et de situations structurales et architecturales : 8 ( $D_{130}$ ; espèce) + 7

---

(1) Diamètre du tronc à 1,3 m du sol, aussi appelé dbh (diameter at breast height).

(D<sub>130</sub> uniquement) parcelles de 1 ha constituent ce jeu de données auxquelles viennent s'ajouter 8 parcelles de 1200 m<sup>2</sup> (D<sub>130</sub> ; espèce ; hauteur) réalisées pour une étude antérieure.

A l'échelle régionale, le dispositif issu d'études antérieures est constitué par un ensemble de parcelles de 0,12, 0,5 et 1 ha dont on connaît le substrat, le sol dominant, la structure et la composition (D<sub>130</sub> ; espèce), ainsi que dans certains cas (PAR, PSE) plusieurs paramètres de la dynamique du peuplement (croissance diamétrale, mortalité, recrutement).

Au total, le jeu de données sur l'ensemble du dispositif comprend 66 600 arbres mesurés (D<sub>130</sub>) et localisés dans un SIG<sup>(2)</sup>, dont plus de 62 000 identifiés botaniquement (919 espèces, 313 genres et 74 familles). Parmi ces 62 000 arbres, 11 000 (pour 602 espèces, 254 genres, 67 familles) ont été inventoriés à CP dans le cadre du projet DIME. Ces derniers inventaires ont permis d'identifier un genre et plusieurs espèces nouveaux pour la Guyane, certaines de ces dernières étant même nouvelles pour la science.

### **Pédologie et relations sol - végétation**

Les caractérisations topographique, pédologique et géologique du site CP ont été réalisées d'une part en réinterprétant les données acquises lors d'une étude précédente (Paget , 2000) et d'autre part en réalisant de nombreuses nouvelles acquisitions (soit environ 60% des données de sondages et fosses pédologiques : 105 sondages à 1,2 m, 25 fosses et 25 tubes de profil d'humidité pour sonde TDR ; prélèvements de cuirasse et lithoreliques). Les points-grappes (PG) sont situés sur deux grands types de substrats : les schistes pélitiques-Orapu au nord (PG1 à PG16) et le complexe volcano-sédimentaire (Paramaca) au sud, des conglomérats s'intercalent brièvement entre les deux. Au-delà de la classification naturaliste des sols observés (cuirasses affleurantes ou démantelées, avec ou sans hydromorphie ; sols amincis à saprolite profonde ou superficielle, avec ou sans hydromorphie ; sols ferrallitiques profonds et sols des bas fond hydromorphes), la description des sondages et fosses (humidité, texture, couleur Munsell, taches, racines, éléments grossiers) ainsi que les analyses chimiques et granulométriques font l'objet d'analyses multivariées qui visent à mieux rendre compte des dissimilarités de fonctionnement hydrique que souligne l'étude diachronique des profils d'humidité.

Une toposéquence typique dans les schistes Orapu présente des versants aux pentes fortes (30 à 60%) occupés principalement

---

(2) Auxquels s'ajoutent les 74 200 arbres du dispositif de Paraou (Cirad-Forêt).

par les sols sur saprolites superficielles. En amont de ces versants, les sols sur saprolites profondes font la transition avec les sols sur cuirasses démantelées. En aval, les sols sur saprolites superficielles sont remplacés par des sols hydromorphes. Les toposéquences dans le volcano-sédimentaire sont beaucoup plus longues et les pentes plus faibles ; plusieurs niveaux de cuirasses compactes (7-9) alternent avec les sols plus profonds issus de cuirasses démantelées avec quelquefois des traces d'hydromorphie de nappes perchées.

La décomposition explicite de la diversité sur les PG du site CP montre que deux types de sols d'une même strate géomorphologique ou d'un même substrat géologique portent des peuplements en moyenne plus différents l'un de l'autre que ne le sont en moyenne ceux de deux strates géomorphologiques ou de deux compartiments géologiques. Ce résultat, qui peut paraître surprenant au premier abord, confirme cependant le rôle prépondérant du type de sol, et notamment du degré d'hydromorphie, comme facteur environnemental responsable de la variation de la diversité spécifique des arbres en Guyane.

Il est maintenant admis qu'un premier niveau de typologie des forêts de Guyane consiste à distinguer les peuplements des bas-fonds hydromorphes, qui abritent des espèces spécialisées, des peuplements de « terre ferme ». Les peuplements des bas-fonds sont plus homogènes et leur composition varie peu avec la distance. Pour les peuplements de terre ferme, l'influence du degré d'hydromorphie lié à l'amincissement du profil pédologique à l'échelle locale de la toposéquence, est confirmée dans un nouveau contexte géologique. L'ordonnement des espèces dans ces deux gradients est concordant entre les deux sites sur lesquels ont été conduites les études pédologiques détaillées (CP et PSE) et montre plusieurs cas de radiation à l'intérieur d'un même genre (*Eperua*, *Eschweilera*, *Licania* ...). Nous avons également montré que dans ces zones de terre ferme, la dissimilarité augmente avec la distance. Ce résultat appelle des analyses complémentaires pour déterminer si cette augmentation peut s'expliquer (au moins en partie) par des effets environnementaux à plus large échelle ou par une organisation spatiale du paysage (taille et position relative des compartiments de la stratification environnementale).

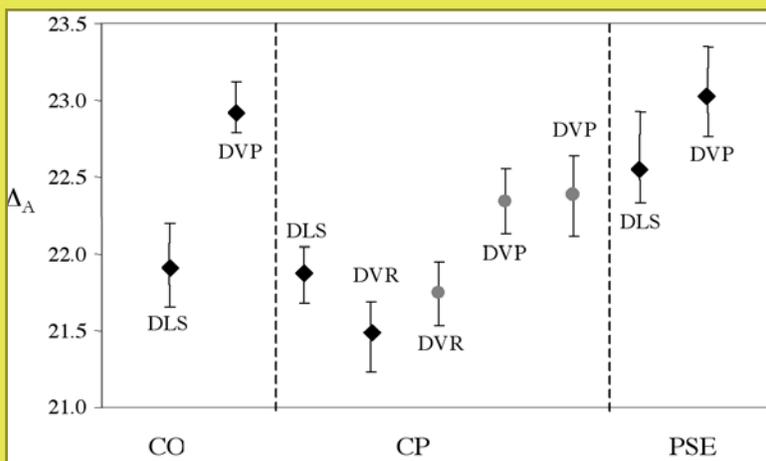
### **Diversité fonctionnelle**

On entend ici par diversité fonctionnelle la prise en compte de deux éléments importants de l'écophysiologie des arbres : d'une part l'acquisition du carbone et de l'eau, et le compromis au niveau foliaire entre ces flux (efficacité d'utilisation de l'eau), et d'autre part l'acquisition de l'azote.

L'efficacité d'utilisation de l'eau a été approchée à l'échelle du couvert, par le biais de mesures de composition isotopique du carbone ( $\Delta^{13}\text{C}$ ) des espèces dominantes. L'intégration de ces mesures sur une aire minimale comprise entre 0,5 et 1 ha, permet d'estimer la discrimination isotopique du couvert ( $\Delta\text{A}$ ) un paramètre important du fonctionnement écophysiologique du peuplement.

Comparées aux précédents résultats publiés pour la forêt tropicale humide, les valeurs de  $\Delta\text{A}$  que nous avons obtenues sont nettement plus fortes, suggérant une faible efficacité d'utilisation globale de l'eau. Ceci est probablement lié aux conditions climatiques favorables dans cette région (forte pluviométrie, faible déficit de saturation de l'air moyen). En outre, nous avons mis en évidence une variabilité importante du  $\Delta\text{A}$  à l'échelle de la région (figure 1), à la fois entre site et au sein d'un même site. Cette variabilité semble associée à la fois aux conditions hydriques dans le sol et à la composition floristique des peuplements, lesquelles sont elles-mêmes corrélées.

Figure 1 : Discrimination isotopique du carbone de la canopée ( $\Delta\text{A}$ ) des différents sites étudiés. Losanges : schistes ; cercles : volcano-sédimentaire ; DVP = drainage vertical profond ; DVR = drainage vertical ralenti ; DLS = drainage latéral et superficiel.



L'acquisition de l'azote dépend d'une part de la fertilité des sols, et d'autre part de comportements spécifiques. Nous avons donc d'une part mesuré la fertilité des sols (%N, C/N, concentration en nitrate, activité biologique microbienne - nitrification et dénitrification), et d'autre part analysé les modes d'acquisition de l'azote par les différents groupes fonctionnels connus (espèces fixatrices, non fixatrices, préférence pour l'ammonium ou pour le nitrate), ainsi que les proportions de ces différents groupes dans les peuplements, grâce à des mesures isotopiques de  $^{15}\text{N}$  foliaire.

Les sols sur schistes sont nettement plus pauvres en azote que les autres, ce qui se traduit au niveau du peuplement à la fois par une plus forte densité d'individus et par une phytomasse foliaire plus importante. La proportion de légumineuses (en nombre d'individus comme en nombre d'espèces) dans le peuplement ne semble pas dépendre de la richesse du sol. En revanche, parmi ces légumineuses, le pourcentage de *Caesalpinaceae*, dont 80% des espèces ne sont pas fixatrices, est très élevé sur les sols plus riches en azote. L'étude fine de deux espèces modèles, *Dicorynia guianensis* et *Eperua falcata* a mis en évidence la stabilité de leurs comportements (nette préférence pour l'ammonium dans le premier cas, pour le nitrate dans le second) quelle que soit la fertilité des sols (Schimann *et al.* 2006).

### Structure et architecture

Bien qu'il s'exprime selon des modalités propres à chaque espèce, le développement d'un arbre forestier passe schématiquement par trois phases (avenir, présent et passé) identifiables sur le terrain par des critères architecturaux simples. Appliqué aux arbres dominants d'un peuplement, ce diagnostic architectural permet d'estimer l'état sylvigénétique d'une forêt. L'étude menée sur le site de CP révèle que tous les peuplements observés, quel que soit le substrat, sont des peuplements matures (majorité d'arbres du présent et du passé, approchant ou ayant atteint leur hauteur maximale). Toutefois, les parcelles sur schistes portent des arbres matures plus petits que ceux des parcelles sur volcano-sédimentaire. A l'inverse, les résultats préliminaires du diagnostic architectural des parcelles témoin de PAR suggèrent que les peuplements y sont à des stades dynamiques différents, ce qui ouvre des perspectives de recherche intéressantes.

Afin de lier structure, dynamique et diversité, un ensemble de levés d'altimétrie laser aéroportée a été conjointement acquis dans le cadre des projets DIME et CAREFOR sur les sites de CP et PAR notamment. Ces données, générées par un dispositif de type altimètre-laser-scanner hélicopté (voir ALTOA : <http://www.altoa.fr/>) constituent, pour des secteurs de plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'hectares, un semis de point (densité : 2-8/m<sup>2</sup>) dont on connaît très précisément les coordonnées (x,y,z) et qui donnent une vision de la porosité du couvert végétal, de sa surface extérieure (MNS), ainsi que de la topographie du sol (MNT). Au site CP, ces données rendent compte des variations structurales du couvert en fonction des sols. A PAR, nous avons vérifié que les statistiques locales du semis de point (hauteur max, médiane, quartiles, interquartile sur 100 m<sup>2</sup>, ramenées à une hauteur relative au sol) ont du sens pour décrire l'environnement forestier : elles rendent compte du potentiel de croissance des arbres de petit diamètre ( $D_{130} < 10$  cm).

De plus, dans des placeaux de relevés botaniques, les proportions des types de canopée qu'elles permettent de définir sont corrélées significativement à la diversité spécifique.

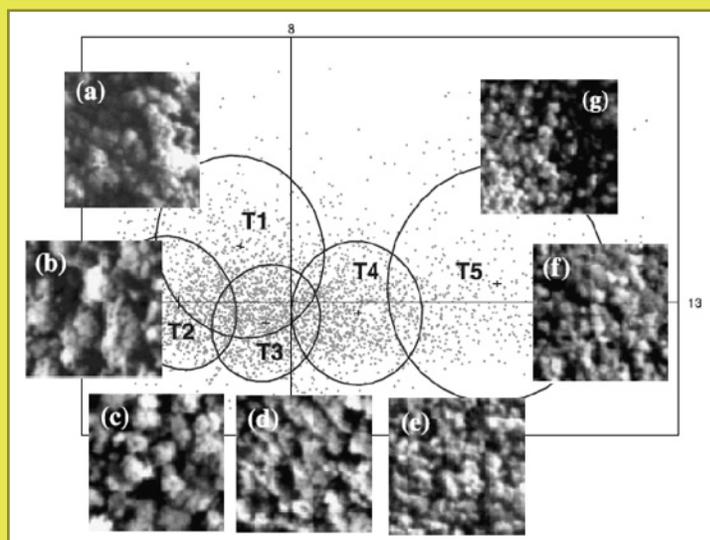
Cette relation est de même nature que celle observée à PAR sur les arbres de petit diamètre ( $D_{130} < 10$  cm) : chacun des paramètres de la dynamique (densité, croissance, mortalité, recrutement), ou leur combinaison via une ACP (analyse en composantes principales), génère une distribution de la diversité alpha conforme à l'hypothèse de perturbation intermédiaire ( $R^2$  0,24 à 0,26,  $P < 0,01$ ).

Pour spatialiser ces résultats, la disponibilité grandissante d'images de canopée à très haute résolution spatiale (THR, pixels  $\sim 1$  m) offre de nouvelles perspectives, sous réserve de la définition et de la mise en œuvre de méthodes d'analyse d'image adaptées. Nous avons testé une de ces méthodes, l'analyse texturale directe de la canopée, par l'analyse de Fourier 2D d'images THR panchromatiques d'origine satellitale ou aérienne. Les images de canopées sont d'abord découpées en imagettes d'une superficie adéquate (ici 1 ha) à l'échelle desquelles les spectres de Fourier sont calculés. Ces spectres obtenus pour des milliers d'imagettes sont ensuite soumis à une ACP. Le premier axe de l'ACP les ordonne selon un gradient de granulosité (*coarseness*) déterminé par l'importance relative dans le spectre des différentes plages de fréquences spatiales ; la coordonnée d'une imagette sur le premier axe de l'ACP est considéré comme un indice de texture, qui permet une cartographie objective de la granulosité de la canopée. Cet indice est corrélé d'une part avec la géométrie des canopées vue par le laser, d'autre part avec certaines variables de structure forestière relevées sur le terrain. Les analyses menées indépendamment sur les sites CP et PAR (12 et 76 parcelles de 1 ha, respectivement) donnent une relation très significative avec la densité d'arbres de  $D_{130} \geq 10$ cm ( $R^2 = 0,80$  à CP ; entre 0,68 et 0,82 à PAR), ou avec les distributions en classes de diamètres ( $R^2 \sim 0,75$  sur les deux sites) (Couteron *et al.*, 2005, figure 2). Ces résultats se sont montrés peu variables en fonction du type d'image utilisé (photos vs. IKONOS), même si les indices de texture ne peuvent pas être comparés directement, sans re-calibration.

## Conclusion

Utiliser les informations de télédétection pour prédire les variables de structure des forêts tropicales humides est un enjeu important, susceptible de déboucher sur de nombreuses applications parmi lesquelles l'estimation de la biomasse et du carbone stocké ou la cartographie de types structuraux de forêts, comme base à l'aménagement ou comme point de départ pour l'étude des relations entre structure forestière et composition floristique.

**Figure 2 : Identification de 5 classes de texture de canopée au site CP, sur la base d'une ACP sur les profils spectraux d'images (provenant de photos aériennes) d'une surface au sol de 1 ha. Les exemples donnés illustrent bien les variations de taille et de densité des couronnes (ou amas de couronnes).**



En termes de modèles de dynamique de peuplement, il nous reste maintenant à analyser le lien entre la relation diversité – structure de canopée mise en évidence ici, et la relation diversité – perturbation : quelle place pour la niche écologique ?

## Publications du projet

Couteron P. et Pélissier R., 2004. Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos*, 107 : 215-221.

Couteron P., Pélissier R., Nicolini E. A., Paget D., 2005. Predicting tropical forest stand structure parameters from Fourier transform of very high-resolution remotely sensed canopy images. *Journal of Applied Ecology*. 42 : 1121-1128.

Paget D., 2000. *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Réflexion méthodologique et application*. Thèse soutenue le 2 décembre 1999, Nancy, Engref, 169 f.

Schimann H., Ponton S., Hattenschwiler S., Ferry B., Domenach A.-M., Roggy J.-C., 2006. Nitrogen use strategies of two tropical rainforest tree species in French Guiana: evidence from  $^{15}\text{N}$  natural abundance and microbial activities. *Soil Biol. Biochem.* (accepté).



# RÉSUMÉS DES PROJETS À VENIR

Appel à propositions de recherche 2005



# IMPACTS DES VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES ET TEMPORELLES SUR LE FONCTIONNEMENT DES COMMUNAUTÉS SYMBIOTIQUES ASSOCIÉS À *ACACIA MANGIUM*

Diversité en zone d'origine,  
évolution et adaptation en zone d'introduction

**Coordonnateurs :** Gilles BÉNA, IRD et Yves PRIN,  
CIRAD. Laboratoire des Symbioses Tropicales et  
Méditerranéennes, Campus de Baillarguet, TA 10/J  
34398 Montpellier cedex 5, tél : 04 67 59 38 24,  
fax : 04 67 59 38 0, mél. : [bena@mpl.ird.fr](mailto:bena@mpl.ird.fr) et  
[prin@cirad.fr](mailto:prin@cirad.fr)

**Mots clés :** *Acacia mangium*, *Bradyrhizobium sp*, ectomycorhize, zone d'introduction, évolution.

La problématique générale de ce projet porte sur l'évolution des bactéries symbiotiques et des champignons ectomycorhiziens associés à *Acacia mangium*, en populations naturelles et introduites. Nous travaillerons dans le cadre générale de l'évolution des interactions inter-spécifiques après introductions volontaires et la comparaison de réseaux d'interaction durable dans divers contextes géographiques et biotiques.

Nous étudierons le modèle *Acacia mangium* – rhizobia – champignon ectomycorrhiziens. *Acacia mangium* a été introduit dans de nombreux pays de la zone tropicale en vue d'exploitation à partir de son aire d'origine australienne, avec ou sans inoculations volontaires par des souches sélectionnées. Une campagne d'échantillonnage des souches symbiotiques avait été réalisée en 1986 en Australie et nous possédons un historique précis de la mise en place des plantations ainsi que les souches qui avaient été initialement utilisées lors des inoculations artificielles. D'une part, nous analyserons l'évolution de la diversité des souches symbiotiques en zone non perturbée au cours des 20 dernières années afin d'analyser si cette diversité s'est modifiée sur ce laps de temps. D'autre part, nous étudierons à l'aide de trois sites pris dans trois continents différents le comportement symbiotique (bactérien et mycorrhizien) des plants d'*A. mangium* lors de leur introduction en l'absence de leur symbiotes d'origine afin d'approcher la diversité de symbiotes que les plantes peuvent récupérer et de savoir si ces symbiotes présentent une efficacité équivalente aux souches d'origine. Enfin, dans les sites où *A. mangium* a été introduit

conjointement avec une bactérie symbiotique sélectionnée, nous étudierons le devenir de cette bactérie et l'existence potentielle de phénomènes de recombinaison avec les bactéries autochtones.

Les résultats nous permettront d'émettre des recommandations en terme de sauvegarde de la biodiversité microbienne symbiotique en zone naturelle, ainsi que des recommandations sur la pertinence de procéder à des inoculations artificielles lors de la mise en place de plantations d'*Acacia mangium*.

# DYNAMIQUE TEMPORELLE DES MÉTACOMMUNAUTÉS DE MOLLUSQUES DES EAUX DOUCES AUX ANTILLES FRANÇAISES

Une rencontre entre génétique des populations et écologie des communautés

**Coordinateur :** Patrice DAVID, CNRS, 1919 route de Mende, 34295 Montpellier cedex 5, tél. : 04 67 61 32 28, fax : 04 67 41 21 38, mél : patrice.david@cefe.cnrs.fr

**Mots clés :** écologie des communautés, génétique des populations, variation spatio-temporelle, variation environnementale, traits de vie, systèmes de reproduction, mollusques d'eau douce, Antilles françaises, paramétrisation de modèles.

Les théories expliquant le maintien de la diversité spécifique au sein des communautés mettent une emphase plus ou moins forte sur les processus déterministes (compétition) et stochastiques (extinction / recolonisation, rôle des invasions). Notre objectif est de quantifier ces processus dans une communauté de mollusques des eaux douces tropicales (Martinique et Guadeloupe) soumise à des modifications majeures depuis une cinquantaine d'années (par exemple, l'eutrophisation ou l'introduction d'espèces). Ce projet se base sur un suivi annuel, initié depuis plusieurs années, de la composition spécifique (environ 25 espèces) de plusieurs centaines de sites caractérisés par des paramètres écologiques locaux (comme la profondeur) ou régionaux (par exemple, la pluviométrie) très divers. Ces données seront analysées à l'aide de méthodes permettant l'estimation de paramètres métapopulationnels tels que le taux d'extinction, et tireront profit de la répétition temporelle des échantillonnages, un aspect original de notre projet. Pour un sous-ensemble d'espèces, nous étudierons aussi divers traits de vie et le système de reproduction au laboratoire et nous mènerons des études de la structure génétique des populations.

Ceci permettra (i) de tester des hypothèses concernant le rôle des traits, des systèmes de reproduction et des conditions environnementales sur les paramètres métapopulationnels, (ii) de comparer les diversités intra- et inter-spécifiques dans un cadre d'hypothèses fournies par les modèles neutralistes, et (iii) d'analyser le rôle des invasions récentes sur l'homogénéisation de la faune de mollusques. Ces résultats auront des retombées importantes pour la connaissance des modes de gestion adaptés à la préservation d'une biodiversité naturellement dynamique dans des écosystèmes tropicaux fragmentés.

# ÉCOLOGIE ET GÉNÉTIQUE ÉVOLUTIVE

## D'UNE FOURMI ENVAHISSANTE

### *WASMANNIA AUROPUNCTATA*

**Coordinateur :** Arnaud ESTOUP, INRA, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP) Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier / Lez cedex, tél : 04 99 62 33 38, fax : 04 99 62 33 45, mél : estoup@ensam.inra.fr

**Mots clés :** adaptation, bioinvasion, comportement, chimie cuticulaire, écosystèmes natifs et anthropisés, fourmi, hybridation, marqueurs génétiques, système reproducteur, structure sociale.

La compréhension des mécanismes d'invasion biologique et la mise en place de mesures de gestion des populations d'une espèce envahissante nécessitent de caractériser et comparer les populations sur l'aire de distribution originelle de l'espèce et dans les populations néo-fondées envahissantes. Afin d'approfondir les mécanismes écologiques et génétiques, et plus généralement évolutifs, ayant cours lors des processus d'envahissement par la fourmi *Wasmannia auropunctata*, nous proposons de développer dans le cadre du présent projet les trois axes de recherche complémentaires suivants : (1) analyser et comparer les caractéristiques démographiques, comportementales et de tolérance aux conditions abiotiques des populations, colonies et nids de *W. auropunctata* dans des écosystèmes naturels écologiquement non perturbés de son aire d'origine sud-américaine (milieux non-envahis de type 1A), dans des écosystèmes perturbés (anthropisés) sud-américains (habitats envahis de type 1B) et dans des écosystèmes d'introduction (milieux envahis de type 2), (2) analyser et comparer la structure génétique ainsi que celle des composés cuticulaires des populations, colonies et nids de *W. auropunctata* dans des zones 1A, 1B et 2, ainsi que pour des élevages en conditions contrôlées, et (3) évaluer l'impact indirect des populations envahissantes de *W. auropunctata* sur la biodiversité en zone 2, notamment sur les processus des écosystèmes natifs menacés (dispersion de graines, granivorie, myrmécochorie, mutualisme plantes-fourmis).

Les résultats attendus sont susceptibles de modifier fortement les scénarios généralement admis pour expliquer les caractéristiques écologiques et évolutives des espèces envahissantes. Plus précisément ils pourraient souligner l'importance des milieux anthropisés perturbés écologiquement situés à proximité géographique des habitats naturels (milieux du type 1B) dans l'émergence et la diffusion en régions

d'introduction (milieux du type 2) de populations à fort potentiel envahissant. Ces zones 1B constitueraient de véritables foyers de « préadaptation » aux habitats anthropisés et sont abondamment fréquentées par l'homme ; de ce fait ils participeraient pour beaucoup à la dispersion longue distance (souvent accidentelle) par l'homme de populations à fort potentiel envahissant. *W. auropunctata* représenterait une espèce emblématique de ce type de processus. Si tel est le cas, les résultats attendus suggéreraient qu'une attention particulière doit être portée en terme de gestion des populations sur les zones du type 1B.

Pour ce qui est des espèces « vagabondes » de fourmis, reconnues pour être des nuisances environnementales majeures hors de leur aire de répartition originelle, il est essentiel de conduire des études éco-évolutives sur une gamme élargie de modèles biologiques (d'où notre étude sur *W. auropunctata*), ceci afin de déterminer s'il existe un mécanisme évolutif général susceptible d'expliquer l'apparition de l'unicolonialité dans le cortège des fourmis envahissantes, ou, alternativement, si l'unicolonialité est le produit de différents mécanismes évolutifs propres à chaque espèce envahissante. Nos premiers résultats sur *W. auropunctata* semblent de prime abord privilégier l'occurrence de mécanismes évolutifs propres à chaque espèce.

De telles études sont susceptibles de générer des informations pertinentes d'un point de vue appliqué dans un contexte de gestion des populations. En particulier, la détermination des génotypes clonaux des populations envahissantes peut s'avérer pertinente dans un contexte de contrôle et de régulation démographique des populations de *W. auropunctata* par des moyens de lutte biologique ou chimique. En effet, les tests de contrôle réalisés sur une population clonale ont plus de chance d'être extrapolables à une autre population clonale si cette dernière est génétiquement identique (ou dérivée). Par exemple, des résultats préliminaires montrent que les populations clonales envahissantes néo-calédoniennes et clonales envahissantes tahitiennes sont très proches génétiquement, suggérant d'une part une origine probablement néo-calédonienne des populations tahitiennes, mais également que les tests de contrôle réalisés sur des populations néo-calédoniennes ont de fortes chances d'être extrapolables aux populations tahitiennes (et réciproquement).

Enfin, il est essentiel dans un contexte de gestion des populations d'évaluer l'impact des populations envahissantes de *W. auropunctata* sur la conservation de la biodiversité et des habitats en zone 2. La disparition et le remplacement avérés d'un certain nombre d'espèces de fourmis et d'un certain nombre d'insectes constituent une menace

pour le maintien des écosystèmes natifs envahis. Ils permettront en particulier d'évaluer la promotion d'espèces végétales envahissantes parallèlement à la dépression d'espèces végétales natives. Les résultats attendus pour ce volet devraient permettre d'orienter les stratégies de conservation de milieux naturels fragiles et à forts enjeux de conservation, comme dans le cas de la forêt sèche néo-calédonienne.

## FORÊTS DE FAILLES ET FORÊTS GALERIES AU SUD DU MALI

### Deux voies pour la pérennité des refuges guinéens en zone soudanienne

**Coordinateurs :** Philippe BIRNBAUM, CIRAD1 et Laurent GRANJON, IRD2.

1 CIRAD, UPR36, BP1813, Bamako, mali, tél : (223) 639 89 09, fax : 221 87 17, mél : bimbaum@cirad.fr

2 Systématique et écologie, MNHN / IRD, UMR022

« CBGP », BP2528, Bamako, Mali, tél : (+223) 221 05 01, fax: 221 64 44, mél. : Laurent.Granjon@ird.fr

**Mots clés :** anthropisation, chauve-souris, dispersion, fragmentation, forêt guinéenne, frugivorie, gestion - phylogéographie, refuges - rongeurs.

Au Mali, l'évolution climatique depuis le dernier maximum glaciaire a façonné la répartition des organismes en délimitant notamment des zones refuges à flore et faune d'affinités guinéennes, incluses dans des secteurs bioclimatiques soudaniens. Elles forment de petites poches de végétation (failles) ou se répartissent le long des fleuves et rivières (galeries) qui proviennent des pays du Golfe de Guinée. Ces failles et galeries constituent des îlots forestiers de haute valeur pour la conservation de la biodiversité au Mali, et plus largement en Afrique soudanienne. Cependant, ces milieux sont inclus dans un paysage que l'homme façonne et duquel il extrait des ressources nécessaires à son développement. L'objectif de ce projet est de définir quelles sont les caractéristiques biotiques et abiotiques indispensables au fonctionnement durable de cet écosystème.

L'hypothèse de départ est que la durabilité de ces milieux est dépendante du maintien des transferts 1) dans et entre ces îlots forestiers et 2) entre ces milieux et la grande forêt guinéenne, mais également des modes de gestion par les populations humaines avoisinantes. Pour tester cette hypothèse, les inventaires botaniques (arbres et plantes de sous-bois) et faunistiques (petits mammifères) de certains de ces fragments, préalablement sélectionnés par l'analyse d'images satellites, permettront d'étudier leur diversité biologique en fonction d'un certain nombre de paramètres (surface, isolement, degré d'anthropisation des milieux environnants...), via un système d'information géographique. L'étude moléculaire (séquençage et analyse phylogéographique) de quelques taxons choisis (arbres,

rongeurs, chauve-souris) renseignera sur le degré d'isolement des populations concernées mais également sur les relations passées et présentes de ces fragments forestiers entre eux et avec la forêt guinéenne continue. Les interactions « frugivores-fruits » seront abordées par l'étude écologique de quelques petits mammifères frugivores en vue d'estimer leur rôle dans la dissémination et la régénération forestière. Les modes d'utilisation des ressources de ces îlots et l'impact des pratiques anthropiques seront identifiés par des enquêtes auprès des populations locales. Au terme de cette étude, des recommandations seront émises, à la fois à destination des populations locales et des responsables politiques, en vue de l'optimisation de la gestion durable des ressources naturelles de ces milieux refuges.

# CORRIDORS DE VÉGÉTATION ET CONSERVATION D'UN GROUPE CLÉ DE VOÛTE DE LA BIODIVERSITÉ AU CENTRE D'UN RÉSEAU D'INTERACTIONS

## Le cas des Ficus et des communautés associées

**Coordinateur :** Finn KJELLBERG, CEFE/CNRS,  
1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5,  
tél : 04 67 61 32 2, fax : 04 67 41 21 38,  
mél. : finn.kjellberg@cefe.cnrs.fr

**Mots clés :** biodiversité, *Ficus*, ethnobiologie, espèces clé de voûte, interactions interspécifiques, structuration génétique.

Les gestionnaires d'espaces protégés cherchent souvent à mettre en place ou à préserver des corridors entre zones protégées. Le but est d'assurer une meilleure stabilité génétique et démographique des populations. Les données empiriques et les modèles théoriques légitimant cette pratique sont très limités et généralement centrés sur les espèces et non sur les interactions entre espèces. Partant de ce constat, les objectifs de notre projet sont, en analysant une situation à Madagascar :

- 1) d'analyser à quel point la mise en place ou le maintien de corridors de végétation a un sens pour la conservation d'un groupe collectivement clé de voûte de la biodiversité, les *Ficus* ;
- 2) de déterminer à travers une analyse à la fois biologique et anthropologique à quel point le maintien de systèmes d'exploitation traditionnels associés à un corridor va faciliter le maintien dans cette zone de cette ressource clé et assurer ainsi la connectivité entre réserves pour les espèces frugivores sur lesquelles les études ont été focalisées jusqu'ici ;
- 3) de fournir, grâce à cette perspective nouvelle, des éléments factuels nouveaux très attendus aux très nombreuses organisations gouvernementales et non gouvernementales travaillant sur notre zone d'étude et leur permettre ainsi d'envisager leur action dans une nouvelle perspective. Dans le site retenu il y a, notamment, un gros investissement à la fois des organisations gouvernementales centrales et locales et du WWF.

# EUTROPHISATION, CYANOBACTÉRIES ET BIOMANIPULATIONS

## Approches expérimentales en milieux lacustres tropicaux

**Coordinateur :** Xavier LAZZARO, IRD, UR167-CY-ROCO, Campus mixte ISRA-IRD, Bel-Air, BP 1386, Dakar CP 18524, Sénégal, tél : (221) 849 36 47, fax : (221) 832 16 75, méil. : lazzaro@ird.sn

**Mots clés :** cascades trophiques, petits poissons zooplanctophages, stœchiométrie, efflorescences, cyanobactéries, lacs tropicaux, écotechnologie, biomanipulations, qualité d'eau.

Depuis les deux dernières décennies, une recherche dynamique s'est consacrée à démontrer l'importance des interactions descendantes entre poissons, zooplancton et phytoplancton dans l'eutrophisation des lacs tempérés et le succès des biomanipulations (c'est-à-dire la réduction de la biomasse excessive du phytoplancton par manipulations de la structure du peuplement piscicole). Celle-ci consacre le modèle des cascades trophiques au niveau de paradigme majeur de l'écologie aquatique. En revanche, les quelques études en lacs subtropicaux et tropicaux, généralement peu profonds, tendent à indiquer que ces cascades trophiques ont peu de chance d'exister dans ces milieux, du fait en particulier de l'omnivorie des poissons et de la prépondérance d'organismes de petite taille (zooplancton et poissons). Par conséquent, les biomanipulations seraient inopérantes en milieu tropical.

Cependant, certains travaux montrent que, même si les mécanismes impliqués ne font pas intervenir une « cascade trophique classique », la biomasse des producteurs primaires diminue lorsque la part relative des poissons piscivores facultatifs augmente dans la biomasse piscicole. Cela suggère que les biomanipulations pourraient éventuellement être efficaces dans le contrôle du phytoplancton, malgré les contraintes structurelles liées aux systèmes tropicaux.

L'objectif de notre projet est (a) d'expliquer ce « paradoxe apparent » et (b) d'utiliser cette connaissance pour évaluer la potentialité des écotechnologies (biomanipulations) à contrôler la qualité biologique de l'eau, notamment les cyanobactéries, des lacs subtropicaux et tropicaux peu profonds. Ces écosystèmes, peu étudiés, représentent

en effet la majeure partie des eaux continentales dont disposent les populations de l'hémisphère sud pour des usages multiples souvent conflictuels (eau potable, pêche, aquaculture, irrigation).

Nous envisageons d'explorer deux thèmes complémentaires.

(1) Un thème « cascade trophique revisitée », en insistant sur le rôle (peu connu) en milieu tropical des petits poissons zooplanctophages par rapport à celui des poissons planctophages omnivores. L'essentiel du contrôle descendant du zooplancton par les poissons dans les lacs peu profonds tropicaux et tempérés passerait par les espèces de poissons de petite taille ou par les stades juvéniles. Le maintien d'un peuplement adéquat de poissons piscivores facultatifs permettrait un meilleur contrôle de ces petits poissons et, par cascade trophique, du phytoplancton. Nous proposons de mieux appréhender l'importance de ces petits poissons dans les flux de matière et d'énergie, compte-tenu des lois de l'allométrie. Il est intéressant de constater que du fait des contraintes liées aux dimensions des enceintes, la plupart des chercheurs ont travaillé avec des petits poissons. Par conséquent, l'essentiel des effets « topdown » documentés dans la littérature serait lié au contrôle des petits poissons, alors que les scientifiques aussi bien que les aménageurs s'intéressent plutôt aux espèces de poissons de grandes tailles ou aux stades adultes pour comprendre et gérer ces milieux.

Au cours du processus d'eutrophisation, l'élimination du zooplancton herbivore est considérée comme le mécanisme majeur du développement excessif du phytoplancton. La compréhension des mécanismes induisant l'occurrence d'efflorescences est donc essentielle. En particulier, l'identification des structures trophiques et des interactions indirectes favorisant ou, au contraire, défavorisant les cyanobactéries indésirables est primordiale. Les poissons planctophages omnivores, capables de consommer du phytoplancton et des détritiques en plus du zooplancton, prédominent dans la biomasse piscicole des milieux tropicaux peu profonds. Leurs effets interagiraient de façon synergique avec la charge en nutriments pour augmenter la biomasse du phytoplancton. Ayant des effets maximums en conditions eutrophes, les omnivores apparaissent donc comme des espèces-clés à l'origine du maintien de ces efflorescences. Par contre, bien que peu de travaux le confirme, selon les prédictions du modèle des cascades trophiques la stimulation du phytoplancton par les poissons zooplanctophages diminuerait avec l'augmentation de l'eutrophisation. Les petits poissons zooplanctophages sont prépondérants toute l'année dans la zone littorale des lacs tropicaux, en relation avec la reproduction continue de la plupart des espèces et la présence de macrophytes constituant des refuges contre la prédation des piscivores.

(2) Un thème « stœchiométrie ». Il est possible que l'effet positif sur la transparence, induit par l'augmentation de la biomasse des piscivores facultatifs, et la réduction de la biomasse des planctophages omnivores, soit lié indirectement au recyclage différentiel des nutriments. Ces contraintes stœchiométriques sont dues à l'homéostasie et à la différence de composition C:N:P des hétérotrophes. En milieu tempéré, l'hypothèse stœchiométrique tient essentiellement au ratio N:P et la littérature se focalise essentiellement sur les daphnies qui favoriseraient une limitation en phosphore. En milieu tropical, d'autres cladocères comme les *Cériodaphnia* et les *Diaphanosoma*, du fait de leur plus petite taille, résistent mieux à la prédation par les poissons. Souvent négligés dans les expériences en mésocosmes, ces organismes pourraient, dans certaines circonstances, expliquer l'essentiel de l'effet « top-down » des poissons sur le phytoplancton. D'après les données de la littérature, une ceriodaphnie filtrerait beaucoup plus qu'une daphnie de même taille. Les *Diaphanosoma*, quant à elles, répondent à la prédation par les poissons omnivores de façon assez similaire aux copépodes (nage un peu saccadée, investissement modéré dans la reproduction) et ont une composition stœchiométrique assez proche de celle des copépodes. Peut-être existe-il des différences de compositions suffisantes au sein des réseaux tropicaux (par exemple entre rotifères et copépodes d'une part, et *Ceriodaphnia* et *Diaphanosoma* d'autre part) pour que la stœchiométrie joue un rôle important malgré l'absence des grands cladocères comme les daphnies. Nous nous intéresserons au taux de recyclage interne en milieu pélagique (augmentation de la charge en poissons planctophages et diminution de la taille moyenne des poissons –à biomasse égale–) en comparant, en microcosmes, la magnitude relative de l'excrétion du zooplancton et des poissons et en l'extrapolant aux conditions expérimentales en mésocosmes voire à des situations d'efflorescences dans les sites types (Lac de Guiers et réservoir de Dakar-Bango) étudiés par l'UR167-CYROCO.

# INTERACTIONS TROPHIQUES MULTISPÉCIFIQUES DANS LES ÉCOSYSTÈMES INSULAIRES TROPICAUX

Applications pour la réhabilitation  
des îles tropicales françaises  
de l'ouest de l'océan Indien

**Coordinateur :** Matthieu LE CORRE, Laboratoire  
d'Écologie Marine, Université de La Réunion,  
97715 Saint Denis messag cedex 9, La Réunion,  
tél : 02 62 93 86 86, fax : 02 62 93 86 85, mél :  
lecorre@univ-reunion.fr

**Mots Clés :** invasions biologiques, interactions trophiques interspécifiques, effets en cascade, oiseaux marins, île tropicale, dynamique des peuplements.

Les invasions biologiques ont été identifiées comme la seconde cause de perte globale de biodiversité, après la destruction des habitats. Les îles sont particulièrement concernées par cette menace globale car les espèces insulaires ont évolué à l'écart de la plupart des compétiteurs, prédateurs ou agents pathogènes qui abondent dans les écosystèmes continentaux. Depuis une trentaine d'années, des avancées considérables ont été réalisées dans le domaine de la réhabilitation des écosystèmes insulaires par éradication des mammifères introduits. Cependant la plupart des îles du globe sont encore menacées par ces invasions biologiques car les moyens et les méthodes de lutte sont actuellement limités aux petites îles. De plus, les effets « en cascade » de l'éradication d'un mammifère introduit sur les autres espèces, proies ou prédatrices, introduites ou indigènes, et sur la dynamique des peuplements sont encore peu connus. Des modèles théoriques récents ont mis en évidence les effets en cascade néfastes qui pourraient résulter de l'éradication de certaines espèces jugées indésirables. Cependant, ces modèles sont nécessairement des simplifications des situations réelles et peu d'études ont tenté de valider leurs prédictions dans la nature. De ce fait, le caractère opérationnel de ces travaux est encore limité et les gestionnaires sont toujours face à de grandes incertitudes lorsqu'il s'agit de formuler un plan de restauration des îles.

Les objectifs de notre proposition sont 1°/ d'étudier les interactions trophiques multispécifiques qui existent dans les milieux insulaires tropicaux entre les espèces animales introduites et les espèces indigènes ; 2°/ d'initier un suivi à long terme des effets d'opérations d'éradication ou de contrôle d'espèces introduites, sur les espèces

indigènes et sur les habitats, afin de confronter la dynamique des peuplements observée aux prédictions formulées à partir des modèles théoriques, et pour évaluer les capacités de résilience des écosystèmes insulaires tropicaux après une perturbation.

L'étude portera sur un ensemble d'îles tropicales de l'ouest de l'océan Indien qui présentent des situations contrastées en terme d'espèces introduites, d'espèces proies indigènes, de taille des îles, d'influence anthropique et d'habitats. Ces îles sont les Îles Eparses (Europa, Juan de Nova, Glorieuses, Tromelin) et la Réunion. Ces îles abritent en particulier des colonies très importantes d'oiseaux marins (dont 2 espèces endémiques menacées) mais ont toutes leur propre cortège d'animaux introduits ou anthropophiles, qui interagissent négativement avec les oiseaux marins et avec le milieu. Dans ces îles, la diversité des situations, allant des modèles simples à 4 espèces de vertébrés jusqu'aux modèles beaucoup plus complexes à 12 ou 15 espèces, peut être considérée comme une véritable opportunité d'expérimentation naturelle dans laquelle nous pourrions tester *in situ* les effets en cascade prédits par l'approche modélisatrice. Ces travaux menés en parallèle à plusieurs opérations d'éradications ou de contrôle de mammifères introduits auront un intérêt opérationnel immédiat pour les gestionnaires de ces îles et d'autre part une portée globale généralisable aux nombreuses îles tropicales de même taille confrontées aux mêmes situations.

Notre proposition résolument pluridisciplinaire est portée par une équipe comprenant des ornithologues, des spécialistes des mammifères introduits (prédateurs ou herbivores), des entomologistes et un botaniste. Nous bénéficions pour cela de l'accord et de l'appui de l'administration en charge des Îles Eparses qui mènera les actions d'éradication dont nous nous proposons d'étudier les effets.

## LES GORILLES, UN MAILLON DANS LE CYCLE DU VIRUS ÉBOLA EN FORÊT TROPICALE, DU RÉSERVOIR À L'HOMME, MÉCANISMES ET CONSÉQUENCES DE LA MALADIE ?

**Coordinateur :** Nelly MÉNARD, UMR 6552, Ethologie-Evolution-Ecologie, CNRS - Université Rennes1 Station Biologique, 35380, Paimpon, tél : 02 99 61 81 60, fax : 02 99 61 81 88, mél. : nelly.menard@univ-rennes1.fr

**Mots-clés :** zoonoses, ébola, réservoir, gorilles, interactions interspécifiques, dynamique des populations, génétique des populations.

Les populations humaines, de gorilles et de chimpanzés, du nord de la République du Congo ont subi des épisodes épidémiques répétés à virus ébola depuis 2001. Ces trois espèces présentent une sensibilité comparable à la maladie avec un taux de mortalité d'environ 80%. Une partie des émergences épidémiques chez l'homme a été reliée à la consommation préalable d'animaux morts, notamment des gorilles, par l'homme. Notre programme de recherche, prévu sur trois ans, vise à comprendre le système d'interaction ébola-gorilles-homme en nous focalisant sur le modèle gorille compte-tenu de son rôle dans la transmission du virus. C'est un cas unique d'étude sur des populations d'une espèce longévive avant, pendant et après épidémie. Il s'agira i) de dégager les facteurs écologiques susceptibles de favoriser l'émergence de la maladie chez les gorilles ; ii) d'analyser les rôles respectifs de la distribution des ressources en fruits (relais probables du virus entre le réservoir et les gorilles) et de la densité des gorilles dans la diffusion de la maladie au sein des populations de gorilles ; iii) de mesurer l'effet des épidémies sur la dynamique et le potentiel reproducteur des gorilles ; iv) d'estimer l'impact sur la diversité génétique des gorilles en phase post-épidémique et sur la redistribution des gènes à moyen terme.

Nos résultats auront des retombées pour les populations humaines. D'une part, la compréhension des facteurs impliqués est importante pour anticiper des actions de préventions au niveau des populations locales. D'autre part, le développement du « tourisme de vision », qui implique directement les populations locales, nécessite une gestion des risques bien maîtrisée. Nos résultats fourniront aux gestionnaires une meilleure connaissance du fonctionnement des populations de gorilles dans le cadre d'actions de préservation de la biodiversité.

# ORGANISATION SPATIALE DE LA DIVERSITÉ DES ARBRES DES FORÊTS TROPICALES AUX ÉCHELLES RÉGIONALES

Enjeux méthodologiques et comparaison  
entre les Ghâts occidentaux de l'Inde  
et la Guyane française

**Coordinateur :** Raphaël PÉLISSIER, UMR AMAP,  
« botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des  
Plantes » TA40/PS2, 34398 Montpellier cedex 05,  
tél : 04 67 61 75 23, fax : 04 67 61 56 68,  
mél : Raphael.Pelissier@mpl.ird.fr

**Mots clés :** approche multi-échelles, écologie des communautés, forêts tropicales humides, Guyane française, Inde, relations espèces-environnement, théorie neutraliste.

Le débat au sujet des processus déterminant l'organisation spatiale de la diversité végétale s'est récemment cristallisé autour de l'importance relative des facteurs environnementaux stables par rapport aux phénomènes de dérive stochastique (dits aussi « neutralistes »). Ce débat revêt un intérêt scientifique fondamental, tout en ayant de profondes implications pratiques en ce qui concerne la définition de stratégies pertinentes d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité et de gestion durable des forêts tropicales humides. Nous partons de l'idée qu'il est probable que l'importance relative des processus neutralistes et du déterminisme environnemental varie en fonction de l'échelle d'analyse et des caractéristiques –actuelles comme historiques– des domaines biogéographiques considérés ; ce qui signifie qu'il faut envisager l'étude de l'organisation spatiale de la diversité tropicale en jouant sur la complémentarité entre les modèles neutralistes et les techniques d'analyse des relations entre les espèces et l'environnement. Ceci appelle un effort méthodologique pour préciser le lien conceptuel entre ces deux approches, historiquement distinctes, et pour harmoniser et affiner les méthodes et les modèles, effort auquel nous entendons contribuer dans le cadre du présent projet. Nous envisageons aussi de mettre en œuvre et de tester ces méthodes par rapport à deux contextes écologiques contrastés, les Ghâts occidentaux de l'Inde et la Guyane française, pour lesquels nous disposons de jeux de données floristiques importants couvrant des échelles allant des peuplements d'arbres jusqu'aux grands gradients biogéographiques régionaux. La double démarche de l'investissement théorique et de la confrontation avec des données observées devrait apporter des éclairages nouveaux sur l'importance relative des principaux processus façonnant la diversité végétale des forêts tropicales humides, et servir de référence à des études plus appliquées visant à l'inventaire et à la gestion de ces dernières.

## BIODIVERSITÉ ET PAYSAGES EN FORÊT GUYANAISE

### Développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers

**Coordinateur :** Cécile RICHARD-HANSEN, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), Campus Agronomique, BP 316 - 97 379 Kourou Cedex, tel : 05 94 32 92 16, fax : 05 94 32 43 02, mél : hansen.c@kourou.cirad.fr

**Mots clés :** forêt tropicale humide, Guyane, unités géomorphologiques, habitats, paysages, structures forestières, abondance, diversité et peuplement de grande faune.

Les habitats correspondent au niveau d'expression de la biodiversité le plus opérationnel en terme d'aménagement du territoire et de gestion des populations en forêt tropicale humide guyanaise. L'objectif de ce projet est de développer les outils nécessaires aux gestionnaires pour caractériser et spatialiser les grands habitats forestiers. Il vise à établir une typologie précise de ces habitats, incluant les paramètres spécifiques et structuraux pour la faune et la flore, et à élaborer une méthode de spatialisation basée sur la géomorphologie qui semble être la clef d'entrée la plus pertinente pour comprendre la structuration de la biodiversité en Guyane à l'échelle du paysage.

Notre projet se situe en connexion et en complémentarité avec d'autres projet en cours (DIME, AME, thèses), mais il aborde cette thématique selon un angle différent qui se veut directement opérationnel, multidisciplinaire et pragmatique. En effet, la diversité spécifique végétale détaillée ou la prise en compte de facteurs internes complexes influençant la diversité ou le fonctionnement à l'échelle de la station sont difficilement intégrables à court terme dans une problématique de gestion de l'ensemble du massif forestier guyanais. Il est donc nécessaire de rechercher un niveau d'information et des outils plus adaptés aux besoins des gestionnaires pouvant servir d'appui à leurs décisions : choix des zones à préserver ou mise en place de règles de gestion de la faune par exemple. La démarche proposée s'organise en plusieurs étapes qui sont autant de sous objectifs :

1. formaliser une méthode de stratification de l'espace forestier en unités de paysage en se basant notamment sur l'approche géomorphologique par zone biogéographique ;

2. caractériser les grands habitats forestiers selon leurs différentes composantes environnementales, floristiques et faunistiques ;

3. établir les relations entre paysage, habitats et peuplement.

Le domaine d'étude s'étendra sur la zone de forêts aménagées (1,5 millions d'hectares dans la partie nord de la Guyane) et s'intéressera aux grands types d'habitats forestiers en excluant les habitats associés.

# PERCEPTIONS, PRATIQUES, GESTIONS TRADITIONNELLES ET MODERNES D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER TROPICAL (LES MANGROVES DU NORD-OUEST DE MADAGASCAR)

Mise en place d'une méthode  
d'optimisation des plans de gestion

**Coordinateur :** Marc ROBIN, IGARUN (Institut de géographie et d'aménagement régional de l'université de Nantes), UMR 6554 LETG (Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique), IGARUN, chemin la censive du tertre, BP 81227, 44 312, Nantes Cedex 3, tél : 02 40 14 11 55, mél : marc.robin@univ-nantes.fr

**Mots clés :** mangroves, Madagascar, biogéographie, télédétection, système d'information géographique, mutations spatiales, enjeux environnementaux, enjeux sociaux, enjeux économiques, gestion intégrée, risque écogéographique, développement durable.

Les écosystèmes de mangrove de par leur position à l'interface terre-mer sont des espaces boisés, à la biodiversité élevée associant biocénoses halieutique et terrestre. Les mangroves de Madagascar, situées en majorité sur la côte ouest ouverte sur le Canal de Mozambique, sont fortement soumises à des pressions anthropiques croissantes alors qu'elles ont longtemps été considérées comme un milieu hostile, car dangereuses pour l'homme. Les nouvelles activités (carbonisation, aquaculture, tourisme) qui s'ajoutent aux activités traditionnelles (activités d'extraction locales et commerciales à l'échelle régionale) révèlent des enjeux spatiaux majeurs et se traduisent par de récentes et fortes mutations. De ce fait, les modalités classiques de gestion s'avèrent pour partie obsolètes, tout spécialement dans les secteurs sous forte contrainte, et il devient nécessaire d'élaborer de nouvelles approches. Il est alors indispensable d'avoir une connaissance accrue du fonctionnement de l'écosystème mangrove et de ses mutations, en relation avec la nouvelle donne socio-économique. Cela sera abordé en associant plusieurs méthodes de recherche.

1) Cette approche repose sur des enquêtes de terrain (questionnaires, observations, comptages) permettant de prendre en compte les acteurs villageois (savoirs et attentes concernant ces espaces vitaux pour le fonctionnement local), les opérateurs économiques

(aquaculture, foresterie), les gestionnaires des massifs forestiers (qui, à l'échelle régionale, délivrent des permis de coupe et tentent de contrôler l'abattage illégal) et les administrations centrales concernées.

2) La caractérisation des formations végétales et de la dynamique du milieu se fera principalement par télédétection. Celle-ci permettra de proposer une cartographie thématique des espaces concernés (échelle de la zone d'étude), mais également d'estimer quantitativement la biomasse de l'écosystème mangrove, indicateur de l'optimum écologique des essences forestières. Les observations de terrain permettront en parallèle d'initier, de valider et de compléter les procédures de traitement numérique des images.

3) La mise au point d'un modèle conceptuel de données spécifiquement dédié à l'organisation de l'information de nature et d'origine diverses (terrain, télédétection, cartographie existante) collectées sur les écosystèmes à mangrove assurera la pérennité de la démarche en fournissant la base d'un Système d'Information Géographique dont la finalité est double : A) observatoire sur le long terme (initialisation, réactualisation) et B) possibilité de proposer de l'aide intelligente à la décision pour les choix de gestion intégrée des mangroves du nord-ouest de Madagascar, selon des *scenarii* retenus en fonction des différents diagnostics, dans une optique de développement durable.

Situé sur le littoral nord-ouest de Madagascar dans la région de Mahajanga (chef lieu de province de 200 000 habitants), le projet portera sur les massifs de mangrove bornés, à l'ouest par le village d'Ampitsopitsoka, au nord par la rive nord de la baie de la Mahajamba.

## DYNAMIQUE DE LA DIVERSITÉ NEUTRE ET ADAPTATIVE AU NIVEAU DE LA COMMUNAUTÉ

### Étude du complexe d'espèces *Eperua falcata* / *E. grandiflora* en Guyane française

**Coordinateur :** Ivan SCOTTI, INRA UMR  
ECOFOG, Campus agronomique, BP 709,  
97387 KOUROU Cedex, Guyane française,  
tél : 05 94 32 92 90, fax : 05 94 32 43 02,  
mél : ivan.scotti@kourou.cirad.fr

**Mots clés :** *Eperua*, adaptation, diversité génétique, génétique quantitative, démographie, écophysiologie, stress hydrique, stress anoxique, gènes candidats, compétition interspécifique

Le présent projet vise à l'analyse comparative des composants neutres et adaptatifs de la diversité et à la comparaison des niveaux intra- et interspécifiques de la diversité des gènes et des caractères. L'objectif est de comprendre comment la distribution de la diversité génétique neutre et adaptative contribue à déterminer la capacité de chaque espèce à occuper l'espace et à entrer en compétition avec les autres. La diversité génétique neutre (marqueurs microsatellites) et exprimée (caractères quantitatifs, gènes candidats pour l'adaptation au milieu) sera étudiée dans un complexe d'espèces très fréquentes dans la forêt néotropicale guyanaise, *Eperua* spp. Ces espèces sont présentes dans des conditions édaphiques différentes mais partiellement superposées et l'ampleur de l'intervalle de conditions édaphiques qu'elles occupent semble dépendre de la présence ou l'absence de l'autre espèce du complexe. Des processus démographiques et d'adaptation, et des processus de compétition interspécifique peuvent contribuer à déterminer leur distribution au niveau de la communauté. L'étude comparée de deux espèces proches peut amener à l'évaluation de l'importance relative de chaque facteur, grâce à la comparaison entre deux organismes génétiquement proches mais différenciés écologiquement. Cependant, les mécanismes génétiques qui déterminent ces processus sont inconnus. Les objectifs de ce projet sont par conséquent d'étudier le système de reproduction des populations d'*Eperua*, qui détermine son évolution démographique, et la distribution de la variabilité dans des caractères et des gènes potentiellement impliqués dans l'adaptation aux conditions édaphiques. Les distributions de la variabilité neutre et adaptative seront comparées et la présence de sélection sur les gènes sera testée statistiquement. Pour chaque

site et pour chaque milieu, les niveaux de diversité intraspécifiques seront comparés entre espèces. La corrélation entre génotypes et milieu sera testée pour chaque espèce et les résultats seront comparés entre espèces. Des graines seront récoltées dans chaque site et chaque milieu et cultivées *ex situ* en milieu contrôlé afin d'évaluer la corrélation entre caractéristiques génétiques des arbres-mères et caractéristiques de leur milieu d'origine. Ces analyses permettront d'évaluer les relations entre variabilité neutre (déterminée par les processus démographiques) et variabilité adaptative (déterminée par les processus démographiques *et* sélectifs), de tester la présence de sélection sur les gènes candidats et de tester le niveau de diversité génétique pour des caractères d'adaptation au milieu, en présence de variabilité environnementale. L'analyse comparée entre espèces proches permettra d'évaluer l'importance des facteurs de compétition interspécifique sur la dynamique de la communauté.

# RISQUES ENTOMOLOGIQUES LIÉS À L'EXTENSION DE LA CULTURE DE LA POMME DE TERRE EN ZONE NORD-ANDINE

**Coordinateur :** Jean-François SILVAIN, IRD UR 072,  
Institut de Recherche pour le Développement, IRD  
c/o CNRS, laboratoire Populations, Génétique et  
Evolution, Bat. 13, 1 av. de la terrasse, 91198, Gif-  
sur-Yvette, France, mél : silvain@pge.cnrs-gif.fr

**Mots clés :** risque entomologique, invasions biologiques,  
gestion des habitats, biodiversité, sécurité alimentaire

## Objet de la proposition

La proposition de recherche vise à caractériser les insectes Gelechiidae et leurs ennemis naturels parasitoïdes et virus entomopathogènes associés aux solanacées à tubercules sauvages, natives et commerciales à différentes altitudes, dont les paramos en Equateur et Colombie.

## Objectif du projet

En zone nord andine, la culture de la pomme de terre est menacée par l'invasion de trois teignes de la famille des Gelechiidae (Lepidoptera) absentes jusqu'alors dans la zone. *Phthorimaea operculella* est une espèce cosmopolite signalée pour la première fois en zone andine dans les années 1950. *Symmetrischema tangolias* est une espèce originaire du sud du continent signalée pour la première fois en Equateur en 1999. *Tecia solanivora*, la teigne guatémaltèque initialement décrite en Amérique centrale, est arrivée en 1983 au Venezuela, en 1985 en Colombie et en 1996 en Equateur. Alors que cette espèce ne constitue pas un problème économique au Guatemala, elle menace la sécurité alimentaire de nombreuses régions au Venezuela, en Colombie et en Equateur. La densité importante des ressources, le changement dans les pratiques agricoles et l'absence d'antagoniste local ont probablement créé une opportunité de niche pour le ravageur dans sa zone d'invasion. L'impact direct ou indirect de ces trois invasions sur les faunes et flores sauvages reste à déterminer. La présence d'autres espèces de Gelechiidae sur les solanacées sauvages n'a pas été étudiée. Des interactions compétitives ou de facilitation peuvent exister entre les différentes espèces s'attaquant aux solanacées. D'autres interactions de compétition indirecte avec d'autres phytophages via un ennemi naturel commun, parasitoïde ou virus peuvent avoir des conséquences néfastes pour ces réservoirs de biodiversité, du fait des pullulations.

L'une des méthodes alternatives employées pour limiter les infestations en Colombie est de cultiver à des altitudes plus élevées, notamment dans la zone des « paramos », zone refuge protégée rassemblant de nombreuses espèces endémiques, dont de nombreuses solanacées. Le même type de biotope existe en Equateur.

L'extension de la culture de la pomme de terre au-delà de 3 000 m, favorisée par le réchauffement climatique, menace cet habitat fragile. Nos travaux de génétique des populations confirment l'hypothèse d'une origine guatémaltèque de *T. solanivora*. Le Guatemala n'étant pas traditionnellement une zone de culture de pomme de terre, il est possible que la plante hôte originelle de *T. solanivora* ne soit pas la pomme de terre mais une autre plante, probablement de la famille des solanacées. La possibilité d'utilisation de plantes sauvages périphériques par l'espèce invasive *T. solanivora* augmente les risques d'extinction au sein de l'importante diversité des solanacées sauvages et cultivées présente dans la région. Par ailleurs, l'introduction d'antagonistes (insectes parasitoïdes, virus, etc.) pour la lutte biologique contre les teignes de la pomme de terre risque d'induire des effets indirects sur la biodiversité locale. Enfin, la destruction des habitats et la raréfaction de nombreuses espèces de solanacées sauvages peuvent contraindre des espèces de Gelechiidae associées aux solanacées sauvages à passer sur la ressource cultivée. Elles-mêmes peuvent devenir de nouveaux ravageurs. Afin d'évaluer ces risques et de rechercher des moyens endémiques de lutte biologique, nous caractériserons la diversité de Gelechiidae, antagonistes et virus dans les milieux cultivés et sauvages le long de transects altitudinaux comprenant la zone des paramos, en Colombie et en Equateur.

- *Gelechiidae* : nous étudierons quantitativement les distributions altitudinales des quatre principales espèces de Gelechiidae rencontrées sur pomme de terre en zone nord andine : *Tecia solanivora*, *Symmetrischema tangolias*, *Phthorimaea operculella* et *Tuta absoluta* à l'aide de pièges à phéromones. *T. absoluta* est une espèce s'attaquant aux tomates, parfois trouvée sur pomme de terre.
- *Virus* : des pièges seront aussi déposés afin de collecter des larves pour l'identification virale. La biodiversité virale sera étudiée sur les larves présentant des symptômes d'infection virale en électrophorèse et microscopie à balayage. Les prévalences de deux virus particuliers seront évaluées par PCR. Leur diversité génétique sera étudiée par séquençage des produits PCR obtenus pour chacune des localités.
- *Milieus sauvages* : les espèces de solanacées à tubercules, sauvages et autochtones seront recherchées avec la collaboration d'un spécialiste des ressources génétiques de Solanaceae à tubercule. Celui-ci nous conduira aux sites où ont été collectées

les différentes accessions de la banque. Les solanacées sauvages et autochtones attaquées seront ramenées au laboratoire pour l'élevage des insectes. Pour chaque site sauvage, trois transects de 50 m seront inspectés pour la présence de solanacées. Les solanacées rencontrées seront inspectées au niveau des feuilles, des tiges et des tubercules pour observer la présence de stades immatures et ramenées au laboratoire pour l'élevage des insectes.

- *Parasitoïdes* : sur chaque site d'échantillonnage, tant en milieu cultivé que sauvage, des pièges à parasitoïdes d'œufs comprenant 100 œufs de *T. solanivora* seront déposés.
- *Caractérisation moléculaire des insectes* : les nouvelles espèces d'insectes Gelechiidae et parasitoïdes collectés seront placées dans l'alcool et envoyées en France pour leur caractérisation moléculaire. Des permis d'exportation seront obtenus. Le marqueur utilisé sera le fragment de la sous unité 1 de la cytochrome oxydase en utilisant les protocoles préconisés par le « *contorsium for the barcode of life* ».

## Résultats attendus

- Inventaire des communautés associées à la pomme de terre cultivée et aux solanacées sauvages périphériques à différentes altitudes, en Colombie et Equateur.
- Identification de nouveaux virus entomopathogènes et parasitoïdes pour la lutte biologique contre les ravageurs de la pomme de terre.
- Identification du spectre d'hôte des différentes unités taxonomiques caractérisées moléculairement : les plantes hôtes des teignes ravageurs de culture, les insectes hôtes des parasitoïdes antagonistes, les insectes hôte des virus entomopathogènes.
- Caractérisation des limites altitudinales des teignes de la pomme de terre et des solanacées, mesure de l'intérêt économique de la montée en altitude pour les agriculteurs afin de prédire les risques d'extension en altitude au dépend des paramos.
- Recherche de Gelechiidae natifs de la zone nord andine sur solanacées endémiques et causes de leur absence ancestrale en milieu cultivé.

## Index des mots clés des textes

<i>Mots clés</i>	<i>Pages</i>
Abondance	153
Acacia mangium	137
Adaptation	140, 157
Amérindiens	79
Anthropisation	143
Antilles françaises	139
Approche multi-échelle	152
Arbres	125
Artisanat	23
Biodiversité	145, 159
Biogéographie Télédétection	155
Bioinvasion (ou « Invasions biologiques »)	140, 149, 159, 45
Bio-manipulations	146
Braconnage	79
Bradyrhizobium	13, 137
Cascades trophiques (voir aussi « Effet en cascades »)	146
Champignons mycorhiziens (voir aussi « Ectomycorhize »)	13
Chauve-souris	143
Chimie cuticulaire	140
Code barre	69
Compétition interspécifique	157
Comportement	140
Conservation	69
Co-structures génétiques	61
Cyanobactéries	146
Démographie	157
Développement durable	155
Différenciation	33
Dispersion	143
Diversité	125
Diversité génétique	157
Diversité intraspécifique	33
Diversité moléculaire	85
Diversité taxinomique	85

Domestication	103
Dynamique des populations	151
Ebola	151
Ecologie des communautés	139, 152
Ecologie évolutive	103
Ecologie tropicale	95
Ecophysiologie	157
Ecosystèmes (voir aussi « Zones naturelles et anthropisées »)	140
Ecotechnologie	146
Ectomycorhize (voir aussi « Champignons mycorhiziens »)	137
Effets en cascades (voir aussi « Cascades trophiques »)	149
Efflorescences	146
Endémisme	117, 95
Enjeux économiques	155
Enjeux environnementaux	155
Enjeux sociaux	155
Eperua	157
Espèces clé-de-voûte	145
Ethnobiologie	145, 23
Evolution	137
Ficus	145
Fonctionnement du peuplement	125
Forêt guinéenne	143
Forêt guyanaise	23
Forêt tropicale humide	153, 125, 152,
Fourmi	140, 45
Fragmentation	143, 95
Frugivorie	143
Gènes candidats	157
Génétique des populations	139, 151
Génétique du paysage	85
Génétique quantitative	157
Gestion des habitats	159
Gestion	155, 143
Gorilles	151

Gradients écologiques	125
Grande Caraïbe	13
Groupes fonctionnels d'espèces	125
Guyane	153, 85, 152, 79
Habitats	153
Hybridation	
plantes domestiquées-parents sauvages	103
Hydratation	140
Identité culturelle	79
Ile	117, 149, 33
Inde	152
Inondation	13
Interactions	149, 145, 151
Invasions biologiques	Voir « Bioinvasions »
La Réunion	117
Lacs tropicaux	146
Macrofaune	85
Madagascar	155
Mangroves	155
Marqueurs génétiques	140
Marqueurs moléculaires	69
Micro-organismes	85
Microsatellites	51
Mollusques	61, 139
Mutations	155
Mutualisme	95
Nouvelle-Calédonie	33
Oiseaux marins	149
Orchidées	117
Paramétrisation de modèles	139
Parasites et parasitisme	45, 61
Paysages	153
Petits poissons	146
Phylogénie	69
Phylogéographie	103, 95
Pollinisateurs	117
Polynésie-française	33
Populations envahissantes	51

Produits forestiers non ligneux	23
Qualité d'eau	146
Rats	61
Refuges-rongeurs	143
Relations	
espèces-environnement	152, 125
Réservoir	151
Ressources génétiques	103
Ressources spontanées	23
Risque écogéographique	155
Risque entomologique	159
Salinité	13
Santalum	33
Schistosomes	61
Sécurité alimentaire	159
Spatialisation	125
Stoechiométrie	146
Stress anoxique	157
Stress hydrique	157
Structuration génétique	145
Structure sociale	140
Structures forestières	153
Système(s) de reproduction	51, 139
Système d'information géographique	155
Système reproducteur	140
Système social	51
Téledétection	125
Tests d'agressivité	51
Théorie neutraliste	152
Tortues marines	79
Traits de vie	139
Unités géomorphologiques	153
Variation environnementale	139
Variation spatio-temporelle	139
Zone d'introduction	137
Zones naturelles	
(voir aussi « Ecosystèmes »)	45
Zoonoses	151



Achévé d'imprimé en octobre 2006  
sur les presses d'Oberthur Graphique  
à Rennes

dépot légal : 4<sup>ème</sup> trimestre 2006

Maquette et réalisation : Inzemoon  
tél : 01 48 83 45 12  
[www.inzemoon.com](http://www.inzemoon.com)  
[contact@inzemoon.com](mailto:contact@inzemoon.com)







ISBN : 2-914770-12-X

