



HAL
open science

Quelques éléments de réflexion sur les relations entre la diversité biologique et l'impact des changements climatiques

Alain Franc, Francois Lefèvre, Antoine Kremer

► To cite this version:

Alain Franc, Francois Lefèvre, Antoine Kremer. Quelques éléments de réflexion sur les relations entre la diversité biologique et l'impact des changements climatiques. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2007, hors-série 3, pp.89-94. hal-02657351

HAL Id: hal-02657351

<https://hal.inrae.fr/hal-02657351v1>

Submitted on 11 Jul 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Quelques éléments de réflexion sur les relations entre la diversité biologique et l'impact des changements climatiques

L'évaluation de l'impact des changements climatiques sur la flore soulève une question complexe : quelles seront les capacités d'adaptation spontanée des espèces ? La réflexion qui suit replace cette interrogation dans son cadre conceptuel, et nous rappelle que les notions que nous utilisons pour décrire la flore : espèces, communautés, aires de répartition... ne désignent que des états transitoires de systèmes en constante évolution.

Diversité entre espèces, diversité au sein de l'espèce, et réponse au changement climatique

Les arbres, comme les plantes, se présentent sur une parcelle comme ce que les écologues appellent une communauté. Une communauté est l'ensemble des organismes qui partagent un même habitat. Le cortège floristique d'une station forestière forme une communauté végétale, par exemple. Au sein d'une communauté, tous les individus d'une même espèce ne sont pas identiques : il existe des variations, visibles ou plus subtiles, de leur apparence ou phénotype, comme pour les arbres : la date de débournement, la rectitude du tronc, etc. Ces différences sont liées en partie à des variations de l'information génétique stockée dans leur ADN (ou génotype).

Aussi, il existe au moins deux niveaux de diversité biologique dans une communauté végétale : la diversité entre espèces, étudiée plutôt par les écologues des communautés, et la diversité au sein d'une espèce, étudiée plutôt par les généticiens. Ces deux niveaux de diversité sont en relation avec les facteurs physiques et chi-

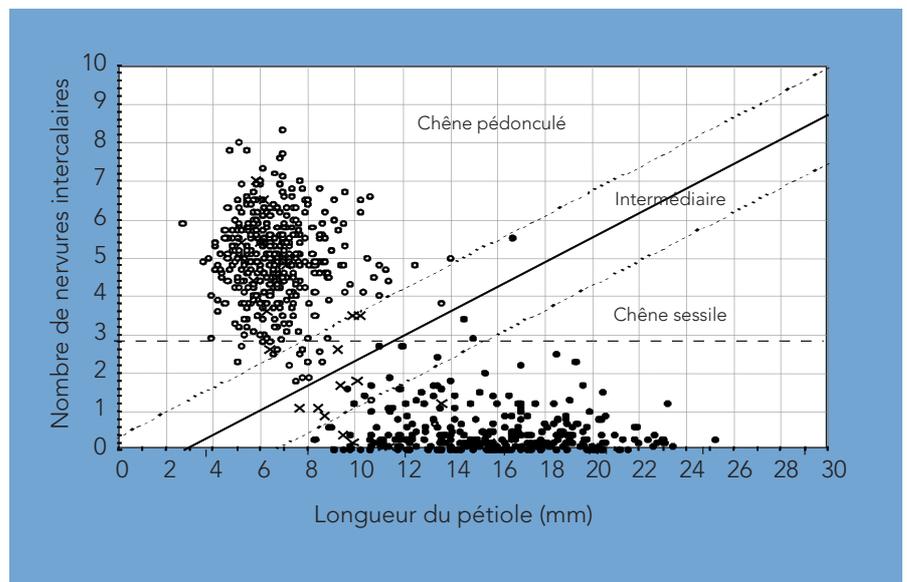


Fig. 1 : diversité intra et interspécifique au sein des chênes blancs
Répartition de 384 chênes pédonculés (points blancs), 286 chênes sessiles (points noirs) et 24 chênes « intermédiaires » (croix) échantillonnés dans le Nord-Est de la France en fonction de la longueur moyenne du pétiole et du nombre moyen de nervures intercalaires comptées sur 10 feuilles. Les lignes en pointillés délimitent les enveloppes « chêne pédonculé typique », « chêne sessile typique », « chêne intermédiaire » (d'après Badeau, Dupouey et Séjourné, in bulletin technique de l'ONF n°39)

miques de l'environnement, appelés « facteurs abiotiques » : une communauté végétale sur sol acide est différente d'une communauté végétale sur sol calcaire et, pour le climat, l'intensité des facteurs limitants que sont le gel et la sécheresse influent également sur la composition des communautés végétales. Ces mêmes influences agissent sur la diversité au sein d'une espèce. Lors d'un coup de

gel, tous les arbres ne sont pas identiquement touchés, sur un même versant où l'intensité du froid est homogène, et les gélivures ne sont pas distribuées identiquement dans un massif forestier. De même, de fortes variations sont observées entre individus, notamment pour le chêne, dans les dates de débournement au sein d'une même parcelle.

Dans la mesure où le climat n'est plus un invariant séculaire des stations forestières, mais varie, au-delà des fluctuations annuelles, en tendance sur des périodes proches de la décennie, il est important d'étudier les relations entre les changements climatiques et ces deux niveaux de diversité. Cette étude est cruciale pour les deux influences : quel est l'impact des changements climatiques sur les niveaux de diversité, d'une part, et quel est le rôle de ces niveaux de diversité pour la réponse des communautés aux changements climatiques, d'autre part. Les recherches dans ces deux domaines ne font que commencer, mais quelques résultats partiels existent déjà, assis sur une bonne base expérimentale et théorique. Dans cet article, nous donnerons quelques éléments sur chacun de ces niveaux, et leur interaction. En effet, des travaux théoriques récents (Vellend, 2003) ont montré comment ces deux niveaux de diversité peuvent être interdépendants.

Caractériser la présence d'une espèce en fonction des facteurs du milieu : niche potentielle, optimale, et niche réalisée

Une première notion en écologie des communautés, très ancienne, est celle de niche, qui correspond à la notion d'autoécologie des espèces : la niche d'une espèce, depuis Hutchinson (voir Vandermeer, 1972, Blondel, 1995), correspond à l'ensemble des caractéristiques physiques et chimiques d'un milieu qui en permettent l'existence. Depuis les travaux d'Ellenberg (1963), notamment, trois types de niche sont distingués. La première est la **niche potentielle**, dont l'enveloppe est délimitée par les facteurs limitants : telle ou telle espèce ne supporte pas le gel. C'est ainsi que la limite (classique, mais un peu grossière) de la région méditerranéenne comme limite nord de l'olivier correspond à une limite de la niche potentielle de l'olivier.

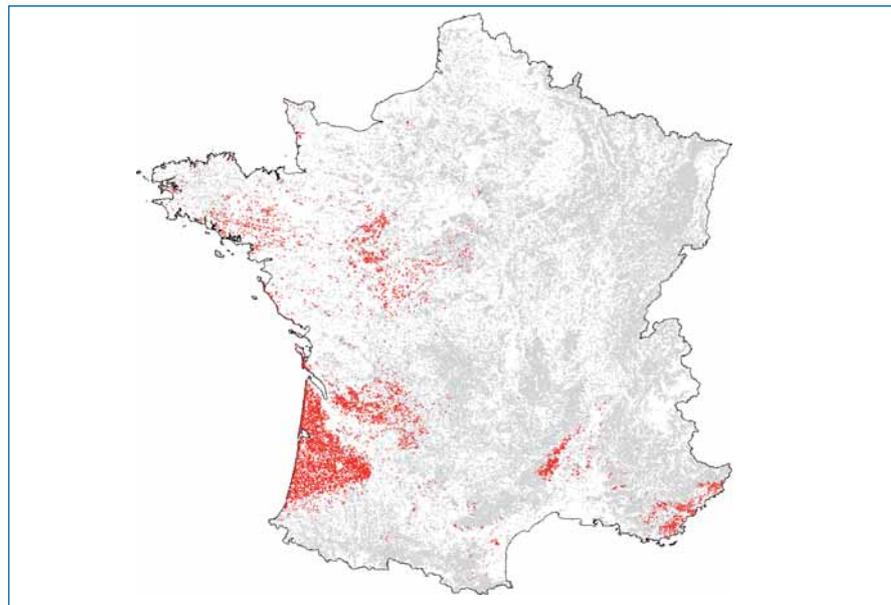


Fig. 2 : répartition du pin maritime en France : un exemple de niche réalisée façonnée par le sylviculteur, et qui ne représente ni sa niche potentielle, ni sa niche optimale,

d'après les données de l'IFN (source : Badeau et al., CARBOFOR, 2004)

Les conditions dans lesquelles la croissance de l'espèce est la plus forte et sa reproduction la plus abondante constituent la **niche optimale**. Pour les facteurs liés aux qualités du sol (disponibilité en eau et nutriments), ces niches optimales sont souvent confondues pour des espèces différentes, là où l'alimentation en eau et la disponibilité en nutriments sont maximales. On comprend aisément que la compétition peut être forte pour ces ressources, et que toutes les espèces ne réagissent pas de façon identique vis-à-vis de la compétition, que les essences héliophiles supportent en général moins bien.

La présence ou non de telle ou telle espèce sur telle station dépend donc également de la compétition avec les autres espèces. C'est ce que l'on retrouve dans la notion de succession végétale, qui traduit la structuration des communautés en fonction de la compétition pour la

lumière, les ressources, etc. Aussi, une troisième niche est distinguée : la **niche réalisée**, qui est l'ensemble des conditions où l'espèce est effectivement rencontrée. Cette troisième niche dépend également des aptitudes à la compétition. Si les interactions entre plantes et leur milieu sont assez bien connues depuis plusieurs décennies, et assises sur des bases théoriques assez solides, le rôle de la compétition dans la structuration des communautés reste, même en climat constant, un sujet de controverses (Schluter et Ricklefs, 1993), dans la mesure où plusieurs théories coexistent pour « expliquer » la diversité interspécifique observée en un endroit en fonction des conditions locales. Une part importante du débat s'est cristallisée sur le rôle de l'histoire (histoire des flores, importance et richesse de ce qu'il est convenu d'appeler le « pool » local, à savoir l'ensemble des espèces qui potentiellement peuvent être appelées à coloniser un jour ou l'autre une région donnée) et des bilans matière et d'énergie dans le déterminisme de la diversité interspécifique. De plus en

plus, la compréhension de la présence ou de l'absence d'une espèce en un lieu donné combine, d'une part, un déterminisme local résultant des effets de l'environnement physique et des interactions entre espèces au sein de la communauté et, d'autre part, des processus régionaux de dispersion, sur plusieurs générations. Cette vision redonne ses lettres de noblesse à la dimension historique de l'écologie (Ricklefs, 2004). Ajoutons que la niche réalisée est également façonnée par l'action du sylviculteur, qui a pu favoriser telle ou telle espèce en fonction de ses objectifs de gestion.

Projeter les aires potentielles des espèces : questions et incertitudes

...Évolution des relations compétitives

Ces réflexions restent importantes dans le cadre de travaux sur les enveloppes climatiques, car si la niche réalisée, la seule à laquelle on ait accès via l'observation et les inventaires actuels, reflète autant l'histoire et la compétition que l'enveloppe des facteurs limitants, de nouvelles méthodes d'inférence des enveloppes climatiques s'avèrent nécessaires. Il est implicitement acquis que l'enveloppe climatique sur une aire assez vaste représente la niche potentielle (voir pour discussion Badeau et Dupouey, dans ce même volume). Cette hypothèse peut se révéler hardie, notamment pour ce qui concerne la limite du hêtre dans le Centre Ouest de la France, où le forestier a fortement influé sur la compétition hêtre – chêne en favorisant le chêne. La délimitation de l'aire potentielle du hêtre requiert alors des études assez fines. De même que la compétition (naturelle ou régulée par le sylviculteur) joue un rôle important dans la distribution d'une essence, donc sa niche réalisée, la compétition peut jouer un rôle non négligeable pour la réponse des com-

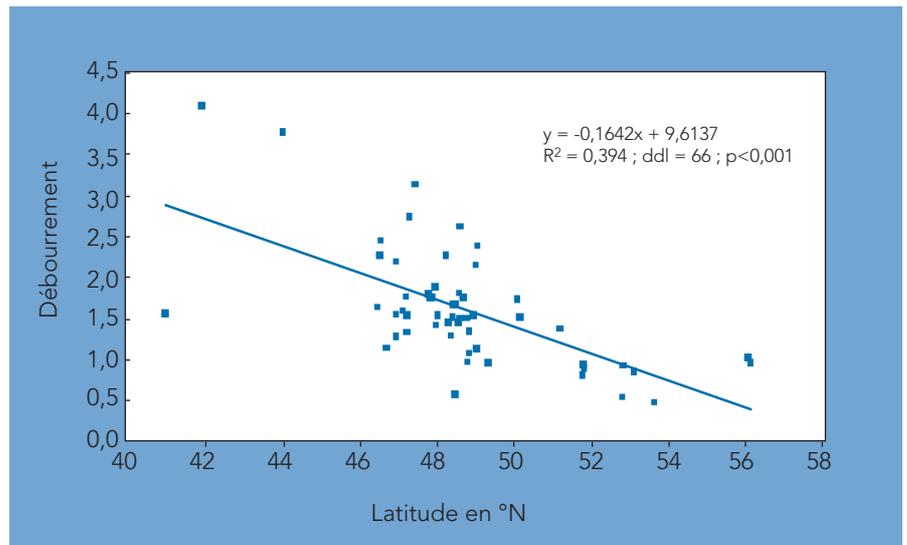


Fig. 3 : adaptation des populations aux conditions climatiques : précocité du débournement chez le chêne sessile en fonction de la latitude d'origine de la population

Les mesures de débournement ont été effectuées sur un même site, en FD de la Petite Charnie, test Inra de comparaison de provenance de chêne sessile, tranche 4.

munautés aux changements climatiques. C'est ainsi que la limite écologique elle-même entre le chêne et le hêtre, par exemple, pourra être déplacée lors des changements climatiques, que ce soit en plaine ou en montagne. Il existe malheureusement très peu de références pour tenter de répondre à cette question, ce qui incite à développer les recherches sur les relations entre les structures et compositions des communautés et les facteurs climatiques.

...Adaptation

Au niveau de la diversité génétique, la notion d'adaptation est cruciale pour comprendre la réponse des populations aux pressions de sélection que constituent les changements climatiques. L'information génétique « code » un caractère phénotypique (c'est un peu plus complexe, mais on peut raisonner avec ce modèle simple). C'est ce que l'on appelle le déterminisme génétique d'un caractère. Certains traits contribuent à la valeur adaptative des individus qui les portent (un exemple flagrant est la sélection opérée par le sylviculteur qui favorise cer-

tains arbres aux traits particuliers, qui constitueront la population de géniteurs de la génération suivante). Si ces traits sont héréditaires, la génération suivante manifestera pour ces caractères une déviation par rapport à la génération précédente : c'est le mécanisme d'adaptation. Il est cumulatif sur plusieurs générations et l'ampleur de la déviation occasionnée à chaque génération dépendra de l'intensité de la sélection et du niveau de diversité dans la population. L'adaptation est un élément essentiel de la réflexion, car parmi ces caractères phénotypiques adaptables peuvent se trouver ceux qui contribuent à l'enveloppe climatique de l'essence : si cette enveloppe change, la niche climatique potentielle va changer, et il y aura dissociation entre les enveloppes climatiques actuelles et les enveloppes climatiques futures. On imagine souvent que l'adaptation est un processus lent, qui prend plusieurs générations et se chiffre en siècles pour les arbres. Des travaux récents (Skroppa et Kohman, 1997) laissent entendre que l'adaptation à des changements climatiques peut être déce-

lée sur une génération, pour un caractère crucial étudié chez l'épicéa : la date de fermeture des bourgeons. D'un autre côté, des plantations comparatives de populations prélevées sur des gradients climatiques ont bien montré qu'il y avait eu adaptation locale aux conditions climatiques le long du gradient (Modrzynski et Erikson, 2002), même dans le cas de provenances dont la date d'installation est relativement récente (Hannerz et Westin, 2000). La figure 3 en donne une illustration. De même, dans plusieurs articles qui exploitent les réseaux certainement les plus complets de plantations comparatives de provenances, Rehfeldt (Rehfeldt et al., 1999 ; Rehfeldt et al., 2002) a montré qu'il existait une adaptation locale aux conditions climatiques, mais que chaque population n'était cependant pas naturellement à son optimum climatique (probablement à cause de mécanismes impliquant l'histoire et la compétition avec d'autres espèces ou populations).

D'autres exemples encore plus démonstratifs illustrent la vitesse

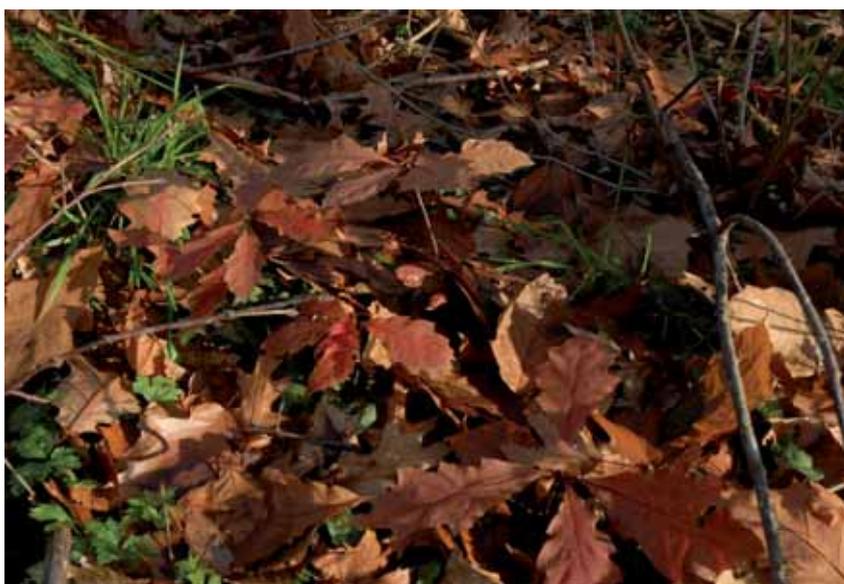
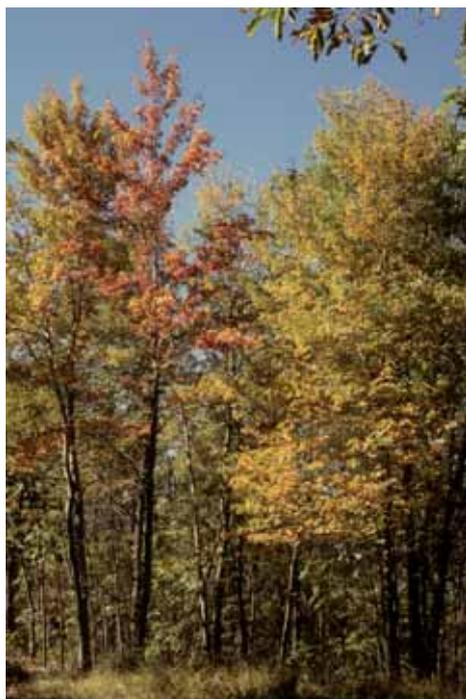
d'évolution dont sont capables les populations d'arbres. On peut citer à cet égard, la divergence génétique des populations exotiques introduites en France (chêne rouge, douglas...). La comparaison des populations introduites avec les populations sources (de l'aire naturelle) révèle une différenciation génétique acquise en quelques générations (Daubree et Kremer, 1993). Ces quelques exemples conduisent à penser que la notion d'enveloppe bioclimatique n'est pas immuable et qu'elle risque elle-même d'évoluer en réponse à des changements environnementaux de large ampleur.

...Plasticité et résistance au stress

On appelle plasticité d'un caractère la possibilité pour un organisme de répondre à des environnements différents par des états ou des niveaux de réaction différents. Par exemple, la construction du houppier d'un arbre en fonction de la distribution de la lumière est un caractère souvent plastique, pour certaines essences. La plasticité de certains caractères

peut être une caractéristique des organismes ou des espèces, tandis que la plasticité d'autres caractères peut être variable au sein de l'espèce et éventuellement sous contrôle génétique. L'inverse de la plasticité est parfois appelé homéostasie. Rehfeldt a montré que les populations les moins plastiques en croissance sont celles qui résistent le mieux à un stress lié à la limitation de la ressource. Les provenances qui résistent le mieux au gel sont celles qui augmentent le moins leur croissance quand elles sont transplantées sous un climat plus clément. Inversement, les populations moins tolérantes au gel sont aussi celles pour lesquelles un gain de température moyenne permet par un gain de productivité plus important.

Aussi, ces travaux ont mis en évidence le rôle crucial de deux mécanismes : la plasticité et l'adaptation. Chacun jouera certainement dans la réponse des organismes et populations aux changements climatiques, en réduisant la possibilité de prédiction par la seule projection



A. Ducouso, Inra

Des populations déplacées peuvent diverger rapidement de leur population source, comme dans le cas du chêne rouge

Vue d'un peuplement de l'aire d'origine, en Pennsylvanie, et régénération naturelle en forêt de Peyrilhac, Haute-Vienne

des enveloppes climatiques. L'ampleur des écarts entre la projection des enveloppes climatiques actuelles et celles qui seront réalisées par migration, adaptation et plasticité reste aujourd'hui matière à conjectures.

Mécanismes adaptatifs et diversité

Si la prédiction quantitative précise reste un objectif très difficile à atteindre (les prédictions sont souvent hasardeuses en biologie, beaucoup plus que dans le domaine des sciences physiques, chimiques et de l'ingénierie), un ensemble de travaux récents ou plus anciens permet de mieux connaître ces mécanismes adaptatifs qui agissent au niveau des organismes, des populations et des espèces, et d'établir des comparaisons entre différents types de situations.

Au niveau individuel, il existe des mécanismes de régulation de l'expression des caractères dus à la diversité des formes alléliques présentes et à l'organisation de cette diversité dans le génome. C'est ainsi que l'hétérozygotie individuelle peut induire une meilleure adaptation à des situations variables, comme cela a été montré sur l'adaptation aux pluies acides (Müller-Starck, 1988). Il n'est pas interdit de penser que la conservation d'une grande diversité allélique et d'individus hétérozygotes (ce qui peut se révéler délicat à réaliser par une sélection purement phénotypique) permettra une meilleure adaptation aux changements climatiques. Les populations d'arbres ont fait la preuve de leur capacité à évoluer « rapidement » en terme d'adaptation à l'environnement local, comme en témoigne la forte structuration de la diversité adaptative (phénologie, croissance,

tolérance aux stress abiotiques...) observée sur des gradients latitudinaux ou altitudinaux recolonisés en Europe depuis les quelques dizaines de générations d'arbres qui nous séparent de la déglaciation.

Par ailleurs, pour ces mêmes caractères adaptatifs, il existe des processus qui ont permis le maintien d'une forte diversité génétique individuelle au sein des populations. L'adaptation au niveau des populations a déjà été évoquée au paragraphe précédent. L'adaptation au niveau de l'espèce repose principalement sur les flux de gènes entre populations, via les mécanismes de floraison, fécondation, fructification, dissémination. C'est ainsi que se constitue peu à peu l'adaptation locale, par les mécanismes de la sélection. La sélection n'est pas qu'une simple érosion de la diversité, du fait des mécanismes de l'hérédité : chez les individus diploïdes comme les arbres, chaque individu hérite de copies de gènes de ses deux parents et les interactions entre copies d'un même gène ou entre gènes différents influent fortement sur l'expression des caractères. Ainsi, on a pu montrer que les valeurs de caractères contrôlés par de nombreux gènes pouvaient évoluer fortement et rapidement sous l'effet de la sélection sans qu'il y ait de forte modification des fréquences de chacun des gènes impliqués (McKay et Latta 2002, Le Corre et Kremer, 2003).

Perspectives

Ainsi, pour répondre au changement climatique, les arbres bénéficient d'une forte variabilité intra et inter populations. En revanche, les changements environnementaux seront brutaux et se feront rapidement, à l'échelle d'une génération d'arbres (la régénération ne vivra pas l'environnement

dans lequel les reproducteurs auront été sélectionnés). Les questions qui se posent sont alors :

- est-ce que les arbres actuels ont la capacité de surmonter les changements jusqu'à la prochaine régénération ?
- Est-ce que le réservoir de variabilité génétique est suffisant localement (en tenant compte des flux de graines et de pollen naturels) pour permettre une évolution génétique adaptative ?
- Quelle est la capacité de migration efficace à court terme des espèces dans le paysage actuel et comment le changement climatique peut-il affecter cette migration (modification des conditions environnementales dans l'espace, impact sur les disperseurs de graines, sur les parasites et ravageurs, sur les compétiteurs...)?
- À plus long terme, est-ce que les processus qui ont permis jusqu'à maintenant de maintenir la variabilité génétique intrapopulation seront toujours opérants dans le nouveau contexte ?

Gageons que la confrontation, autour des questions soulevées par le changement climatique, de la vision des écologues, centrée sur la notion de niche, et de celle des généticiens, axée sur la diversité et les mécanismes adaptatifs, fera progresser notre compréhension de la réponse des espèces aux conditions environnementales et à leur évolution.

Alain FRANC

INRA, UMR BioGeCo
Centre de Bordeaux, Pierroton

François LEFÈVRE

INRA, URFM
Centre d'Avignon

Antoine KREMER

INRA, UMR BioGeCo
Centre de Bordeaux, Pierroton

Bibliographie

- BLONDEL J., 1995. Biogéographie : approche écologique et évolutive. Coll. Ecologie, n° 27. Paris : Masson. 297 p.
- DAUBREE J.B., KREMER A., 1993. Genetic and phenological differentiation between introduced and natural populations of *Quercus rubra* L. Annales des Sciences Forestières vol. 50, suppl., pp. 271s-280s
- ELLENBERG H., 1963. Vegetation Mitteleuropa mit den Alpen. Stuttgart : Ulmer. 943 p.
- HANNERZ M., WESTIN J., 2000. Growth cessation and autumn-frost hardiness in one year old *Picea abies* progenies from seed orchards and natural stands. Scandinavian Journal of Forest Research, vol. 15, n° 3, pp. 309-317
- KREMER A., LE CORRE V., MARIETTE S., 2000. Population differentiation for adaptive traits and their underlying loci in forest trees: theoretical predictions and experimental results. In : Matyas C. (Ed) Forest genetics and sustainability (ed. C. Matyas), Dordrecht : Kluwer, Coll. Forestry Sciences, n° 63, pp. 59-74
- LE CORRE V., KREMER A., 2003. Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. Genetics 164, n° 3, pp. 1205-1219
- MCKAY J.K., LATTA R.G., 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. Trends in Ecology and Evolution, vol. 17, n° 6, pp. 285-291
- MODRZYNSKI J, ERIKSSON G., 2002. Response of *Picea abies* populations from elevational transects in the Polish Sudety and Carpathian mountains to simulated drought stress. Forest Ecology and Management, vol. 165, n° 1-3, pp. 105-116
- MÜLLER STARCK G., 1988. Genetic implications of environmental stress in adult forest stands. In Genetic effects of air pollutants in forest tree populations (eds F. Scholz, H.R. Gregorius, D. Rudin), Berlin : Springer, pp.127-142
- REHFELDT G.E., YING C.C., SPITTEHOUSE D.L., HAMILTON D.A., 1999. Genetic responses to climate in *Pinus contorta* : niche breadth, climate change and reforestation. Ecological Monographs, vol. 69, n° 3, pp. 375-407
- REHFELDT G.E, TCHEBAKOVA N.M., PARFENOVA Y.I., WYKOFF W.R., KUZMINA N.A., MILYUTIN L.I., 2002. Intraspecific response to climate in *Pinus sylvestris*. Global Change Biology, vol. 8, n° 9, pp. 912-929
- RICKLEFS R.E., 2004. A comprehensive framework for global pattern in biodiversity. Ecology Letters, vol. 7, n° 1, pp. 1-15
- SCHLUTER D., RICKLEFS R.E., 1993. Species diversity : an introduction to the problem. In Species diversity in ecological communities (ed. R.E. Ricklefs, D. Schluter), Chicago : University Of Chicago Press, pp. 1-10
- SKROPPIA T., KOHLMANN K., 1997. Adaptation to local conditions after one generation in Norway spruce. Forest Genetics, vol. 4, n° 3, pp. 171-177
- VANDERMEER J.H., 1972. Niche theory. Annual Reviews of Ecology and Systematics, vol. 3, pp. 107-132
- VELLEND M., 2003. Island biogeography of genes and species. The American Naturalist, vol. 162, n° 3, pp. 358-365