

30

DIVERSITÉ BIOLOGIQUE, POPULATIONS, ÉCOSYSTÈMES ET ÉVOLUTION

PAUL TRÉHEN

Président de la section

FRANÇOIS BLASCO

Rapporteur

Gilles Bonin

Michel Bouletrau

Yves Carton

Jacques Castanet

Claude Combes

Jean-Pierre Hugot

Jean-Jacques Jaeger

Jean Jaubert

André Lacroix

Jean-Claude Lefeuvre

Michel Loreau

Brigitte Moreteau

Philippe Normand

Bernard Riéra

François Romane

Catherine Thiriot

Irène Till-Bottraud

Michel Veuille

Marc Vianey-Liaud

INTRODUCTION

Les recherches fondamentales en biologie, comme en écologie, ont en commun l'emploi d'une méthodologie comparative et de se situer dans une perspective évolutionniste. Un aspect particulièrement important des tendances modernes est la perception du vivant comme une série d'entités structuro-fonctionnelles hiérarchisées, étroitement interdépendantes de leur milieu, qui doivent être décrites et analysées, du moléculaire à l'écosystémique, en passant par l'organisme, la population et le peuplement. Ceci est vrai pour les milieux continentaux, océaniques et côtiers.

Il en résulte que la circulation de l'information causale entre niveaux d'intégration distincts apparaît désormais comme une nécessité. De cette vision moderne émerge le concept de "biologie intégrative". Tous les niveaux d'intégrations et d'interactions de la biologie, notamment les plus élevés (organismes et écosystèmes), sont réciproquement nécessaires à sa bonne compréhension.

Parce qu'elles sont en interaction étroite avec les autres sciences, les disciplines de la biologie et de l'écologie ont également connu, au cours de ces dix dernières années, un renouveau technologique spectaculaire, traduit dans l'ouvrage récent "La révolution technologique en écologie" (Legay et Barbault, 1995).

Lorsqu'on analyse les avancées scientifiques récentes dans les domaines relevant de la section 30, on note avant tout trois particularités remarquables :

- Les thématiques de cette section s'appuient sur un bagage théorique particulièrement riche, récemment traduit dans l'ouvrage "Macroecology" (Brown, 1995).

- Les liens entre les préoccupations de cette section et ceux de notre société apparaissent de plus en plus étroits (Barbault, 1994).

- Pratiquement toutes ses orientations scientifiques sont devenues, en quelques années, hautement technologiques, bénéficiant des progrès les plus récents de la génétique moléculaire, de la statistique, de l'électronique, de la géochimie, de la télédétection, etc. (Legay et Barbault, 1995).

Les thématiques de recherches ayant actuellement un fort caractère de nouveauté et qui sont en pleine émergence dans le monde entier permettent de donner les grandes lignes de la prospective.

Dans le domaine de l'évolution, ces dernières années ont été marquées par le développement de programmes de séquençage du génome d'organismes utilisés comme modèles. Les années qui viennent seront marquées par l'acquisition d'un très grand nombre de données. Et le défi pour le biologiste sera de se donner les moyens de les traiter (développement de l'informatique et de nouveaux modèles), de les interpréter et de les comprendre en termes de fonction et d'évolution. Plusieurs disciplines de la biologie sont concernées. Le rôle de la section 30, notamment au travers du programme biodiversité, est essentiel.

En raison de leur importance conceptuelle et de ses applications (agronomie et santé), l'essor des recherches sur les interactions durables devrait conduire à des découvertes spectaculaires, grâce à l'approfondissement des connaissances des interactions génétiques entre hôte-parasite, insecte-parasitoïde, plante-pathogène, plante-insecte etc.

Au chapitre "Populations, peuplements et écosystèmes", les techniques isotopiques permettent

depuis peu de quantifier les flux de transformation à tous les niveaux, dans les différents systèmes biologiques. Un défi majeur de l'écologie microbienne est la compréhension des mécanismes responsables de l'adaptation des bactéries aux conditions changeantes de leurs milieux. Pour les écosystèmes complexes, continentaux et marins, il est devenu urgent de modéliser les réponses des principaux écosystèmes aux différents scénarios prévisibles d'évolution climatique de notre planète. Les progrès conjugués de la modélisation, de l'informatique, de la bioclimatologie et une meilleure compréhension des réponses biologiques aux changements globaux doivent permettre, à court terme, la vérification des nombreuses hypothèses actuelles et de nouvelles simulations.

Par ailleurs, le développement simultané d'approches expérimentales en microcosme ou écotron et de modèles de plus en plus performants contribuera de façon décisive à lier les processus populationnels et le fonctionnement des écosystèmes, l'un des enjeux majeurs de l'écologie du XXI^e siècle (Jones et Lawton, 1995).

Enfin, la diversité biologique est devenue l'objet de grands enjeux scientifiques et économiques. Un grand programme mobilisateur international lui est consacré (Diversitas) avec un ensemble de recherches incontournables pour comprendre comment fonctionne notre biosphère pour mieux la gérer.

Pour cet ensemble de raisons, on peut présenter les principales problématiques scientifiques de la section 30 et les résultats majeurs ayant marqué la dernière décennie en quatre grandes rubriques : évolution du vivant ; interactions durables ; populations ; peuplements-écosystèmes ; biodiversité.

1 - ÉVOLUTION DU VIVANT

Les preuves de l'évolution reposent sur l'utilisation de la méthode comparative à tous les niveaux d'intégration du vivant. Un regain d'intérêt pour l'étude de l'évolution émane de la confrontation des données morphologiques (néontologiques et paléontologiques) et moléculaires.

1. 1 ANALYSE MOLÉCULAIRE ET MÉCANISMES DE L'ÉVOLUTION

Il faut distinguer ici ce qui concerne l'évolution du génome pour lui-même, de l'analyse moléculaire des mécanismes de l'évolution, laquelle utilise l'outil moléculaire pour aborder des questions évolutives de portée générale.

L'analyse de l'évolution moléculaire comprend, d'une part, l'exploration des diverses forces qui modèlent le génome et, d'autre part, l'établissement de modèles mathématiques nouveaux en génétique des populations. Le génome est le jeu de contraintes internes : usage du code, structure primaire et secondaire des macromolécules, évolution concertée des séquences répétées. L'évolution se manifeste à différents niveaux de complexité, du gène au chromosome, en passant par le niveau intermédiaire que constituent les isochores, ou la "synthénie", phénomène par lequel l'alignement des gènes est strictement conservé entre certains groupes.

La génétique des populations a adapté ses modèles à l'évolution moléculaire par l'approche mathématique de la "coalescence". Elle est basée sur la probabilité que deux séquences différentes aient un ancêtre commun à telle génération. Une application de ce modèle aux populations humaines suggère qu'un "goulet d'étranglement" démographique s'est produit à une époque correspondant à la "sortie d'Afrique" supposée de notre espèce. Elle serait en accord avec une phylogénie des langages. Plus généralement, la reconstruction de l'histoire des espèces à partir de leur variation moléculaire, aujourd'hui appliquée à des modèles

classiques comme la drosophile, la souris ou l'espèce humaine, pourrait trouver un débouché demain dans le domaine de la conservation biologique.

L'étude moléculaire des mécanismes de l'évolution a connu plusieurs développements récents. L'un, concernant la structure du génome, montre que la variation moléculaire décroît dans les régions pauvres en recombinaison, un phénomène qui s'interprète comme une conséquence de la sélection naturelle, et fait espérer qu'on puisse un jour mesurer l'impact de la sélection naturelle sur le génome, et donc quantifier l'effet global de la sélection dans l'évolution d'une espèce. Un autre concerne la découverte de cas de transmission "horizontale" d'information génétique entre espèces, notamment par le passage d'un organisme à l'autre d'éléments transposables (dont certains sont apparentés aux rétrovirus) ou à des bactéries du groupe Wolbachia. Il en découle des "conflits génétiques", qui semblent influencer peu l'adaptation, mais joueraient un rôle notable dans l'évolution de la sexualité. Une troisième ouverture récente vient de la découverte de mutations qui restaurent la viabilité ou la fertilité des hybrides entre certaines espèces de drosophile. Elles permettront sans doute de résoudre le mystère toujours total de l'origine des mécanismes d'isolement entre espèces. Enfin, des observations nouvelles concernant le développement montrent l'existence au sein des populations naturelles d'un polymorphisme moléculaire affectant les principaux gènes impliqués dans la morphogenèse, y compris des gènes à homéoboites comme par exemple ceux du complexe BX-C, qui déterminent l'identité segmentale chez les insectes (Gibson et Hogness, 1996). Ce polymorphisme a des effets sur le phénotype, qui pourraient ouvrir la voie à l'étude des bases moléculaires des différences morphologiques entre individus de même espèce.

1. 2 RELATIONS : GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS / DYNAMIQUE DES POPULATIONS / MILIEU

Une des problématiques centrales de l'étude de l'évolution est la génétique des populations. Son utilisation pour résoudre des problèmes d'écologie est encore insuffisamment développée en France. Les spécialistes s'intéressent aux relations qu'ont les individus des différentes populations d'une espèce entre eux et avec leur milieu. Elle bénéficie des avancées en biologie et génétique moléculaire qui, d'une part, lui fournissent des outils (marqueurs moléculaires) et des informations sur les mécanismes produisant et régulant la diversité génétique (mutations, recombinaison, transposition, réparations etc.) et, d'autre part, lui permettent de progresser dans la compréhension génétique et moléculaire de certaines adaptations physiologiques qui sont la cible directe de la sélection naturelle (adaptation à de nouveaux milieux, co-adaptation hôtes-parasites, systèmes de reproduction).

Le défi ici est d'établir et de hiérarchiser, pour les différentes situations rencontrées, les relations entre les forces qui modulent l'évolution. Cela implique une étude conjointe des aspects fonctionnels et populationnels se basant à la fois sur la modélisation et la validation des modèles par l'expérimentation en milieu naturel. Un effort important devrait être fait au niveau conceptuel.

Parmi les problèmes importants à résoudre, on doit noter ceux qui touchent la structure des populations et, en particulier, l'interaction entre dynamique et génétique des populations.

Les marqueurs hypervariables tels que les microsatellites vont probablement jouer un rôle considérable dans ce domaine. Ils ont déjà fait leurs preuves dans l'étude des systèmes de reproduction et de la structure des groupes sociaux chez des espèces où les marqueurs classiques n'étaient pas assez polymorphes pour permettre de tels travaux. Toutefois de nombreux problèmes restent à résoudre au niveau des modalités de leur évolution (taux et modèles de mutation, influence qu'exercent sur eux sélection et recombinaison...). Les

recherches futures devront porter une attention toute particulière (i) aux outils d'analyse des données qu'ils génèrent, que ce soit pour l'étude de la structure génétique des populations ou les analyses de parenté, (ii) au développement d'études théoriques du polymorphisme attendu dans différentes situations de complexité croissante, (iii) ainsi qu'à l'importance de la plasticité phénotypique : un même génotype produisant des phénotypes différents dans des environnements différents.

1. 3 LA PHYLOGÉNÉTIQUE

La reconstruction des phylogénies se fonde sur l'accumulation des informations concernant l'organisation et la variabilité génomique et phénotypique. Obligeant à reconsiderer en détail les données publiées, à réunir un corpus de données originales nouvelles, elle est devenue usuelle pour une nouvelle génération de chercheurs. Pour quelques groupes de vertébrés et d'invertébrés, l'analyse de la diversité, appréhendée simultanément au niveau morphologique et au niveau moléculaire, montre des divergences et des pouvoirs de résolution variables annonçant, au-delà de ces contradictions apparentes, de fructueuses comparaisons. Pour le paléontologue, une voie prometteuse, par exemple, est la possibilité d'étudier les ADN anciens, grâce à la PCR.

L'analyse phylogénétique procède de différentes méthodologies, que l'on peut rapporter à trois types principaux : l'analyse de distance (phénétique) ; l'analyse de parcimonie (cladistique) ; l'analyse de maximum de vraisemblance (probabiliste). La méthodologie de cette discipline en émergence (la phylogénétique) fait depuis une quinzaine d'années l'objet d'une vaste réflexion au niveau international. Si un large consensus semble se dégager en faveur de l'analyse de parcimonie qui, dans les cas où elle peut être utilisée, est la seule à permettre que soit appliquée la méthode hypothético-déductive à l'étude de la phylogénie, un certain nombre de problèmes restent encore sans solution.

Comment coder des séries de transformations linéaires ou non linéaires, particulièrement dans le

domaine morphologique où l'information n'est pas stéréotypée, comme elle l'est dans le domaine moléculaire ? - Par quelle méthode peut-on comparer différents arbres phylogénétiques, ou déterminer leur degré de congruence ? - Comment détecter la présence de transferts géniques, ou estimer les taux de mélange, dans les phylogenèses (évolution réticulée) ? - Comment prendre en compte les phénomènes d'évolution concertée dans la reconstruction des phylogenèses ? - Comment tester les variations de la vitesse d'évolution ? - Comment intégrer les informations sur la répartition spatiale actuelle et fossile de la diversité génétique, aux informations de nature évolutive ?

De même, les résultats parfois spectaculaires obtenus par le séquençage des acides nucléiques ne doivent pas masquer les réels problèmes soulevés par l'utilisation de ces données en phylogénie. Ainsi en est-il des taux d'évolution, (il semble maintenant bien démontré qu'il n'existe pas d'horloge moléculaire unique), de l'importance des mutations neutres ou du rôle des contraintes intrinsèques, du rapport information/bruit/longueur de séquence et de la gestion des homoplasies (comment modéliser la dynamique des séquences répétées au niveau intra- et intergénomique, et en tirer des informations phylogénétiques ?), ainsi que des relations entre phylogénie des fonctions et phylogénie des taxons. Un progrès décisif pourrait probablement être obtenu en complétant l'optimisation de l'alignement des séquences, par l'étude comparée des structures secondaire et tertiaire des protéines.

Le besoin se fait donc sentir de la création d'une structure ou de groupes de travail, réunissant des biologistes (généticiens, néontologistes et paléontologues), des mathématiciens et des informaticiens.

Quelle que soit la réponse à ces questions fondamentales, la comparaison des données moléculaires et morphologiques, néontologiques et paléontologiques, représente d'ores et déjà un des thèmes majeurs d'étude pour les années à venir. Le développement de travaux sur les conditions dans lesquelles les organismes exercent les fonctions leur permettant de s'adapter aux contraintes environnementales et les méthodes récentes de morphomé-

trie géométrique, qui permettent de quantifier l'évolution des formes, ouvrent de nouvelles perspectives dans ce domaine. L'analyse de repères fixes, les ajustements non paramétriques, les superpositions et l'analyse des déformations ouvrent l'accès à une compréhension approfondie du phénotype permettant de traiter l'organisme comme un tout, et non comme une simple collection de distances.

2 - INTERACTIONS DURABLES

L'originalité de l'environnement vivant, qui par définition est celui des espèces parasites ou symbiotiques, crée une cohésion des concepts telle que le parasitologue continue à exister en tant que tel. Peut-être doit-on se demander jusqu'où s'étend le parasitisme : les éléments mobiles, les virus, les bactéries, les champignons peuvent-ils servir de modèles ? C'est la nature des questions posées qui donne la réponse.

Des progrès considérables ont été réalisés dans la connaissance des mécanismes de la rencontre avec les hôtes (occupation du temps et de l'espace), de la compatibilité (mise à l'abri des systèmes de défense), dans l'appréciation du rôle réel du parasitisme dans la génétique et la dynamique des populations hôtes, la structure et la biodiversité des peuplements et des écosystèmes.

La rencontre de l'hôte trouve ses mécanismes les plus élaborés chez les insectes parasitoïdes, où la femelle adulte assure elle-même la rencontre du stade infestant avec son hôte. Ces comportements sont une composante essentielle de la valeur sélective et de la spécificité des parasitoïdes. La variabilité de ces comportements est bien plus grande qu'on ne le pensait : aux variations génétiques entre individus ou entre populations, s'ajoutent les capacités individuelles d'apprentissage et de conditionnement, et la modulation des règles de décision sous l'influence de contraintes internes (l'individu) ou externes (l'hôte et le milieu). L'écologie du comportement intègre cette variabilité dans l'analyse

des processus populationnels. Les travaux actuels mettent l'accent sur la dynamique des populations, la gestion des ressources hôtes-temps-espace, la structuration et la stabilité des populations en fonction des hétérogénéités des hôtes et du milieu, le rôle des refuges spatiaux, temporels ou génétiques et de l'organisation en métapopulation. La théorie, très développée par l'école anglo-saxonne, est maintenant mieux documentée par des résultats de terrain et des données expérimentales qui commencent à s'accumuler.

La compatibilité repose sur le jeu subtil entre virulence du parasite et résistance de l'hôte. Il n'est plus possible de comprendre le fonctionnement des interactions durables en ignorant les systèmes génétiques impliqués chez l'hôte (les gènes pour tuer) et chez le parasite (les gènes pour survivre. Combes, 1995), d'autant que certains de ces gènes commencent à être identifiés et clonés. Le résultat le plus spectaculaire concerne la variabilité allélique illimitée et les homologies entre les gènes de résistance d'espèces appartenant à des groupes zoologiques ou à des règnes différents. On citera les parentés entre le gène anti-bactérien du tabac, le gène Toll codant pour un récepteur membranaire chez la drosophile et le gène du récepteur de l'interleukine des vertébrés. Un aspect très novateur concerne la phylogénie de ces gènes. En tout état de cause, il devient nécessaire de prendre en compte ces gènes à fort avantage sélectif pour mieux saisir toute l'importance du parasitisme dans la structuration génétique des espèces libres, animales ou végétales. De tels "jeux" entre gènes peuvent aussi se développer dans des situations d'interactions non antagonistes, c'est-à-dire dans le mutualisme.

Les modèles théoriques et les analyses de banques de données permettent de penser que les pressions sélectives d'origine parasitaire concourent au maintien de la diversité génétique à l'intérieur des populations d'hôtes, influencent les processus de spéciation, affectent les traits de vie des hôtes. La relation entre parasitisme et génétique des hôtes est ainsi abordée à plusieurs échelles : populations, communautés, phylums. Elle débouche sur une problématique évolutive, dans laquelle l'absence de fossiles est compensée par d'autres paramètres : relations entre radiation des parasites et apparition de nouvelles niches-hôtes, séparation des plaques

continentales, approches moléculaires de la coévolution parasites/hôtes.

Une découverte récente est que les parasites interviennent dans le maintien de la richesse spécifique des écosystèmes en inversant les patterns de compétition entre espèces. Plusieurs indices, théoriques, expérimentaux ou issus du terrain, conduisent à penser qu'il pourrait s'agir là d'un processus-clé du maintien de la biodiversité (travaux français sur les relations parasitoïdes/drosophiles, travaux canadiens sur les relations nématodes/ongulés, etc.).

Enfin, le problème de la grande variabilité de la richesse des communautés parasitaires selon les hôtes et les milieux fait l'objet de travaux qui cherchent à tester, au plan théorique comme au plan concret, une série d'hypothèses relatives aux hôtes (abondance, diversité), à l'habitat (existence de refuges), aux parasites (ratio généralistes/spécialistes), et à leurs stratégies de rencontre des hôtes. On assiste au passage d'une approche descriptive à une approche analytique qui met en œuvre les études comparatives de terrain, l'écologie évolutive, la théorisation et la simulation (Hochberg & Hawkins, 1992).

Ces recherches seront de plus en plus prises en compte dans des perspectives agronomiques (devenir d'une épizootie ou d'une pathologie végétale) ou médicales (rôle des vecteurs, évolution de la virulence dans les épidémies). Les pollutions, changements globaux, fragmentation des écosystèmes, sont autant de facteurs qui perturbent les conditions de transmission et de dissémination, et induisent un risque de parasitoses dites émergentes, risque sur lequel travaillent de plus en plus de chercheurs.

3 - POPULATIONS, PEUPLEMENTS ET ÉCOSYSTÈMES

3. 1 LES MICRO-ORGANISMES DANS LES ÉCOSYSTÈMES

Les progrès dans ce domaine de recherche ont longtemps souffert de verrous technologiques et conceptuels. Plusieurs avancées récentes ont cependant modifié les perspectives d'une façon difficilement imaginable il y a quelques années seulement. On sait aujourd'hui que la plus grande partie des transformations élémentaires dans les écosystèmes est d'origine microbienne. Une des préoccupations majeures de la discipline est donc d'identifier et de quantifier des fonctions métaboliques clés et de caractériser les micro-organismes qui en sont responsables.

Cette analyse doit être faite aux différents niveaux d'intégration, du micro-environnement (agrégat de sol, particule en suspension, notion de hot spot) au biome. Cette prise en compte d'échelles différentes passe par la modélisation, en particulier l'analyse simultanée de l'hétérogénéité physico-chimique et biologique de chaque niveau. La quantification des fonctions de transformation est bouleversée par les techniques isotopiques comme pour la fixation d'azote (^{15}N ou ^{15}N), la photosynthèse (^{18}O), la biodégradation de la matière organique (^{13}C) (Lichtfouse, 1995).

L'analyse fine des caractéristiques microbiennes (présence/absence, densité, expression des gènes) est à l'heure actuelle rendue explicative grâce à l'adoption des outils de la biologie moléculaire (gènes rapporteurs, transposons, amplification PCR, la détection des ARNm, etc.). Ces développements techniques prennent tout leur sens grâce à la mise au point des techniques d'analyse physico-chimique des micro-environnements (micro-électrodes).

Notons aussi que la compréhension des mécanismes responsables de l'adaptation des bactéries aux conditions changeantes de leur environnement est un défi majeur de l'écologie microbienne.

L'étude des flux de composés organiques dans les systèmes plante-sol devront obligatoirement s'adresser à des plantes de génotype connu et prendre en considération l'aspect populationnel, en particulier au niveau des bactéries, et avoir la maîtrise de la structuration du sol. Cette étude du fonctionnement de la rhizosphère ne peut se concevoir qu'avec des systèmes expérimentaux hautement spécialisés.

3. 2 ÉCOLOGIE DES POPULATIONS, DES PEUPLEMENTS, DES ÉCOSYSTÈMES

Chacune d'elles a développé des concepts, des théories, des méthodologies et les modèles qui lui sont propres. La dynamique des populations s'est développée à la fin des années 70, à partir de la démographie humaine et en considérant exclusivement les variations d'effectifs au cours du temps. Les limitations de l'approche temporelle de la dynamique et de la génétique des populations se dessinent universellement avec des approches moléculaires qui conduisent à d'incessantes mises en évidence de structurations génétiques de populations. Dans ce domaine de la science, ce sont les développements des modèles spatialisés qui ont permis les avancées théoriques les plus intéressantes. Leur extraordinaire foisonnement montre bien que l'équilibre entre le réalisme, la précision ou la généralisation des lois n'est cependant pas encore atteint. C'est essentiellement grâce au développement d'approches "mécanistes", prenant en compte la dynamique des ressources consommées, que la théorie de la compétition et de la coexistence des espèces a le plus progressé. Les deux avancées sans doute les plus significatives de ces dernières années dans ce domaine ont été réalisées par l'application des approches mécanistes à la coexistence d'espèces dans un environnement spatialement structuré et la prise en compte explicite de la dynamique du renouvellement des nutriments inorganiques. Ici encore, la dimension

écosystémique des problèmes fait surface (combinaison de modèles stratégiques et de modèles individu-centrés).

À l'heure actuelle, le niveau peuplement est souvent pris en compte dans la notion d'interactions durables (relations hôtes-parasites, prédateurs-proies etc.). On dispose maintenant d'un corpus conceptuel et d'outils de modélisation qui permettent, dans ce cadre simplifié de l'écosystème, d'explorer les conditions de la stabilité-résilience de ce dernier. Ils permettent de tester l'effet de perturbations sur les divers compartiments des écosystèmes, sur leurs équilibres dynamiques et sur les principaux flux (CO_2 , hydriques etc.). La modélisation théorique des réseaux trophiques permet de mieux cerner l'amplitude des conditions d'équilibre, le niveau des seuils de rupture, la nature et la direction des évolutions potentielles. Dans les études écosystémiques, très portées sur l'étude des flux d'énergie et de masse, les peuplements animaux, végétaux et les micro-organismes constituent l'irruption nécessaire du vivant.

Le niveau écosystème est donc celui qui, intégrant individu, population, peuplement et milieu, permet de s'attaquer à des systèmes de plus en plus complexes, ayant de nombreux degrés de liberté, de nombreuses interactions. Le concept d'écosystème couvre aujourd'hui un ensemble de systèmes écologiques organisés hiérarchiquement dans l'espace et dans le temps.

C'est le niveau où se combinent les lois de la dynamique de population (démographie, compétition...) et celles de la conservation de l'énergie (flux d'énergie et de masse). Chacun de ses constituants a une distribution spatiale. Leurs interactions créent une nouvelle structure spatiale intrinsèque et caractéristique de l'écosystème, qui contraindra sa propre dynamique. Les bilans d'entrée et de sortie (individus, espèces, énergie, masse) peuvent y être mesurés. Le concept d'écosystème possède également une grande valeur pour aider à la mise au point de pratiques de gestion ou de conservation adéquates. Des progrès spectaculaires ont été réalisés ces dernières années notamment en matière d'outils et de modèles d'intégration et de traitement des données (analyse factorielle canonique).

Un effort important de conceptualisation, de saisie des données et de modélisation notamment en régions tropicales est en cours. C'est ainsi que les Systèmes Multi-Agents et les automates cellulaires entrent aujourd'hui dans les simulations de la reconstitution des grandes forêts tropicales.

En milieu marin, la découverte d'une faune riche à plus de 2000 mètres de profondeur, près de sources hydrothermales, a mis en lumière un phénomène unique sur notre planète : des êtres vivants peuvent vivre indépendamment de l'énergie solaire. Un champ immense de recherches nouvelles s'est ainsi ouvert dans tous les domaines de la biologie et de la microbiologie, depuis la molécule jusqu'aux populations et aux écosystèmes abyssaux. Quant aux récifs coralliens, dont on a cru un temps que l'accumulation de carbonates pour la croissance de leurs squelettes était un espoir pour réduire l'excès de CO_2 atmosphérique (et donc un remède partiel contre l'effet de serre), on s'aperçoit depuis peu par l'analyse des processus de croissance qu'une étape au moins du métabolisme rejette du CO_2 au lieu de le fixer (Kayanne et al., 1995).

Pour tous les écosystèmes, marins et continentaux, les recherches portent essentiellement sur l'analyse des divers composants et leurs interactions. Deux grandes orientations mondiales doivent être retenues, celle de l'écologie évolutive et celle de la thermodynamique, celle-ci s'appliquant aussi bien au vivant qu'au milieu physique. Il n'y a donc guère de théorie unificatrice véritablement opératoire, mais nous disposons d'un ensemble de théories liées aux divers types de processus en jeu. Les études spécifiques à tel ou tel processus sont explicitement menées dans une vision intégratrice convergeant vers un "produit écosystémique" (synthèse, modèle conceptuel...), même très imparfait. Le couplage de modèles en écologie est le défi à relever.

Principales lignes de recherche, à travers le monde :

- Le cycle de la matière organique et des nutriments, en étroite liaison avec le fonctionnement des peuplements microbiens et de la faune des invertébrés et les stratégies de nutrition des plantes.

- La production primaire, avec accent porté sur le rôle de la composition chimique du matériel végétal, les processus rhizosphériques (activité de la microflore du sol en liaison avec la disponibilité en eau) et l'allocation des nutriments et des réserves.

- Les interactions avec l'atmosphère : impact de celle-ci (composition chimique et microclimat) sur la physiologie de l'écosystème et processus rétroactifs dus au fonctionnement (albedo, évapotranspiration, émissions biogéniques) et à la structure (phénomènes turbulents).

- Les traits biologiques des espèces conditionnant la structure et la dynamique des peuplements, avec effort porté sur les mécanismes de compétition, d'adaptation et de dynamisme, à l'intérieur et entre groupes fonctionnels.

Parmi les résultats importants des dernières années, on notera les liens très forts entre structure (spécifique, démographique, spatiale) et fonctionnement (échanges d'énergie et de masse). Ainsi, les stocks de carbone et de nutriments de l'écosystème dépendent à terme tout autant des modifications de sa physiologie (photosynthèse, nutrition minérale, bilan hydrique...) que de sa structure (importance relative de ses divers composants biotiques), elle-même fortement dépendante de sa dynamique (recrutement/survie des individus).

Au niveau d'intégration supérieur dans les milieux continentaux, la notion de paysage est apparue récemment. Ce concept met en relief les interactions entre écosystèmes et l'importance des échelles d'espace dans la dynamique de ces ensembles.

La question fondamentale posée ici consiste à définir les limites qui permettent de distinguer entre les caractères bénéfique ou nuisible de la fragmentation des habitats.

Quelle est la réduction minimale du nombre, de la diversité des habitats, et quelles sont les modifications de leur répartition susceptibles d'entraîner des perturbations significatives ?

Quels sont les effets démographiques et génétiques décelables dans les populations et les métapopulations, dans l'organisation et la dynamique des peuplements ?

Quelles sont les conséquences environnementales de ces fragmentations dans le maintien de la biodiversité, les fonctions d'autoépuration et de stockage des ressources biologiques et en particulier les ressources microbiennes dans les sols et les sédiments ?

En dépit de l'importante mobilisation des laboratoires pour comprendre le fonctionnement écologique des paysages, on sait peu de choses sur le poids de chacune des unités dans l'ensemble, et un gros effort de modélisation est actuellement en cours.

Les recherches sur les écosystèmes, probablement en raison des hypothèses concernant les changements globaux, ont connu ces dernières années une forte mobilisation européenne et internationale. Parmi les nombreuses actions, deux programmes majeurs ont pris un essor particulier : le Programme International Géosphère-Biosphère (IGBP-ICSU) et le programme Diversitas. La Commission Européenne a lancé un programme écosystémique et le programme de la Commission Européenne : "Terrestrial Ecosystems Research Initiative".

4 - BIODIVERSITÉ

Grâce au progrès de la science, le public et les dirigeants politiques ont récemment pris conscience des menaces qui pèsent sur la diversité biologique. La convention de Rio (juin 1992), signée par 157 pays, a suscité la création de grands programmes internationaux comme Diversitas (IUBS/SCOPE/UNESCO) et Systematic Agenda 2000, qui identifient et structurent les missions des biologistes et lancent le défi d'une cartographie de la biosphère.

À eux seuls, les conservatoires européens détiennent plus de la moitié des collections de références et de l'expertise associée.

Ces recherches sont reliées à la génétique des populations d'une part, et au fonctionnement des écosystèmes d'autre part. On distingue classiquement trois grands thèmes de recherches relevant de l'origine, de l'évolution et du rôle de la biodiversité actuelle. Les laboratoires relevant de la section 30 y sont fortement impliqués.

4. 1 ORIGINES ET MAINTIEN DE LA BIODIVERSITÉ

Lorsqu'on tente d'expliquer les mécanismes ayant abouti à la composition spécifique des peuplements et des écosystèmes actuels, on se heurte, même dans nos régions tempérées, à de nombreuses inconnues. Les processus de mise en place des faunes et des flores résultent d'interactions entre facteurs déterminants dont on connaît mal les rôles respectifs dans la lente évolution ayant conduit les êtres vivants en place jusqu'à la dernière grande glaciation aux espèces actuelles.

Le réchauffement climatique incontestable, l'action anthropique croissante en intensité et en extension, l'évolution biologique simultanée ou différée, le rôle du temps et de la diversité des milieux océaniques, géomorphologiques, édaphiques, bioclimatiques etc. ont progressivement conduit aux faunes et aux flores actuelles sans qu'il soit encore possible d'expliquer de manière totalement satisfaisante cette lente et complexe évolution.

On ne sait pratiquement rien des phénomènes qui ont progressivement modifié les aires de répartition des espèces, les densités de leurs populations, leur diversité génétique etc. Pour ce qui concerne les mammifères de l'Europe occidentale, par exemple, des recherches entreprises en France ont pour objectif de tenter d'expliquer, pour quelques espèces, l'origine de leur diversité actuelle en combinant, chaque fois que cela est possible, approches morphologiques et génétiques, et en démontrant les étapes successives des accroissements et réductions des aires de répartition, les migrations, les extinctions. Pour progresser dans cette compréhension du dynamisme de la diversité biologique (mécanismes d'évolution et de maintien), les recherches s'orientent vers l'analyse fine des conséquences de la fragmentation des habitats.

4. 2 ÉVOLUTION DE LA BIODIVERSITÉ

Tous les enregistrements spatiaux le montrent, les grands écosystèmes forestiers de la planète subissent un morcellement extrêmement rapide. Cette fragmentation des habitats diminue la diversité spécifique des peuplements animaux et végétaux et augmente les risques d'extinction des populations. S'il est démontré depuis plusieurs années que la libre dispersion des individus entre populations est un élément-clé de la survie des espèces, la biologie évolutive n'a pris en compte que très récemment le rôle de la fragmentation des habitats. Concrètement, les recherches s'orientent dans deux grandes directions : la première, la plus physique, concerne l'analyse et la formalisation des principaux types de fragmentation (la CEE a lancé un vaste programme, sur tous les continents) ; la seconde est centrée sur la dynamique et la génétique des populations subdivisées. Le défi auquel nous sommes confrontés est de développer, pour les principales espèces, un modèle de fonctionnement de leurs populations et de simuler des scénarios possibles ou probables d'évolution de leurs habitats. Grâce à la mise en place de populations expérimentales, les résultats attendus de ces recherches devraient permettre à chaque pays de développer une véritable politique de biologie de la conservation. Dans les pays où la déforestation est très rapide, la compréhension des mécanismes de maintien de la biodiversité, notamment en forêts tropicales humides, est devenue une priorité.

Dans les milieux marins, la responsabilité de l'homme, longtemps soupçonnée pour expliquer la raréfaction ou la disparition de certaines espèces tandis que d'autres prolifèrent à l'excès, a été démontrée pour de nombreux environnements côtiers.

4. 3 RÔLE DE LA BIODIVERSITÉ DANS LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

C'est un domaine de l'écologie fonctionnelle dont on a récemment démontré l'importance (Tilman et al., 1996) et l'étroite corrélation existant entre les données qualitatives de la biodiversité et

quantitatives de la productivité. Un intérêt très particulier porte sur les fonctions assurées par les micro-organismes : la nitrification et dénitrification, la fixation de l'azote, la méthanogenèse etc. Ce domaine recouvre de nombreuses préoccupations relevant de la recherche fondamentale (on connaît probablement moins de 15 % des micro-organismes des milieux naturels) et appliquée (rôle des micro-organismes dans les agrosystèmes, micro-organismes pathogènes etc.).

Le travail de Woese a modifié non seulement la vision paradigmique de la taxonomie et de la phylogénie bactérienne, mais a aussi permis des avancées techniques comme l'hybridation *in situ* couplée à la microscopie confocale et la caractérisation de micro-organismes non cultivables permettant de faire le suivi de souches ou d'espèces de micro-organismes dans l'environnement et d'analyser ainsi leur représentativité et leur distribution.

Les 3000 espèces actuellement répertoriées devraient ainsi être multipliées en plusieurs dizaines de milliers de "ribo-espèces", dont la définition du rôle écologique reste à faire pour tout un ensemble de milieux dont l'étude commence à peine. Les micro-organismes constituent ainsi un modèle irremplaçable pour tester l'hypothèse du lien de cause à effet entre diversité génétique ou fonctionnelle des micro-organismes et stabilité du fonctionnement des écosystèmes.

Les études concernant la coévolution entre micro-organismes et organismes supérieurs devront comparer les modalités des interactions symbiotiques, commensales et pathogènes. Elles acquièrent un nouvel essor grâce aux séquençages de génomes microbiens complets, aux travaux de marquage génomique d'organismes supérieurs (*Arabidopsis*, humain) et à la compréhension du dialogue moléculaire entre partenaires (exemple : symbiose Rhizobium-légumineuses).

En milieu marin, l'une des grandes découvertes a été l'existence d'algues picoplanctoniques

(inférieures à 2 µm) et leurs implications dans le fonctionnement du plancton que l'on sait mesurer depuis peu grâce à l'analyse par cytométrie de flux (Courties et al., 1994). Deux grandes questions font l'objet de recherches prioritaires : les variations mesurées de transfert des flux de matière sont-elles dues à des changements de diversité génétique ou à des perturbations d'assemblage d'espèces ? En quoi des modifications d'ordre génétique, spécifique ou fonctionnel de la biodiversité affectent-elles la stabilité et la résilience des peuplements pélagiques ou benthiques ? Des développements expérimentaux récents (usages de mésocosmes) permettent de contrôler, avec de plus en plus de précision, la biodiversité dans des écosystèmes simplifiés. Une nouvelle génération de modèles liant les modèles statistiques aux modèles déterministes (analyse des flux de matière) est en cours.

CONCLUSION

Ainsi donc les disciplines de l'écologie connaissent depuis une dizaine d'années un grand développement technologique bénéficiant des progrès les plus récents de la génétique moléculaire, de la géochimie, de l'informatique, de la bioclimatologie etc. C'est à ce prix que les processus intervenant dans l'organisation et le fonctionnement des systèmes écologiques peuvent être compris et modélisés.

Il ressort de cette synthèse que les mécanismes d'adaptation à l'échelle des individus, le rôle des contraintes du milieu, les processus majeurs du fonctionnement des écosystèmes et l'évolution de la biodiversité planétaire constituent des axes de recherche particulièrement importants pour la section 30. Ils ont des champs d'applications et des implications économiques qui intéressent tous les pays, des plus pauvres aux plus industrialisés.

Bibliographie

- BARBAULT, R. Des baleines, des bactéries et des hommes. Odile Jacob, 1994, 327 p.
- BROWN, J.H. Macroecology. The University of Chicago Press, 1995, 269 p.
- COMBES, C. Interactions durables, écologie et évolution du parasitisme. Ed. Masson, Paris, 1995, 524 p.
- COURTIES et al. "Smallest eukaryotic microorganisms". Nature (1994), **370**, 255.
- GIBSON, G., HOGNESS, D.S. "Effect of polymorphism in the Drosophila regulatory gene ultrabithorax on homeotic stability". Science (1996), **271**, 200-203.
- HOCHBERG, M.E., HAWKINS, B.A. "Refuges as a predator of parasitoid diversity". Science (1992), **255**, 973-976
- JONES, C.G., LAWTON, J.H. (eds). Linking species and ecosystems. Chapman & Hall, New-York, 1995, 387 p.
- KAYANNE et al. "Diurnal changes in the partial pressure of carbon dioxide in coral reef water". Science (1995), **269**, 214.
- LEGAY, J.M., BARBAULT, R. La révolution technologique en écologie. Masson, Collection Écologie (1995), n° 28, 259 pages.
- TILMAN, D., WEDIN, D., KNOPS, J. "Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems". Nature (1996), **379**, 718-720.