

# Climat, adaptation, évolution et biodiversité

La biosphère, cette fine pellicule superficielle de notre planète au sein de laquelle les êtres vivants évoluent, est un système adaptatif complexe : un réseau d'interactions multiples où, au-delà de ses caractéristiques propres, l'existence même de chaque agent est liée à celle de ceux qui l'entourent. Les conséquences physico-mathématiques de cette complexité sont aujourd'hui connues dans leurs grandes lignes [1-3] : non-linéarité, métastabilité, auto-organisation, propriété émergente, invariance d'échelle, irréversibilité, sensibilité aux conditions initiales, chaos... Les implications biologiques, écologiques et environnementales de telles caractéristiques sont multiples [4, 5].

par Gilles ESCARGUEL\*

Parmi elles, une évidence s'impose : dans un monde en évolution permanente, toute approche du réel réduisant l'objet étudié aux seules caractéristiques dynamiques et fonctionnelles de ses composants élémentaires ne peut qu'échouer dans l'identification de l'ensemble des mécanismes responsables du maintien (et du devenir) du système considéré (1) [6, 7].

Sur les continents, comme dans les océans, les êtres vivants se répartissent entre groupes de reproduction – les espèces – au sein desquels ils partagent divers attributs (génétiques, biochimiques, physiologiques, éthologiques, écologiques), qui forgent leur identité et leur singularité. A l'échelle globale, ces êtres vivants ne sont pas distribués de façon homogène et uniforme. L'environnement physico-chimique, et notamment le climat, joue ici un rôle intuitivement évident, *via* les caractéristiques biologiques de chaque espèce, déterminant leur degré d'adaptation au milieu. Si les êtres vivants ne sont pas distribués de façon homogène et uniforme sur Terre, c'est d'abord (et surtout) parce que les conditions physico-chimiques à la surface de notre planète ne sont ni homogènes, ni uniformes. De cette double variabilité biologique et géographique est né un des concepts les plus féconds que la science du XX<sup>e</sup> siècle ait développés : la biodiversité [8]. Ou, plus exactement, les biodiversités (génétique, morphologique, taxinomique, phylogénétique, fonctionnelle, etc.), tant il existe aujourd'hui de façons différentes et complémentaires d'apprécier et de mesurer cette immense variété des êtres vivants – de quelques millions à quelques dizaines de millions d'espèces actuellement vivantes – qui peuplent notre planète [9].

Loin d'être figée, cette biodiversité a considérablement fluctué au cours du temps. **Temps proche** – biologique et écologique – de l'apparition aléatoire de variants génétiques au sein des populations et, éven-

tuellement, de leur sélection naturelle par voie de reproduction différentielle (2). Mais, aussi, **temps profond** – géologique et phylogénétique – de l'apparition, de l'évolution et, finalement, de l'extinction des espèces et, donc, de la formation, de l'évolution et du démantèlement des associations d'espèces qui constituent localement les systèmes écologiques fonctionnels. La biodiversité a une histoire. La biodiversité **est** une Histoire, longue de plus de 3,5 milliards d'années, mouvementée, faite d'extinctions et de diversifications, de crises et de reconquêtes, sur fond de catastrophes naturelles et de changements globaux – une Histoire dont l'Homme s'apprête, aujourd'hui, en toute conscience, à écrire une nouvelle page [10].

Des assemblages locaux de populations (les communautés) à la biosphère toute entière, en passant par les méta-communautés régionales (3) et les grandes provinces biogéographiques continentales (ou océaniques), cette hétérogénéité spatiale et cette variabilité temporelle de la biodiversité posent question. Quelle est la part des processus fonctionnels, intrinsèquement déterministes et historiques, de nature contingente et aléatoire, dans la mise en place, le contrôle et l'évolution des patrons de structuration géographique du vivant ? Par quels mécanismes les paramètres physico-chimiques de l'environnement interviennent-ils dans l'organisation spatiale et l'évolution temporelle de la biosphère, laquelle influence en retour bon nombre des caractéristiques physico-chimiques de notre planète ? Quelles sont les lois d'échelles d'espace et de temps sous-jacentes à ces actions, à ces interactions et à ces rétroactions ?

Stimulantes par l'acuité des enjeux qu'elles dessinent, notamment en termes appliqués de protection et de conservation de la biodiversité actuelle [11, 12], ces questions fondamentales définissent aujourd'hui le

cœur d'une discipline très active, mais encore étonnamment mal identifiée dans le paysage scientifique français : la macro-écologie [7, 13-15]. En bref, la macro-écologie consiste, à partir de l'analyse statistique de descripteurs biologiques et environnementaux estimés pour un grand nombre d' « Unités Ecologiques Opérationnelles » (organismes, populations, communautés, méta-communautés), en la **modélisation descriptive et inférentielle de motifs d'organisation éco-géographique, à des fins de compréhension des processus fonctionnels et historiques les ayant générés**. En raison de la complexité des systèmes étudiés, un tel programme de recherche, pluridisciplinaire par nécessité, requiert la prise en compte de données spatialisées actuelles, archéologiques et paléontologiques, afin d'identifier les paramètres et les mécanismes génériques contrôlant les dynamiques spatiales et temporelles de la biodiversité.

Le présent article n'a d'autre ambition que d'illustrer une telle approche au moyen de deux exemples, choisis en raison de leur complémentarité. Dans un premier temps, nous montrerons comment un patron d'organisation globale très fréquemment observé – le Gradient Latitudinal de Biodiversité – pourrait bien être le résultat à la fois **contingent et nécessaire** d'une distribution aléatoire, mais contrainte, des espèces à la surface de notre planète. Dans un deuxième temps, nous nous intéresserons à la dynamique temporelle des variations de biodiversité, aux échelles locale et régionale et à leur sensibilité respective aux changements climatiques.

### **Le Gradient Latitudinal de Biodiversité : un hasard nécessaire ?**

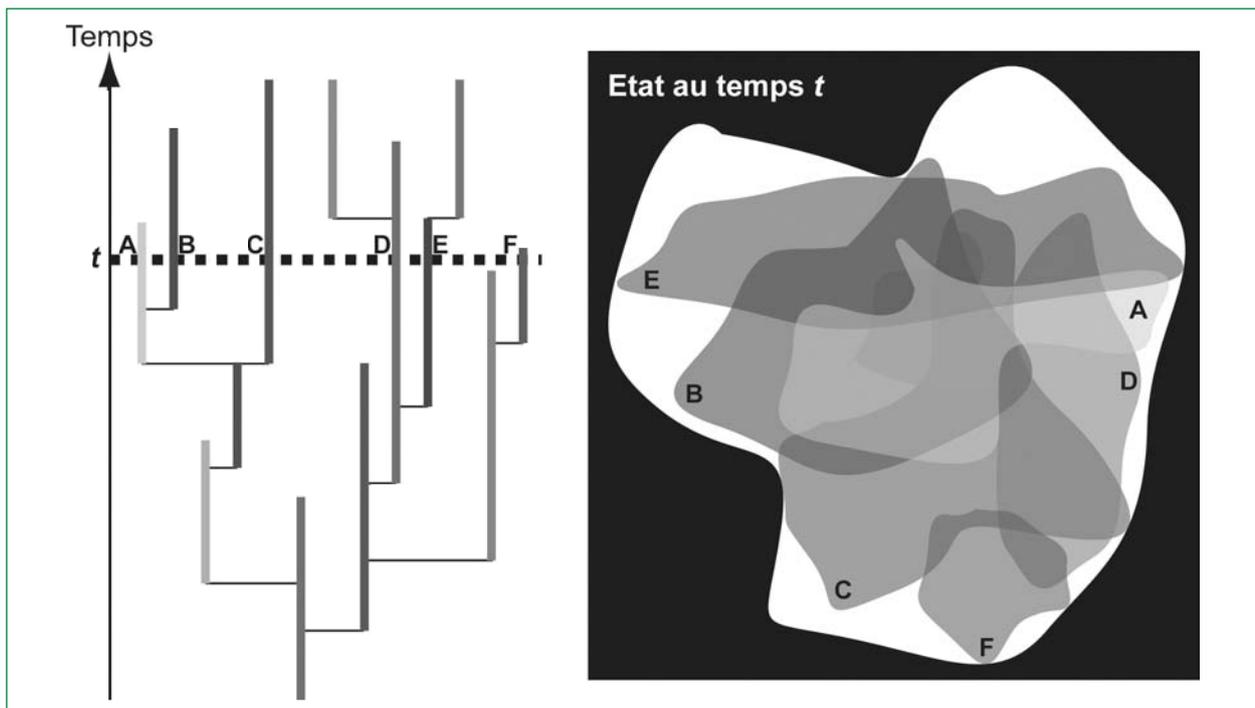
Dans la nature actuelle, le nombre d'espèces coexistant en un endroit donné diminue au fur et à mesure que l'on s'éloigne des basses latitudes intertropicales pour se rapprocher des hautes latitudes circumpolaires. Ce Gradient Latitudinal de Biodiversité (GLB) est un des patrons d'organisation spatiale de la biodiversité le plus anciennement et largement reconnu, et étudié [14, 16]. Les données paléontologiques montrent qu'il a, également, souvent existé, au cours des temps géologiques. A ce jour, une trentaine d'explications possibles ont été avancées, sans qu'aucun consensus ait émergé. Parmi elles, une hypothèse, dite de contrainte géométrique par « effet de milieu de domaine », a particulièrement retenu l'attention ces dernières années. D'après cette hypothèse, la formation d'un GLB est une caractéristique émergente du système considéré : elle est la conséquence directe, nécessaire et hautement reproductible de la distribution géographique aléatoire des espèces, à l'intérieur d'un espace colonisable clos (un **domaine**). A l'échelle de chaque espèce, aucun déterminisme n'est ici requis : le patron observé est le résultat du seul hasard (4). La « règle » est simple : dans un domaine à « N »

dimensions, où l'on répartit, au hasard, plusieurs objets de tailles et de formes aléatoires, le nombre maximal de superpositions est toujours atteint vers le centre du domaine, et le nombre de superpositions diminue au fur et à mesure que l'on s'approche de ses frontières. En théorie, le raisonnement s'applique aussi bien à des gradients latitudinaux que longitudinaux, mais également à des gradients altitudinaux (sur les continents) ou de profondeur (dans les océans).

La force de cette hypothèse – sa simplicité et sa généralité – en est également le principal défaut : souvent acceptable en première approximation, elle ne permet pas de reproduire, dans leurs détails, les GLB réellement observés dans la nature. En particulier, elle ne permet pas d'expliquer un phénomène assez largement répandu, notamment chez les organismes marins, mais généralement négligé par les auteurs : à l'échelle globale – d'un pôle à l'autre – les GLB sont rarement uni-modaux, avec un maximum de diversité enregistré autour de l'Equateur, mais ils sont, le plus souvent, bimodaux, les valeurs maximales étant observées en domaine subtropical ou légèrement au-delà, avec une chute sensible de biodiversité enregistrée dans la bande équatoriale. C'est le cas, entre autres, des foraminifères planctoniques (5), mais aussi des mollusques et des poissons osseux.

Par ailleurs, cette hypothèse, du fait qu'elle ignore délibérément les relations organisme-environnement et organisme-organisme au sein des écosystèmes, ainsi que les liens de parenté existant entre les espèces d'un même groupe phylogénétique, fournit une explication non fonctionnelle et anhistorique, dont on peut légitimement douter de la pertinence biologique. Par exemple, elle fait totalement abstraction de la dépendance des organismes vis-à-vis de la température de leur milieu de vie. Or, pour des raisons essentiellement physiologiques, la plupart des êtres vivants ne sont capables de vivre et de se reproduire que dans un intervalle de température précis et propre à leur espèce. Elle ignore également les multiples interactions (compétition ou collaboration) existant entre les organismes au sein des écosystèmes, par exemple pour l'accès à la nourriture. Or, près de deux siècles d'études scientifiques dans ce domaine ont produit des milliers d'exemples de telles interactions, qui sont au fondement même de la théorie de l'évolution que Darwin a formulée, voici de cela cent cinquante ans (1859). Enfin, elle ignore toute possibilité de variation, le long du gradient spatial considéré, des probabilités d'apparition et d'extinction des espèces. Or, le GLB pourrait très bien être la conséquence directe d'une diminution des probabilités d'apparition et d'une augmentation des probabilités d'extinction, à mesure que l'on se rapproche des pôles.

Afin d'intégrer ces différents paramètres biologiques au sein d'une hypothèse d'effet de milieu de domaine, nous avons conçu un modèle de simulation numérique en deux dimensions, de type automate cellulaire



**Figure 1.** Le modèle géophylétique génère aléatoirement l'apparition et l'extinction d'espèces reliées entre elles par des liens de parenté (une phylogénie, à gauche), ainsi que l'évolution de la dispersion géographique de chacune de ces espèces au sein d'un domaine clos (à droite : surface noire non colonisable).

re, appelé « modèle géophylétique » [17, 18]. Jusqu'à présent appliqué au milieu marin, ce modèle permet de générer aléatoirement une phylogénie (c'est-à-dire un ensemble d'espèces reliées entre elles par des liens de parenté) et de simuler la dispersion géographique de ces espèces pour, au final, observer le GLB qui en résulte (Voir la figure 1).

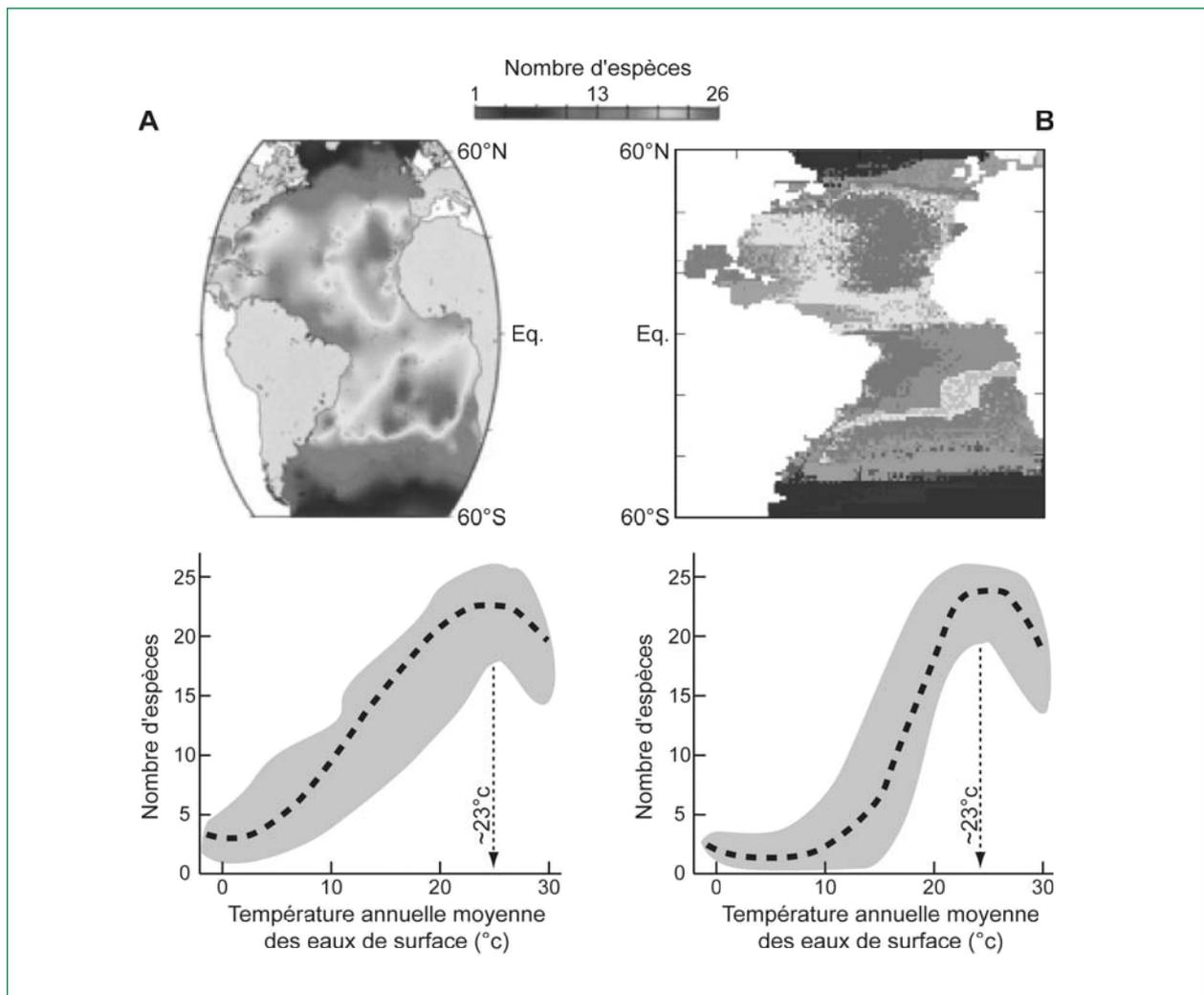
Différents paramètres physiques et biologiques peuvent être explicitement pris en compte, afin d'évaluer leur effet sur la mise en place d'un GLB : courants océaniques, température moyenne de l'eau, probabilités d'apparition et d'extinction, degré de dépendance thermique des espèces, nombre de niches écologiques localement disponibles, etc.

Nous avons appliqué le modèle géophylétique à l'analyse de la distribution géographique actuelle de la biodiversité dans l'océan Atlantique, où d'abondantes données sont disponibles, par exemple en ce qui concerne les foraminifères planctoniques (6) (Voir la figure 2A). Les centaines de simulations réalisées en faisant varier les différents paramètres du modèle convergent toutes vers la même solution (voir la figure 2B).

Le modèle géophylétique génère un GLB bimodal conforme à celui observé chez les foraminifères planctoniques actuels, lorsqu'on combine deux effets de milieux de domaines : l'un, **géographique**, produisant la diminution de la biodiversité à mesure que l'on se rapproche des pôles (et donc que l'on s'éloigne du centre du domaine), l'autre, **thermique**, produisant la

chute de la biodiversité dans la bande équatoriale. En d'autres termes, la bi-modalité du GLB est la conséquence directe de l'existence d'un gradient latitudinal de température scindant le domaine simulé en deux sous-domaines (les deux hémisphères), au sein desquels un effet de milieu de domaine thermique s'applique. Au final, les valeurs maximales de biodiversité ne se rencontrent pas à l'Equateur, là où les températures annuelles moyennes sont maximales (~27°C actuellement), mais légèrement au-delà des Tropiques, vers 25°-30° de latitudes Nord et Sud, à des températures annuelles moyennes actuelles de l'ordre de 22-23°C.

La comparaison de différentes simulations obtenues en faisant varier l'intensité du gradient latitudinal de température montre que la chute de biodiversité dans la bande équatoriale dépend directement de ce paramètre. En effet, les simulations réalisées en l'absence de gradient latitudinal de température (conditions thermiques homogènes et uniformes au sein du domaine) aboutissent toujours à la mise en place d'un GLB uni-modal centré sur l'Equateur, résultat du seul effet de milieu de domaine géographique. Une autre façon de moduler l'intensité de la chute équatoriale de la biodiversité consiste à jouer sur l'amplitude possible des intervalles de température au sein desquels chaque espèce simulée peut vivre : plus ces intervalles sont grands, plus le GLB simulé est uni-modal et de faible amplitude. En revanche, le résultat obtenu est très peu sensible aux fluctuations des autres para-



**Figure 2.** Distribution géographique (haut) et relation Température annuelle moyenne-Nombre d'espèces (bas) observées chez les foraminifères planctoniques atlantiques actuels (**A** ; d'après [19]) et simulées par le modèle géophylétique (**B** ; d'après [17]).

mètres du modèle. Par exemple, la direction et l'intensité des courants océaniques, comme l'existence et l'intensité de gradients latitudinaux de probabilités d'apparition et d'extinction, n'ont aucun effet sur l'existence et la géométrie du GLB, réfutant ainsi plusieurs hypothèses avancées ces dernières années [18].

Mais le modèle géophylétique est intéressant, également, pour ce qu'il ne permet pas de générer. Par exemple, la comparaison des distributions spatiales observées et simulées (voir la figure 2) montre d'importants décalages longitudinaux, notamment dans l'hémisphère Sud. À l'évidence, le mécanisme invoqué afin d'expliquer l'existence d'un GLB ne suffit pas, pour autant, à expliquer la structuration longitudinale de la biodiversité des foraminifères planctoniques atlantiques actuels.

En cela, la démarche consistant à rechercher le paramètre unique, biotique ou abiotique, qui serait la cause de toutes variations spatiales de la biodiversité est une impasse logique et conceptuelle : dans

un système complexe, l'universalité de patrons d'organisation (tel que le GLB) n'est pas la preuve formelle de l'existence d'un mécanisme univoque, **simple** et commun à l'ensemble du monde vivant.

### Dynamiques locales et régionales de la biodiversité

La biodiversité varie dans l'espace : nous venons d'en voir un exemple remarquable ; elle varie également dans le temps. À l'échelle de l'ensemble de la biosphère, le registre paléontologique illustre largement ces variations globales, plus ou moins lentes et régulières, jalonnées ces 550 derniers millions d'années par une bonne vingtaine de phases d'extinctions plus intenses, dont cinq grandes crises d'extinction de masse (7) [20].

À une échelle géographique plus restreinte et écologiquement fonctionnelle, le paysage naturel d'une région d'une superficie allant de quelques milliers à

Echelle géographique	Diversité d'inventaire (descriptive)	Diversité de différenciation (comparative)
Habitat local (de qq. km <sup>2</sup> à qq. centaines de km <sup>2</sup> )	Diversité $\alpha$	Diversité $\beta$  Diversité $\delta$
Région naturelle (qq. milliers de km <sup>2</sup> )	Diversité $\gamma$	
Province biogéographique (qq. centaines de milliers de km <sup>2</sup> )	Diversité $\epsilon$	

**Tableau 1.** Une *diversité de biodiversités*, offrant un formalisme simple à la notion d'intégration spatiale de la biodiversité (d'après R.H. Whittaker, [9]). Une diversité d'inventaire mesure la biodiversité au sein d'une aire géographique donnée ; une diversité de différenciation mesure l'hétérogénéité des diversités d'inventaires collectées pour plusieurs aires géographiques distinctes au sein d'une aire plus vaste.

quelques dizaines de milliers de km<sup>2</sup>, les fluctuations temporelles de biodiversité se traduisent par des changements de diversité  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$  (voir le tableau 1)

Quels sont les paramètres environnementaux et climatiques qui contrôlent de telles variations, aux échelles locale et régionale ? Les données permettant d'aborder cette question sont rares. En France, un ensemble de sites paléontologiques absolument exceptionnel, les phosphorites du Quercy, offre la possibilité, quasi unique au monde, d'illustrer la dynamique spatio-temporelle locale et régionale du peuplement de mammifères durant un intervalle de temps de 30 millions d'années, dont environ 18 millions d'années couverts sans discontinuité [21].

Au Sud-Ouest du Massif Central, les Causses du Quercy, un plateau calcaire d'environ 6 000 km<sup>2</sup> formé au cours du Jurassique supérieur (environ -150 millions d'années), sont un véritable livre ouvert sur la biodiversité passée et son évolution. En effet, depuis au moins 55 millions d'années, l'eau, acteur majeur de l'érosion des paysages calcaires, creuse en son sein des centaines de gouffres, avens, grottes, fissures formant autant de pièges naturels, où tombent et sont enfouis les êtres vivants qui peuplent sa surface. Les remplissages fossilifères du Quercy sont connus dans le monde entier, pour leurs fossiles, depuis les années 1870, grâce à l'exploitation minière de ces sédiments karstiques riches en phosphate. Leur étude scientifique systématique, initiée par L. Thaler (Montpellier), L. Ginsburg et R. Hoffstetter (Paris), est régulière depuis la fin des années 1960. A ce jour, plus de 150 gisements ont été découverts et leurs contenus paléontologiques, étudiés. Ils ont permis l'identification de plus de 330 espèces de mammifères d'une longévité moyenne de 2,5 millions d'années. Aujourd'hui encore, chaque exploration révèle de nouveaux gisements jusqu'alors inconnus. La plupart des sites paléontologiques identifiés en Quercy couvrent un intervalle de temps, allant de -40 millions d'années à -22 millions d'années, au sein duquel chaque gisement est précisément daté. Cet intervalle inclut un événement climatique majeur, daté d'il y a 34 millions d'années : l'apparition de la calotte

glaciaire antarctique, qui a entraîné un refroidissement sensible de l'ensemble de la Planète et une aridification des continents [22].

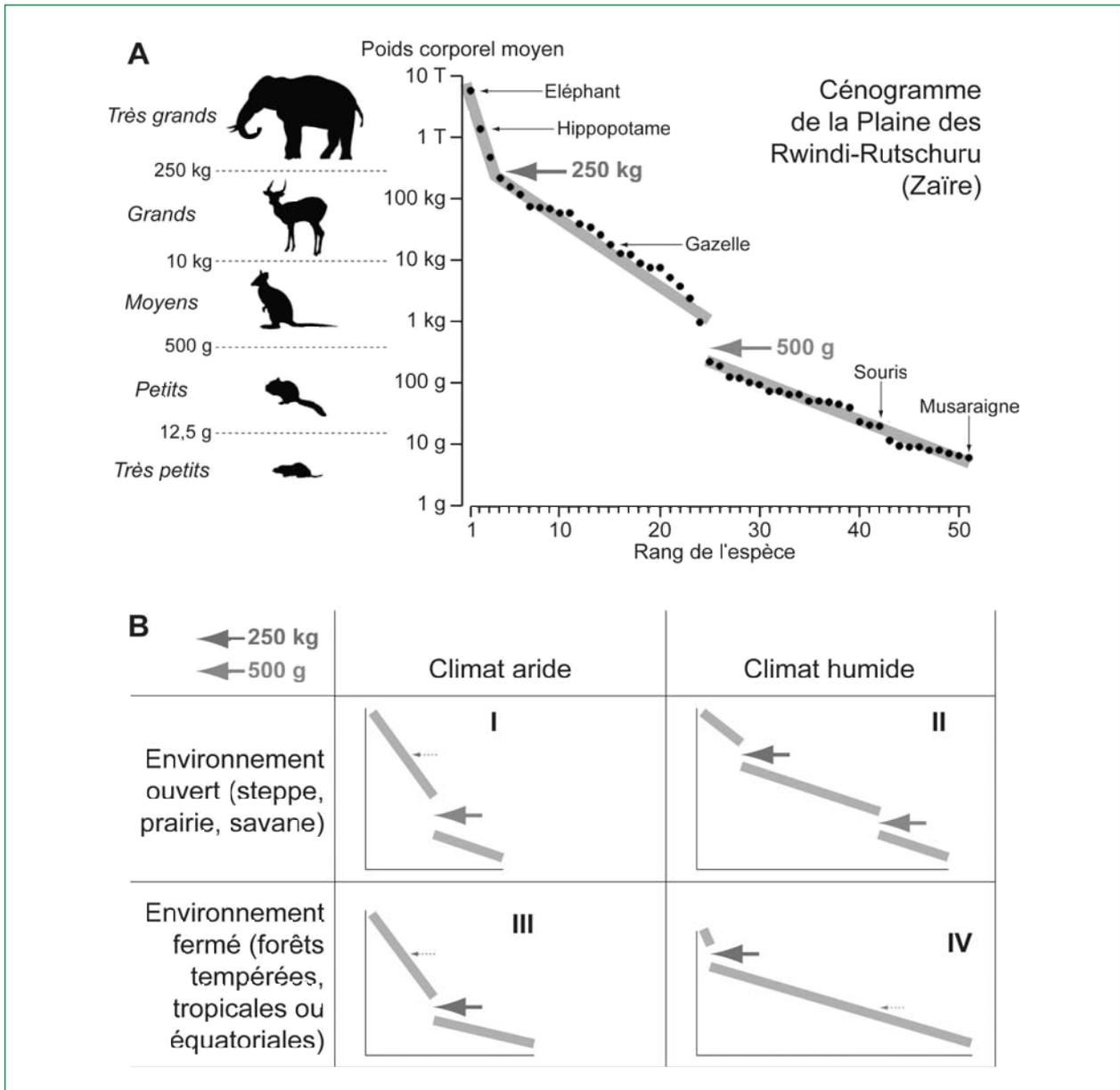
A l'échelle locale, cet événement climatique et la période plus froide et sèche qui s'ensuit sont très bien enregistrés par les communautés de mammifères qui vivaient alors en Quercy. Par exemple, la représentation de ces communautés sous la forme de cénoogrammes (8) (voir la figure 3) illustre clairement la relation entre biodiversité locale, distribution pondérale et changements climatiques (voir la figure 4 [23]).

Dans des contextes climatiques allant de tempéré à chaud et humide, correspondant à des environnements de forêt décidue à tropicale, la diversité  $\alpha$  des mammifères est nettement plus élevée et leur spectre pondéral davantage continu qu'en contexte plus froid et aride, correspondant à des environnements subdésertique ou de savane plus ou moins arborée.

A l'échelle régionale, en revanche, le nombre d'espèces présentes (diversité  $\gamma$ ) apparaît indépendant des fortes fluctuations enregistrées au niveau local (voir la figure 5).

Cette indépendance implique nécessairement une variation de la diversité  $\beta$  au cours du temps, en lien avec les fluctuations climatiques enregistrées : plus le climat est globalement froid et sec, plus l'environnement est « ouvert », plus la diversité  $\beta$  est élevée, compensant ainsi la chute de diversité  $\alpha$  et stabilisant la diversité  $\gamma$ .

Ainsi, les fluctuations temporelles de biodiversité aux échelles locales et régionales apparaissent clairement découplées : si les communautés locales semblent fortement réagir aux variations climatiques et environnementales, les méta-communautés régionales apparaissent plus robustes à ces mêmes changements. Mais cette stabilité régionale a un prix : l'augmentation de l'hétérogénéité de composition entre communautés locales. Autrement dit, à mesure que le climat se refroidit et s'assèche et que l'environnement s'ouvre, le nombre d'espèces communes à différents habitats diminue, en lien avec la diminution des aires de répar-

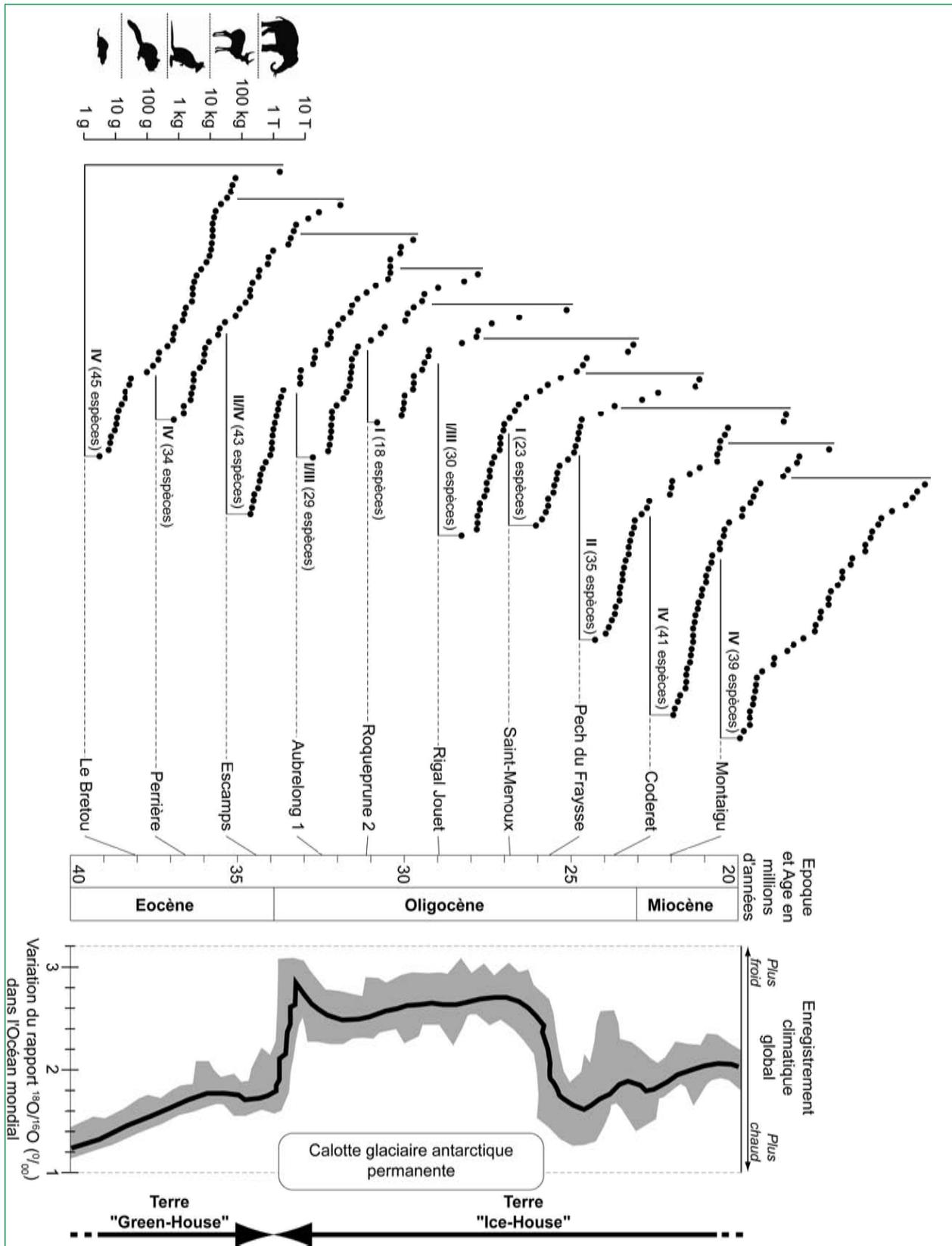


**Figure 3.** Exemple de cénogramme (A) et schémas des quatre grands types climato-environnementaux de cénogrammes (B) (d'après S. Legendre, [23]). La plaine des Rwindi-Rutschuru est une savane en climat subhumide.

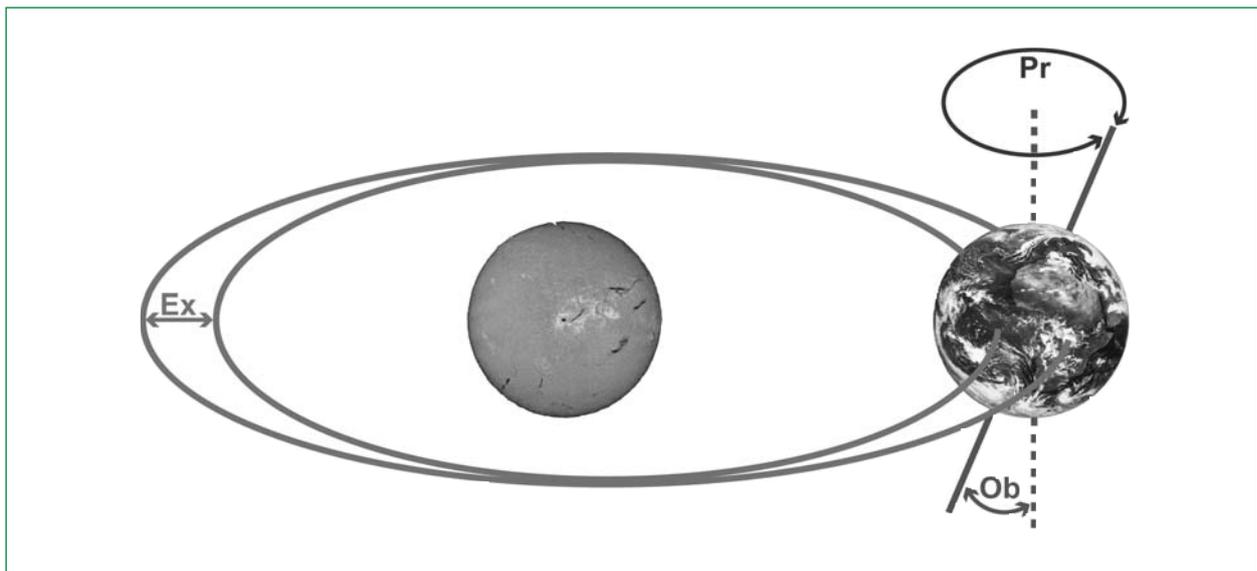
tition de chaque espèce au sein de la région considérée.

La nature exacte des paramètres contrôlant l'évolution de la biodiversité à l'échelle régionale reste encore à préciser. Une analyse numérique détaillée des rythmes d'apparition et de disparition d'espèces au sein de la région indique qu'à partir de -34 millions d'années environ (limite Eocène/Oligocène), la méta-communauté se met à osciller de façon périodique, selon un cycle d'environ 2 millions d'années, entre une phase dominée par les apparitions d'espèces et une phase dominée par les disparitions [23]. A ce jour, deux hypothèses de travail, non exclusives l'une de l'autre, sont à l'étude :

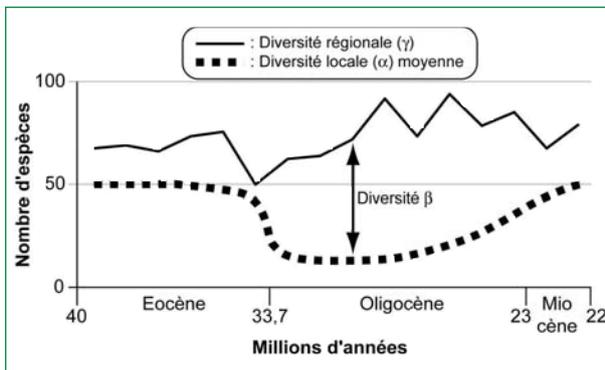
- ✓ ce cycle apparition-extinction pourrait être contrôlé astronomiquement, et donc climatiquement, via les oscillations de basses fréquences des cycles orbitaux de Milankovitch (9) (voir la figure 6), lesquels régulent, dès sa mise en place, à la limite Eocène/Oligocène, l'expansion de la calotte glaciaire antarctique, ainsi que le refroidissement climatique global, précisément selon un cycle d'environ 2 millions d'années ;
- ✓ ce cycle pourrait être intrinsèque à la méta-communauté elle-même, qui s'auto-organiserait (en tant que système adaptatif complexe) en oscillant autour d'un état d'équilibre initialement perturbé par le changement climatique global de la limite Eocène/Oligocène.



**Figure 4.** Succession de 10 cénogrammes associés à 10 gisements paléontologiques du Quercy (les deux localités les plus récentes, Coderet et Montaiqu, proviennent en fait de la région adjacente de la Limagne, intégrée à l'analyse pour les trois derniers millions d'années afin de compléter le registre fossile quercynois). I-IV : types principaux de cénogrammes (voir la figure 3B). A droite, courbe d'évolution du rapport des isotopes 18 et 16 de l'oxygène enregistré dans les océans, témoignant de l'évolution climatique globale de la Planète, et tout particulièrement du passage d'une Terre *green-house* dépourvue de glace aux pôles, à la Terre *ice-house*, telle que nous la connaissons encore aujourd'hui (d'après [22]).



**Figure 6.** Les cycles orbitaux de Milankovitch, régulant les variations séculaires de l'insolation terrestre. Ex : excentricité ; Ob : obliquité ; Pr : précession des équinoxes.



**Figure 5.** Evolution de la relation entre diversités  $\alpha$  moyenne,  $\beta$  et  $\gamma$  chez les mammifères du Quercy, entre ~40 et ~22 millions d'années.

Ces deux hypothèses, ainsi que leur possible interaction, demandent à être testées *via* des modèles de simulation (en cours de développement).

### Un couple déterminant : le climat et l'adaptation

La confrontation des résultats issus de ces deux exemples (parmi d'autres) est riche d'enseignements. En particulier, à toutes les échelles géographiques considérées, le rôle fondamental du climat et de ses fluctuations dans la structuration spatiale et la dynamique temporelle de la biodiversité apparaît clairement [24], soulignant le rôle fondamental joué par l'adaptation dans l'organisation spatiale et l'évolution de la biodiversité. Mais que l'on ne s'y trompe pas : cette adaptation, contrairement à l'intuition populaire généralement répandue, n'est en aucun cas la cause active, **lamarckienne**, de l'évolution des êtres vivants – l'adaptation n'est pas un mécanisme orienté, modelant, transformant activement les individus vers un «

but » à atteindre. Tout au contraire, elle en est la conséquence passive, par le jeu sélectif du couplage **darwinien** mutations aléatoires/reproduction différentielle, dans un contexte climatique et environnemental donné. Que ce contexte vienne à changer – pour quelque raison que ce soit – et c'est, bien au-delà des perturbations générées au niveau de chaque espèce considérée isolément, l'ensemble de la biosphère qui s'en trouvera affectée.

Ainsi, une augmentation globale de la température, associée à une réduction du gradient latitudinal de température (telle que tous les scénarios climatiques le prédisent pour le siècle en cours [10]), aboutira nécessairement à une diminution de la biodiversité globale du seul fait de l'homogénéisation des assemblages d'espèces entre les régions. Parallèlement (et, d'une certaine façon, paradoxalement), la pression anthropique croissante exercée à toutes les latitudes sur la plupart des écosystèmes terrestres et aquatiques se traduit, depuis quelques décennies, par une augmentation de la fragmentation des milieux, qui est une cause de diminution de la biodiversité locale [25]. Le cocktail est explosif : aujourd'hui, ces deux facteurs combinés – chute globale de la biodiversité d'origine climatique et chute locale d'origine démographique et agricole – engagent la biosphère dans sa sixième crise majeure d'extinction [26, 27].

Les changements climatiques globaux, tels que celui que l'Homme a artificiellement déclenché, voici de cela quelques décennies, ont eu, ont et auront des conséquences directes sur la biodiversité. Mais ces conséquences diffèrent sensiblement en fonction de l'étendue géographique considérée : l'impact du climat et de sa variabilité sur la biodiversité dépend intimement de l'échelle spatiale à laquelle on raisonne, et toute généralisation ignorant cette dépendance prend le risque de conduire à de fâcheux contresens.

Couplée à la pression anthropique, cette dépendance d'échelle est un des paramètres critiques dans la mise en œuvre de stratégies et d'outils efficaces de conservation de la biodiversité actuelle. En particulier, elle impose une intégration internationale étroite des politiques et des dispositifs de conservation aux échelles régionales et continentales/océaniques, notamment par l'établissement de corridors pérennes entre les zones protégées [25].

**Remerciements** à Emilie et Arnaud Brayard, Frédéric Quillévéré, Pauline Philippe et Anne Escarguel, pour leur lecture critique de cet article.

## Notes

\* Laboratoire Paléoenvironnements et Paléobiosphère – UMR 5125 du CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1.

Mis sur le web le 25/3/2011 par R. Mahl

(1) Voir le document produit par l'Atelier « Complexité en Science de l'Environnement », dans le cadre de la réflexion de prospective menée en 2009 par le CNRS/Institut National Ecologie & Environnement [http://www.cnrs.fr/inee/recherche/fichiers/ProspectiveRennes2009/Texte\\_CSE](http://www.cnrs.fr/inee/recherche/fichiers/ProspectiveRennes2009/Texte_CSE)

(2) Une population est l'ensemble des individus d'une même espèce, coexistant et interagissant localement au sein d'un même écosystème. Dans un environnement donné, un individu porteur d'une ou plusieurs caractéristiques morphologiques génétiquement héréditaires augmentant sa capacité de survie et/ou de reproduction a, de fait, une probabilité de transmettre son patrimoine génétique à la génération suivante supérieure à la moyenne des autres individus de sa population. Ainsi, de génération en génération (et ce, dès lors que l'environnement reste inchangé), ces caractéristiques avantageuses vont être de plus en plus fréquemment observées au sein de la population.

(3) Une méta-communauté est un ensemble régional de communautés locales liées par la dispersion d'individus interagissant (par exemple, pour l'accès à une source d'énergie (soleil, nourriture) ou à la reproduction).

(4) Ce phénomène aussi simple que contre-intuitif peut être facilement expérimenté grâce à un petit logiciel développé par Robert Colwell et librement téléchargeable à l'adresse URL suivante : <http://viceroy.eeb.uconn.edu/RangeModel>

On trouvera sur ce site une présentation simplifiée de l'hypothèse d'effet de milieu de domaine, ainsi qu'une bibliographie complète sur ce sujet.

(5) Micro-organismes unicellulaires auto ou hétérotrophes, producteurs de tests carbonatés (à ce titre acteurs majeurs dans la fixation du CO<sub>2</sub> dissous dans l'eau) et constituants essentiels de la base des chaînes alimentaires marines.

(6) Données librement accessibles à : <http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.96900>

(7) Voir l'article de P. de Wever, publié au sein de ce même numéro.

(8) Un cénogramme est une représentation graphique de la distribution pondérale des espèces de mammifères (classées par

ordre décroissant de taille) coexistant au sein d'un même écosystème. Chez les mammifères, deux masses « critiques » (~500 g et ~250 kg) apparaissent fréquemment. La comparaison de centaines de cénogrammes actuels provenant de tous les continents permet de mettre en évidence trois grandes « règles » empiriques, indépendamment de la liste exacte des espèces qui les composent :

✓ plus l'environnement est boisé (milieu « fermé »), plus le nombre d'espèces de grande et très grande taille diminue, ainsi que l'amplitude du « saut pondéral » à ~500 g ;

✓ plus le climat est humide, plus le nombre d'espèces >~5 kg est grand, ainsi que l'amplitude du « saut pondéral » à ~250 kg ;

✓ plus le climat est chaud, plus le nombre total d'espèces, notamment de petite et très petite taille, augmente.

(9) Au premier ordre de grandeur, l'insolation terrestre est contrôlée par trois paramètres orbitaux : l'excentricité (degré d'aplatissement de l'ellipse de révolution de la Terre autour du Soleil ; cycles de 405 000 et 110 000 ans), l'obliquité (inclinaison de l'axe de rotation de la Terre par rapport à l'écliptique (valeur moyenne : 23,5°) ; cycle de 41 000 ans), et la précession (rotation de l'axe de rotation de la Terre autour de la perpendiculaire à l'écliptique, provoquant un décalage, dans l'année, des solstices et équinoxes ; cycles de 23 000 et 19 000 ans). L'amplitude des cycles d'excentricité et d'obliquité fluctue également de façon périodique : cycles de 2,37 et 0,97 millions d'années pour l'excentricité, 1,2 millions d'années pour l'obliquité, se combinant en un cycle principal d'environ 2 millions d'années. En s'additionnant, l'ensemble de ces fluctuations orbitales aboutit à une variation de l'insolation terrestre évoluant dans un intervalle de ± 20 % autour de sa valeur moyenne, influençant ainsi profondément et durablement le climat terrestre.

## Bibliographie

[1] (G.) NICOLIS & (I.) PRIGOGINE, *Exploring complexity: an introduction*, W.H. Freeman & Company, 1989.

[2] (R.) HIGHFIELD, *Frontiers of complexity: the search for order in a chaotic world*, Ballantine Books, 1998.

[3] (J.) GRIBBIN, *Deep simplicity: bringing order to chaos and complexity*, Random House, 2005.

[4] (R. V.) SOLÉ & (B.) GOODWIN, *Signs of life : how complexity pervades biology*, Basic books, 2000.

[5] (R. V.) SOLÉ & (J.) BASCOMPTE, *Self-organization in complex ecosystems*, Monographs in population biology, vol. 42, Princeton University Press, 2006.

[6] (S. A.) LEVIN, *Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems*, *Ecosystems*, vol. 1, pp. 431-436, 1998.

[7] (B. A.) MAURER, *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*, University of Chicago Press, Chicago, 1999.

[8] (E. O.) WILSON (édit.), *Biodiversity*, National Academy Press, 1988.

[9] (A. E.) MAGURRAN: *Measuring biological diversity*, Blackwell Science, 2004.

[10] Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat : 4<sup>e</sup> rapport de synthèse, GIEC, Genève, 2007 (<http://www.ipcc.ch>).

[11] (T. M.) BROOKS et coll., *Global biodiversity conservation priorities*, *Science*, vol. 313, pp. 58-61, 2006.

- [12] (K. A.) WILSON et coll., *Prioritizing global conservation efforts*, *Nature*, vol. 440, pp. 337-340, 2006.
- [13] (J. H.) BROWN, *Macroecology*, University of Chicago Press, Chicago, 1995.
- [14] (M. L.) ROSENZWEIG, *Species diversity in space and time*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- [15] (K. J.) GASTON & (T. M.) BLACKBURN, *Pattern and process in Macroecology*, Blackwell Science, 2000.
- [16] (K. J.) GASTON, *Global patterns in biodiversity*, *Nature*, vol. 405, pp. 220-227, 2000.
- [17] (A.) BRAYARD et coll., *Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects?*, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 43, pp. 178-188, 2005.
- [18] (G.) ESCARGUEL et coll. : *Evolutionary rates do not drive latitudinal diversity gradients*, *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, vol. 46, pp. 82-86, 2008.
- [19] (S.) RUTHERFORD et coll., *Environmental controls on the geographic distribution of zoo-plankton diversity*, *Nature*, vol. 400, pp. 749-753, 1999.
- [20] (D. M.) RAUP, *De l'extinction des espèces*, NRF Essais, Gallimard, 1993.
- [21] (T.) PELISSIE & (B.) SIGE, (édits.) : *30 millions d'années de biodiversité dynamique dans le paléokarst du Quercy*, *Strata*, sér. 1, vol. 13, pp. 1-283, 2006.
- [22] (J.) ZACHOS et coll., *Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present*, *Science*, vol. 292, pp. 686-693, 2001.
- [23] (G.) ESCARGUEL et coll, *Unearthing deep-time biodiversity changes: the Paleogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France)*, *Comptes-rendus Geoscience*, vol. 340, pp. 602-614, 2008.
- [24] Secretariat of the Convention on Biological Diversity : *Interlinkages between biological diversity and climate change. Advice on the integration of biodiversity considerations into the implementation of the United Nations Framework Convention on Climate Change and its Kyoto protocol*, CBD Technical Series no. 10, Montreal, 2003 (<http://www.cbd.int>).
- [25] (A. F.) BENNET, *Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation*, World Conservation Union, 2003.
- [26] (R.) LEAKEY & (R.) LEWIN, *The sixth extinction: patterns of life and the future of humankind*, Anchor, 1996.
- [27] (T.) GLAVIN, *The sixth extinction: journeys among the lost and left behind*, Thomas Dunne Books, 2007.