

STRUCTURE DU PAYSAGE ET DIVERSITÉS ENDOGÉES EN FORÊT GUYANAISE

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

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

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

Rappel du contexte

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

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

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

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

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

Trois hypothèses de travail ont été formulées :

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

Fenêtres d'étude

Trois fenêtres paysagères de 1 km² ont été échantillonnées suivant une grille régulière de 16 points distants de 200 m localisés par GPS et présentant un usage différencié du sol (figure 1).

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

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



la pratique traditionnelle de défriche-brûlis et pratique moderne avec utilisation d'intrants et de cultures permanentes. Dans ce contexte, où prédomine la logique de la productivité pour la commercialisation, les défrichements sont définitifs et de ce fait, le retour à la forêt ne fait plus partie intégrante du système agriculture-environnement. La fenêtre Bellevue est caractérisée par une agriculture sur abattis traditionnels de petite taille (moins de 2 hectares) développée par différentes familles d'amérindiens principalement destinée à l'autoconsommation. La fenêtre Patagai est caractérisée par une forêt faisant partie des massifs forestiers guyanais et constituant une zone d'environ 850 000 km² et d'environ 70 km² de profondeur située à l'arrière de la zone littorale, gérée par l'ONF et divisée en parcelles dont certaines d'entre elles font l'objet d'une exploitation forestière plus ou moins intensive. Un site complémentaire, Cacao, situé au sud de Cayenne est en plein cœur de la grande forêt amazonienne, a été prospecté pour compléter les analyses de génétique des populations de termites. En chacun de ces 48 points, différents prélèvements de sol et de termitières ont été effectués.

Analyses

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

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

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

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

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

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

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

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

Principaux résultats

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Conclusion

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

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

Références bibliographiques du projet

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

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

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

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

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

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

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

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