

Que la dispersion des individus pour se reproduire et coloniser de nouveaux milieux se fasse de manière passive (transport par le vent par exemple pour des graines ou pour des araignées accrochées à leur fil de soie) ou active (déplacement volontaire d'animaux), elle a un coût. Ce coût peut être anticipé dans la phase de développement de l'individu ou intervenir juste au moment de l'émigration mais il aura un effet sur les ressources affectées à un autre besoin de l'organisme (reproduction par exemple). Connaître ces coûts, leur effet et leur évolution dans un contexte changeant est nécessaire pour proposer des opérations pertinentes de remise en état de continuités écologiques.

Analyse de l'article « Costs of dispersal »

D. BONTE, H. Van DYCK, J.M. BULLOCK, A. COULON, M. DELGADO, M. GIBBS, V. LEHOUCK, E. MATTHYSEN, K. MUSTIN, M. SAASTAMOINEN, N. SHTICKZELLE, V.M. STEVENS, S. VANDEWOESTIJNE, M. BAGUETTE, K. BARTON, T.G. BENTON, A. CHAPUT-BARDY, J. CLOBERT, C. DYTHAM, T. HOVESTADT, C.M. MEIER, S.C.F. PALMER, C. TURLURE, J.M.J. TRAVIS

Biological Reviews, 2012, 87:290-312.

lien : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x/abstract>

doi : 10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x

Intérêt de cet article pour la Trame Verte et Bleue :

Les données de recherche fondamentale sur les comportements de dispersion des espèces permettent d'éclairer des projets de reconnexion de milieux qui ont été fragmentés. Ils mettent ainsi en évidence les notions de coûts différés (préparation de l'individu au cours de son développement à avoir certaines capacités de dispersion ou de perception), les notions de compromis entre affectation des ressources de l'individu à tel ou tel organe. Une autre information majeure est la pression de sélection qui s'exerce sur les stratégies de dispersion dans un environnement soumis à des changements globaux (climat et occupation du sol). Le paragraphe(pages 6 et 7) « Changements des coûts dans un monde changeant » est très intéressant : il explique sur un exemple théorique des évolutions de stratégies de dispersion dans des populations fragmentées qui ne permettent plus la restauration des déplacements des populations même si on restaure la continuité (ici par un corridor en pas japonais)..

Synthèse de l'article¹ :

La dispersion prend en compte tous les mouvements d'un individu ou de propagule² qui ont des conséquences potentielles en termes de flux spatiaux de gènes. On ne connaît pas quels facteurs ultimes influencent la variation de la dispersion dans les populations naturelles. Les bénéfices et coûts dus à des environnements variables (dans le temps et l'espace) à la compétition entre parents et à l'évitement de la consanguinité sont reconnus mais chacun peut influencer la dispersion d'une manière différente.

Une approche conceptuelle efficace a été de passer d'une perspective de dynamique de population avec des taux d'émigration et d'immigration à une approche basée sur l'individu où la dispersion est considérée comme un processus concernant plusieurs phases biologiques. Ce processus est composé de traits de vie relatifs au départ du milieu natal, du transfert (déplacement vers un nouvel habitat) et de l'installation dans un nouvel habitat.

Le départ et la colonisation sont des comportements instantanés déclenchés par des décisions éclairées (prises en ayant des informations à disposition). Fractionner les processus permet de mieux comprendre comment les coûts peuvent être perçus à chaque phase : est-ce que les coûts sont payés immédiatement ou décalés, comment ceux-ci affectent la sélection sur des aspects particuliers de la dispersion (courte/longue distance, densité dépendance, biais selon les sexes...). Avoir une vue d'ensemble des coûts supportés pendant la dispersion est fondamentale pour sa pertinence pour la biologie évolutive fondamentale mais

¹ Cet article de synthèse est issu d'une bibliographie extensive menée sur la base de données Web of Science sur une large gamme de taxons et qui a produit la sélection de 11 000 articles. Un tri ultérieur a retenu 300 articles qui ont été analysés.

Un propagule est un organe de dissémination (propagation) et de reproduction asexuée (spore, kyste, morceaux de plantes...).



aussi pour l'écologie spatiale appliquée (gestion des espèces et des communautés, fonctions et services écosystémiques). Les changements environnementaux peuvent créer une sélection sur la dispersion en modifiant ses coûts et bénéfices.

Beaucoup de traits liés à la dispersion s'expriment lors du développement des individus pour faciliter leur mobilité ultérieure (croissance des ailes, adaptation des graines pour s'accrocher à des animaux...). Ces coûts sont de ce fait payés aussi par les individus qui resteront éventuellement dans leur habitat de naissance. Au contraire, les coûts payés pendant la phase effective de dispersion (liés au mouvement pendant la phase de transfert) sont uniquement payés par les individus qui quittent leur habitat de naissance. Néanmoins, l'investissement dans la dispersion et les coûts payés pendant la dispersion peuvent impacter l'investissement pendant le développement (c'est-à-dire avant la phase de dispersion) et les capacités d'installation (après la dispersion).

Comme les ressources disponibles pour un individu ne peuvent pas être consommées à la fois pour la croissance, la reproduction et la dispersion, une série de compromis est nécessaire pour allouer les ressources à telle ou telle phase du cycle de vie. Au sein du processus de dispersion qui est composé de plusieurs phases (départ, transfert et installation) il y a aussi des compromis entre les coûts associés : un fort investissement pendant la phase développement dans la croissance d'ailes peut diminuer la survie ou la fécondité future. Ainsi les Sèneçon jacobée a des graines avec aigrettes adaptées au transport par le vent mais celle-ci sont plus petites que les graines sans aigrettes. Il y a ici un compromis entre allocation de ressources pour « remplir » la graine ou développer une aigrette qui facilitera sa dispersion par le vent.

On s'attend ainsi à ce que des coûts de dispersion élevés diminuent le taux de dispersion. Il en résultera une émigration plus faible ce qui peut augmenter la compétition pour les ressources, la compétition entre parents et la consanguinité dans les populations locales. La stratégie de dispersion n'est pas seulement influencée par les coûts et bénéfices des décisions individuelles mais aussi par des processus au niveau de la métapopulation. La sélection de différentes stratégies de dispersion peut être essentielle à la persistance de populations dans un paysage fragmenté et dans un contexte de changement climatique.

Organisation des coûts de dispersion

- Les types de coûts

Cet article propose une distinction des types de coûts directs : coûts énergétiques, coûts en temps, coûts liés au risque et un coût indirect d'opportunité.

Les coûts énergétiques (énergie métabolique liée au mouvement ou au développement d'organes associés spécifiquement à la dispersion) et coûts en temps correspondent à des investissements qui ne peuvent plus être affectés à d'autres activités.

Les coûts de risque correspondent à la probabilité de mourir ou d'être blessé pendant la dispersion (liés à l'augmentation de la prédation, l'installation dans un habitat non favorable ...).

Les coûts d'opportunité sont liés à la perte des avantages liés à la familiarité de l'habitat d'origine (notamment la perte des avantages liés à une adaptation locale).

Ces coûts peuvent être engagés immédiatement ou plus tard dans la vie, ils peuvent être directs ou indirects. Par exemple, une réduction des défenses immunitaires liée à une dépense énergétique pendant la dispersion peut impacter la sensibilité future à des maladies.

En théorie, la décision de dispersion que prend un individu est influencée par le gain de survie espéré « ailleurs » par rapport à celui attendu dans l'habitat de naissance. Un coût d'opportunité important à étudier est la perte des avantages acquis par évolution quand un individu s'installe dans un nouvel habitat. Il peut ainsi y avoir des coûts importants liés à une mauvaise adaptation au nouveau milieu qui créent une réduction de fertilité ou de taux de survie.

La plupart des études abordant les coûts analysent majoritairement les effets de la dispersion sur la fécondité et la survie notamment en suivant des individus sédentaires (philopatrics³) ou se dispersant. Mais il est souvent difficile d'identifier précisément l'origine des coûts.

Certaines études montrent des adaptations évolutives rapides : en une dizaine de générations, la Crépide de Nîmes pour des individus poussant au cœur de Montpellier a subi une sélection limitant la dispersion des graines par le vent (perte des aigrettes). En effet, dans ce contexte urbain, les graines dispersées par le vent ont 55% de chances de moins de trouver du sol pour germer que les graines tombant au pied de la plante-mère.

³ La philopatricité est la tendance de certains individus à rester ou à revenir à l'endroit où ils sont nés.

Les coûts durant les différentes phases de dispersion

- La phase d'avant départ

Il s'agit des coûts intervenant au cours du développement et qui vont permettre la dispersion. Pour les espèces à dissémination passive : développements morphologiques permettant le transport par le vent (aigrette, aile...) ; par l'eau (organes de flottaison), les animaux (fruits charnus...). Ces investissements ont des coûts énergétiques qui peuvent la survie ou la capacité de reproduction.

Pour les espèces à déplacement actif et en particulier pour les insectes, les coûts sont bien étudiés notamment celui des différentes tailles d'ailes et des muscles du thorax. Le développement d'ailes de plus grande taille prend notamment plus de temps ce qui peut augmenter les risques de mortalité juvénile, donner un individu à taille de corps plus petite via des changements hormonaux parfois qui modifient le métabolisme des individus ou réduire les opportunités d'accouplement. En général, chez les insectes, les coûts de développement de la capacité de vol liés à l'allocation de ressources pour produire les ailes et les muscles adaptés au détriment de la condition physique et de la fécondité.

Pour les vertébrés, aucun coût spécifique avant départ n'a été mis en évidence.

- Le départ : déclenchement d'un événement de dispersion

Les coûts liés strictement au départ sont rarement étudiés. En effet, bien que la décision de départ puisse résulter d'informations recueillies pendant la vie de l'individu, le début de la dispersion résulte d'une action de prise de décision à court terme qu'il est difficile d'étudier. Il y a des coûts non négligeables identifiés, mais peu étudiés, comme les coûts associés à l'exploration de l'environnement (en termes de temps, d'énergie et de risque) car il est difficile de les dissocier des excursions d'exploration du domaine vital régulier.

Les plantes peuvent avoir des coûts de départ si la graine attachée à la plante mère est prédatée et donc non disponible pour le vecteur animal de dispersion.

Certains organismes qui se laissent partir à la dérive (dans l'eau ou l'air) ont généralement des coûts associés à la préparation de la dispersion notamment en gagnant un emplacement particulier ou en produisant des structures adaptées. Dans le cas des araignées se laissant porter par un fil de soie, l'accès à des situations élevées dans la végétation peut les exposer davantage aux prédateurs avant le départ. Le positionnement adapté en hauteur et la production de lignes de soie (araignée) ou de fils de byssus (larves de bivalves) ont des coûts intrinsèques. La production de structures permettant de dériver peut aussi faciliter l'installation d'un substrat rugueux.

- Le transfert

Les coûts de transfert pour les organismes à dispersion passive

L'endozoochorie est la dissémination des graines après ingestion par un animal. Les graines sont soit régurgitées soit éliminées dans les excréments après passage dans le système digestif. Le passage dans le tube digestif a un coût important pour la dispersion :

s'il est trop long, la graine peut être détruite,

s'il est trop rapide, la graine n'est pas assez attaquée pour permettre sa germination.

Si une dissémination secondaire⁴ a lieu, par des bousiers ou des fourmis par exemple, les coûts peuvent être augmentés par le transport de la graine vers une profondeur du sol trop importante pour que la germination ait lieu. Cependant, cette dissémination secondaire peut aussi parfois diminuer les coûts en diminuant la prédation des graines grâce à leur enfouissement et en favorisant la germination au contact du substrat riche qu'est la bouse.

Pour les micro-organismes, des coûts sont associés à la baisse du métabolisme car le transfert se fait en phase de diapause et donc à une baisse de fécondité. Pour le plancton marin, les coûts de prédation augmentent car le plancton peut traverser des milieux hostiles et de la mortalité du fait de la limitation des ressources.

Des coûts de mortalité dépendants du temps sont liés à la consommation des ressources énergétiques pendant la phase de dispersion aérienne de certains arthropodes.

Les graines dispersées par l'eau ont des risques accrus de pourrir pendant le transport ou d'être consommées par les poissons.

Les coûts de transfert pour les arthropodes à dispersion active

⁴ Dans le cas où des graines sont présentes dans les excréments, certains insectes notamment, vont les récupérer avec de la matière fécale et les enterrer (bousiers) ou les descendre dans les fourmilières.

Des travaux sur les insectes ont montré qu'un investissement énergétique dans le vol ou la marche diminue la fécondité (notamment par la consommation de réserves de lipides, triglycérides et hydrates de carbone comme cela a été montré chez des femelles de criquet).

Les coûts de transfert pour les vertébrés à dispersion active

Des coûts similaires à ceux décrits pour les invertébrés sont connus pour les vertébrés également. Des coûts de mortalité reliés à la prédation et des pertes d'énergie sont démontrés chez des reptiles. Pour les poissons les coûts sont plus associés à la migration qu'à la dispersion. La migration comprend en effet le trajet depuis le milieu natal pendant quelques stades de vie mais aussi le retour vers le milieu de naissance pour se reproduire. La mortalité est liée à l'augmentation des dépenses énergétiques, des coûts liés à la traversée de milieux hostiles ou une exposition plus élevée à des parasites.

Pour les oiseaux, la mortalité directe pendant le transfert est le coût majeur. Cette mortalité est due à la traversée de milieux inconnus et inhospitaliers dont ceux engendrés par les hommes comme les lignes électriques ou les éoliennes.

Pour les mammifères, les coûts majoritairement étudiés sont ceux liés à la mortalité routière et à la prédation. Des coûts physiologiques sont aussi observés en raison de la dépense en énergie due aux mouvements.

- L'installation

Les coûts les plus évidents d'installation ont été relevés chez les plantes. Dans le nouvel environnement la mortalité des graines ou des plantules peut être massive (due à la prédation, des contaminations par des pathogènes ou des pourritures). Une hypothèse (effet Janzen-Connell) suppose que ces coûts diminuent quand la distance au pied mère augmente (en considérant qu'il y a moins d'ennemis naturels à distance des parents) : ils sont soumis à une auto corrélation spatiale. Cependant à grande distance du pied mère, l'habitat peut être défavorable et donc augmenter la mortalité. Ces coûts interviennent de façon non linéaire en fonction de la distance de dispersion de la graine.

Pour les animaux à dispersion passive, la survie après l'installation est perçue comme l'un des coûts majeurs. Certains coûts sont liés à la production de fils de byssus permettant l'ancrage, de fils de soie ou de substances chimiques favorisant l'agrégation de larves de palourdes (stratégie de défense contre la prédation).

Pour les oiseaux et les mammifères, une partie des coûts est liée à perte de statut social lors de l'installation au sein d'une nouvelle organisation sociale ce qui peut générer des niveaux élevés d'agression. Comme coût d'opportunité de la dispersion, on peut noter les diminutions de survie ou de succès reproductif dus à la perte de familiarité avec l'environnement et à la perte des bénéfices liés à au népotisme parental (par exemple les parents peuvent diminuer la prédation en lançant des cris d'alarme).

Plusieurs études montrent que les coûts de dispersion sont dépendants du phénotype⁵ de l'individu qui émigre et des raisons de la dispersion. Chez le Léopard commun, les individus qui dispersent à cause d'une compétition entre parents prennent plus de risque et ont une diminution de survie plus forte quand ils émigrent dans une zone déjà occupée que dans une zone non occupée.

Les compromis dans les traits de vie et les rétroactions lors des phases de dispersion

- L'origine des compromis

Les compromis peuvent être sous un contrôle génétique simple ou concernant plusieurs caractères contrôlés par un même gène. Ces corrélations sont exprimées dans des traits phénotypiques reliés à la dispersion incluant des traits morphologiques, physiologiques, comportementaux et d'histoire de vie. Des compromis génétiques entre des ailes fonctionnelles et une résistance à des insecticides ou à une maladie sont des coûts de survie différés. Des investissements pour voler à longue distance chez des papillons réduisent la capacité d'accélération en vol et donc désavantager ces individus dans la compétition entre mâles et de ce fait la capacité à protéger son territoire. Chez le criquet mâle, l'investissement dans le vol se fait au détriment des performances de chant.

Le compromis peuvent par la suite induire des syndromes de dispersion (ou des personnalités) qui ont des corrélations soit positives soit négatives entre les différentes phases du processus de dispersion. Ainsi des distances de dispersion plus grandes ont été observées chez les individus hardis que chez les timides pour les oiseaux et les poissons.

⁵ Le phénotype est l'ensemble des caractères observables d'un individu selon des conditions environnementales sans que le patrimoine de gènes ne soit différent d'un autre individu : ex l'Hortensia a une fleur de couleur rose en sol basique et bleue en sol acide. Si on transplante un hortensia bleu dans un sol basique, sa fleur prendra une couleur rose.

Des coûts de dispersion induits par l'environnement vont ainsi sélectionner des stratégies de dispersion dépendant des phénotypes. Par contre on ne sait pas comment différentes échelles spatiales dirigent les modifications des corrélations observées dans les caractéristiques de dispersion intra-individuelle.

Pour les plantes il est ainsi difficile de mettre en évidence des compromis entre émigration et colonisation car ils peuvent être masqués par les variations locales des ressources disponibles. Par exemple il a été montré que la richesse nutritive du sol et la compétition intra-spécifique influencent la dispersion des graines par le vent en raison des modifications dans la hauteur des plantes et de la structure de la végétation avoisinante.

Chez les oiseaux et les arthropodes, la détérioration de l'habitat local (dont la présence de parasites) durant le développement impacte négativement la condition physique et a des conséquences sur la dispersion. Ceci est montré aussi chez les plantes et les araignées : des conditions sous-optimales pendant le développement diminuent l'investissement dans la préparation du départ des individus en mauvaises conditions physiques. Par contre, ces contraintes environnementales vont générer des « super disperseurs » parmi les individus qui sont en bonne condition physique. Cette corrélation nommée « syndrome de colonisation » s'exprime par des individus fortement dispersifs ou mobiles qui présentent un développement rapide, une reproduction précoce et un haut taux de fécondité ce qui leur permet de coloniser avec succès des habitats vacants.

- Compromis et informations en retour parmi les phases de dispersion

La revue bibliographique montre que certaines phases de dispersion ont des coûts d'importance majeure. Ainsi les coûts engagés pour une phase peuvent affecter les coûts des autres et peuvent exercer une pression de sélection sur les autres phases pour minimiser les coûts globaux.

Les coûts induits pendant le développement et l'initiation de la dispersion

Comme les coûts sont souvent perçus pendant la phase de développement ou d'initiation, des coûts de dispersion apparemment faibles peuvent être le résultat direct de coûts substantiels qui ont eu lieu pendant le développement. Le processus de dispersion est souvent fortement lié au contexte (paysager, social, climatique) et des stratégies évolutives dépendant des conditions sont attendues pour tous les organismes. Ceci nécessite une évolution des organes de perception (dont les coûts interviennent pendant le développement) pour que l'organisme puisse transformer les informations reçues de son environnement en une décision de départ (nécessité de capacités cognitives et de mémorisation).

Les coûts d'avant départ ne sont pas complètement contrôlés génétiquement mais peuvent être soumis à une plasticité phénotypique. Ainsi certains papillons peuvent modifier leur allocation de ressource en fonction de la disponibilité en nourriture, en diminuant leur capacité de vol. Pour des araignées des cultures, les relations entre la décision de départ et la température dépendent du contexte du paysage dominant.

Alors que la plasticité phénotypique est connue comme une adaptation à l'hétérogénéité de l'environnement, il est surprenant qu'aussi peu d'études questionnent spécifiquement cette question dans le cadre de coûts d'avant le départ. Des adaptations plastiques sont attendues surtout pour les espèces incapables de contrôler leur trajectoire de dispersion. Chez les plantes dispersées par le vent, la plasticité est le résultat de contraintes environnementales et génétiques en relation par exemple avec la consanguinité, la hauteur de végétation ou le climat.

Les coûts induits pendant le transfert

Les pressions de sélection découlant du risque de mortalité pendant la dispersion peuvent induire des seuils de départ en fonction de l'avantage attendu de l'émigration. Par exemple, les araignées dispersées par le vent de petits habitats en tache ont une plus faible propension à l'émigration par condition de vent fort que les individus vivant dans de grands habitats continus. Des comportements d'évitement de la traversée de limites d'habitats sont connus quand les coûts de dispersion sont importants. Ceci démontre que la stratégie de largage des semences est dépendant des conditions du milieu et non juste au hasard. Ces stratégies entraînent des adaptations morphologiques pour relâcher les graines lors de conditions météorologiques particulières.

Les coûts engagés pendant l'installation et l'intégration

Quand les coûts d'installation sont élevés du fait d'une faible disponibilité spatiale d'habitat favorable à l'espèce, on peut penser qu'un investissement sera fait pour développer des capacités sensorielles à discriminer les habitats adaptés où s'installer. Les habitats favorables sont reconnus par des mécanismes innés ou par des indices qui font préférer les habitats semblables aux habitats de naissance. Des stratégies d'installation peuvent privilégier une colonisation déterminée majoritairement par la disponibilité des habitats traversés pendant le transfert. Une autre stratégie d'immigration correspond à une plus forte probabilité pour les organismes de sélectionner les habitats en fonction d'un ratio surface/périmètre d'habitat.

L'évolution des capacités de perception a été étudiée sur des populations papillon forestier vivant soit en milieu forestier continu soit dans une mosaïque de culture et de boisements. Ces mécanismes d'évolution de sens sont un bon exemple de compromis où les coûts de risque et coûts énergétiques sont payés pendant la phase avant le départ à un retour positif en diminuant les coûts d'installation.

Les changements dans la structure du paysage peuvent modifier les coûts de dispersion et donc l'évolution de la dispersion notamment les comportements de départ ou les structures locomotrices. L'évolution va se produire en direction d'une diminution des coûts de dispersion en sélectionnant des traits qui facilitent le transfert (muscles du vol, grandes ailes...), qui facilitent l'installation (capacités sensorielles) ou qui diminuent les taux de dispersion et les coûts associés. Bien que des changements évolutifs qui réduisent les coûts de dispersion soient susceptibles d'induire d'autres coûts, la sélection naturelle devrait équilibrer les deux.

L'absence de dispersion dans le cas d'une population philopatrick va diminuer fortement le flux de gènes et donc diminuer la variation génétique sur laquelle la sélection naturelle peut agir. Au contraire, un haut niveau de flux de gènes lié à une dispersion à grande distance peut être responsable d'une érosion de toutes les adaptations locales par dilution des gènes. Le réseau spatial, les taux de dispersion par espèces et les multiples interactions entre espèces vont avoir un impact fort sur les patrons locaux d'adaptation avec un effet prononcé sur les processus de co-évolution dans une mosaïque géographique.

Les coûts d'opportunité dus aux changements dans la structure sociale d'arrivée peuvent avoir des effets en retour sur les phases de départ et de pré-départ. Dans les cas des animaux sociaux (c'est-à-dire ceux pour lesquels vivre en groupe procure un avantage important de survie), des coûts importants sont attendus si le bénéfice du groupe disparaît ou si l'installation se fait dans une population génétiquement différente. Dans ce cas, il est attendu que la sélection réduise la distance de dispersion. Il peut également y avoir des processus d'émigration qui maintiennent la structure du groupe (par exemple la dissémination de femelle fondatrice fécondée : abeille, fourmis, termites). Une compétition familiale locale peut induire une pression de sélection qui augmente le taux d'émigration et la distance de dispersion et diminue le ratio coût / bénéfice attendu pour un individu dispersant dans un environnement hétérogène.

Changements des coûts dans un monde changeant

Les changements environnementaux rapides (usage des sols et climat) peuvent influencer les coûts de dispersion. En général, l'augmentation de la fragmentation des habitats induit des évolutions non linéaires de la dispersion avec au début une évolution nette vers un taux de dispersion élevé suivi par une bifurcation dans l'évolution à la fois vers des stratégies résidentielles et des stratégies dispersives. Si l'habitat devient vraiment trop fragmenté une contre-sélection⁶ peut apparaître contre la dispersion.

La fragmentation des habitats diminue la connectivité des habitats favorables et des ressources, elle augmente donc les coûts de transfert. Le changement climatique rapide devrait induire des changements dans l'histoire de vie et notamment dans la durée des stades juvéniles pendant lesquels la dispersion a lieu. Des changements phénologiques⁷ vont s'ajouter aux changements climatiques pour modifier les fenêtres temporelles de dispersion et peuvent éventuellement impacter la connectivité. En effet, les coûts des mouvements sont liés à la température de l'air, à la vitesse du vent et de plus les changements climatiques pourront affecter les trajectoires de dispersion des organismes marins en lien avec des modifications de courants marins. Les espèces peuvent s'adapter à un réchauffement global par des modifications phénotypiques plastiques⁸ ou par des adaptations génétiques mais une plasticité non-adaptative due aux variations dans la condition physique des individus peut aussi provoquer des changements importants dans les coûts de dispersion.

Les organismes à dispersion passive ont des coûts de pré-départ et d'installation prédominants dans un paysage fragmenté avec peu d'habitat favorable disponible. D'autres espèces ont développé des mécanismes sensoriels qui réduisent ces coûts et leur donnent de plus fortes probabilités de s'installer. La pression de sélection due aux changements du paysage sera sans doute différente entre ces deux groupes d'espèces. Pour les plantes et les invertébrés qui ne sont pas capables de développer des adaptations

⁶ La notion de contre-sélection traduit une sélection dont les effets sont opposés à ceux de la sélection naturelle.

⁷ La phénologie est l'étude de la date des événements du cycle de vie (apparition des feuilles, floraison, maturité des fruits... chez les végétaux ; ponte, migration ... chez les animaux).

⁸ La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse à un même changement environnemental. Pour en savoir plus : <http://www.evomorpo.org/plasticit%E9.pdf>

sensorielles et motrices, des coûts croissants de dispersion sont attendus dans des habitats fragmentés qui induiront des diminutions de taux de dispersion et pouvant aboutir à des pièges évolutifs. Par exemple, il peut s'agir d'une diminution des capacités de survie si la diminution des taux de dispersion induit une trop forte consanguinité. Dans cette situation, des restaurations ultérieures de connectivité peuvent être inefficaces car les populations isolées ont évolué dans un sens qui ne permet plus la dispersion.

Exemple théorique développé : représentation de la façon dont les compromis entre les coûts peuvent aboutir à différents génotypes d'une espèce dans un scénario de perte d'habitat et de fragmentation.

On considère que l'espèce virtuelle peut investir dans les capacités de dispersion (taille des ailes et développement des muscles du thorax), dans des capacité perceptives (taille des yeux) ou dans la fécondité (taille de l'abdomen).

Dans le cas du paysage initial non fragmenté et constitué totalement d'habitat favorable, les coûts de dispersion sont faibles : les génotypes présents accordent plus de ressources à la fécondité. Les ailes et les capacités perceptives sont modérément développées.

Après une perte brusque et importante d'habitat et une fragmentation, une forte pression de sélection se met en place pour donner soit des génotypes mobiles avec de fortes capacités perceptives soit des génotypes avec une perte de dispersion.

Dans le premier cas, les coûts de fécondité sont élevés mais l'espèce est capable d'occuper toutes les taches d'habitat avec des individus répartis de manière homogène au sein de la population et se reproduisant tous aléatoirement.

Dans l'autre cas, l'espèce devient philopatricienne et résidentielle aux limites des capacités de charge de chaque tache d'habitat isolé.

Si on met en place une restauration de connectivité par création de petites taches favorables entre les taches d'habitat (corridor en pas japonais), les populations n'ont plus les ressources génétiques et une pression de sélection permettant une évolution rapide. L'action combinée de la variabilité aléatoire environnementale et démographique va maintenir la première population avec un taux de fécondité faible (donc peu de juvéniles pouvant utiliser le corridor en pas japonais). Pour les sous populations isolées, le corridor en pas japonais ne sera pas utilisé car il n'y a plus de dispersion et la fécondité des populations va décliner en raison de la consanguinité.

Le changement climatique devrait produire de profondes modifications de la dispersion vers les marges nord ou sud des aires de répartition des espèces en favorisant les individus dont le syndrome spécifique maximise la survie et la fécondité en bordure d'aire de répartition (cas du Crapaud buffle par exemple). Dans d'autres cas, les compromis entre la dispersion et les autres traits qui permettent l'adaptation au nouvel habitat peuvent contraindre l'expansion de l'aire de répartition. Dans le cas du Lézard commun, les individus avec peu de mélanine (couleur du dos claire) sont plus résistants aux conditions environnementales en bordure de leur aire de répartition mais ont aussi une dispersion moindre. Cette adaptation à court terme agit comme un piège évolutif car il faut à long terme des capacités de dispersion pour échapper aux conséquences du changement climatique.

Ce genre de piège évolutif a été constaté pour des espèces tropicales s'étant adaptées à une dissémination par des grands frugivores (fort investissement pendant le développement pour produire des fruits charnus) qui ont disparu récemment. En l'absence du vecteur cible de dispersion, ces espèces d'arbres tropicaux à longue durée de vie sont conduites vers une extinction programmée.

Les coûts engagés aux différentes phases de la dispersion doivent être analysés quand on veut engager une opération de restauration de connectivité, de translocation ou de réintroduction d'espèces. En effet ces programmes prennent en compte la diminution des coûts de transfert mais ne considèrent pas les coûts d'intégration qui peuvent être importants.

Les conséquences pour la modélisation

Les modèles développés qui ont intégré des coûts l'ont pour la plupart, fait de manière simple notamment en mettant l'accent sur un taux d'émigration stable au fil de l'évolution. Une probabilité constante de mortalité pendant le transfert est généralement appliquée ainsi qu'une probabilité de départ indépendante des densités alors que des effets de la densité sur l'émigration ont été mis en évidence.

Les différents coûts mis en évidence dans la revue bibliographique soulignent le besoin dans les modèles de décomposer les coûts. Les avancées récentes dans les modélisations des déplacements de plantes ou d'animaux (notamment les modèles basés sur les processus) pourraient être utilisées pour modéliser les phases de transfert au cours de la dispersion. Ces nouveaux modèles permettent de questionner les

comportements de déplacement d'individu pendant la phase de transfert et de voir comment ils influencent le temps passé à localiser une tache d'habitat favorable ou le risque de prédation pendant la dispersion.

Certaines études ont montré que des individus pourraient s'engager dans des comportements de déplacement plus risqués quand la matrice du paysage est moins hostile. La capacité d'un individu à se déplacer dans la matrice ou de percevoir une tache d'habitat favorable peut dépendre d'investissements potentiellement coûteux faits lors du développement, par exemple dans les organes visuels ou olfactifs.

Un animal qui disperse et atteint une tache d'habitat favorable doit décider s'il s'y installe ou s'il cherche un autre site et donc s'il continue la phase de transfert. Or très peu de modèles incorporent explicitement des décisions d'installation ou l'évolution du comportement d'installation. Une règle possible est que les individus refusent de manière déterminée, de s'installer dans une tache s'ils estiment que leur succès reproductif y sera inférieur à un seuil. Ils continueront donc de chercher tant qu'ils ne trouveront pas une tache où leur succès de reproduction atteindra ce seuil constant. Cependant dans la réalité, les individus vont dépenser du temps et de l'énergie à chercher et à déterminer la qualité de l'habitat. Ces coûts impliquent que le seuil d'installation va vraisemblablement diminuer au cours de la prospection. Au bout d'une période de recherche, l'animal se contentera d'un habitat de moindre qualité. De plus, il est attendu qu'un individu a une plus grande probabilité d'accepter un habitat de moins bonne qualité quand le coût de traverser la matrice est élevé.

Les nouvelles générations de modèles de simulation spatiale ont besoin de prendre en compte notamment les compromis entre les capacités de dispersion et de reproduction, or peu l'ont fait. En intégrant les approches de compromis d'histoire de vie dans les modèles prenant en compte l'évolution des comportement de déplacement entre taches d'habitat, il sera possible de développer un cadre de modélisation flexible plus adapté pour répondre aux questions intéressantes qui nécessitent que l'on décompose le processus de dispersion et ses coûts associés en différentes phases.

Conclusion

- (1) Les coûts sont engagés à toutes les phases du processus de dispersion. Les coûts de transfert ont cependant plus été étudiés chez les organismes à dispersion active alors que les coûts de départ ont plus été étudiés chez les organismes à dispersion passive. Les coûts de prospection pendant la phase de préparation, importants chez les espèces à dispersion active, sont peu étudiés et devraient faire l'objet de recherches expérimentales visant à les quantifier.
- (2) Les coûts durant chacune des phases de dispersion font l'objet de compromis avec les autres phases, c'est pourquoi des réponses corrélées sont attendues dans des contextes spécifiques, sociaux ou environnementaux.
- (3) Au sein d'une population, les compromis entre traits au niveau individuel peut donner lieu à une variété de stratégies alternatives selon le contexte social ou environnemental. Entre populations, ces réponses corrélées peuvent être conservées mais aussi s'inverser en fonction de l'équilibre entre acquisition et affectation de ressources.
- (4) Les coûts sont équilibrés par les caractéristiques de l'environnement et les conditions des individus, c'est pourquoi les compromis vont induire des stratégies de dispersion dépendant des conditions et du contexte. Nous savons maintenant qu'il existe des patrons spatiaux et temporels complexes pour la dispersion.
- (5) Une pression de sélection semble s'exercer sur la phase de développement (pré-départ) notamment sur les équipements sensoriels et de mobilité pour favoriser soit une recherche d'habitat d'installation adapté soit une installation plus aléatoire.
- (6) D'un point de vue conservation des espèces, les coûts de dispersion sont engagés très tôt dans les stades de vie, pour le transfert et lors de l'installation. Comprendre ces coûts est fondamental si l'on veut (re) introduire des espèces, aider à la dispersion (quel phénotype sélectionner ?) ou restaurer la continuité du paysage (efficacité du corridor créé en relation avec les évolutions des capacités de mouvement).
- (7) Les approches de modélisation doivent prendre en compte l'existence de coûts multiples et des compromis entre eux pour comprendre les réponses adaptatives de la dispersion chez des organismes dans des paysages soumis à des changements globaux.
- (8) La reconnaissance et la compréhension de ces coûts multiples doivent aussi être prise en compte pour des questions d'écologie appliquée (conservation, restauration de connectivité, adaptation aux changements globaux ...).