

# Méga-diversité des arthropodes des canopées

*La plupart des organismes multicellulaires sont des arthropodes tropicaux associés à des plantes. Une large partie de ces arthropodes reste à découvrir, en particulier dans les canopées des forêts tropicales. Cette quête est étroitement associée à l'estimation du nombre total d'espèces vivant sur Terre. Les facteurs qui permettent de comprendre cette extraordinaire diversité d'arthropodes dépendent en large partie des interactions que ces derniers entretiennent avec les plantes.*

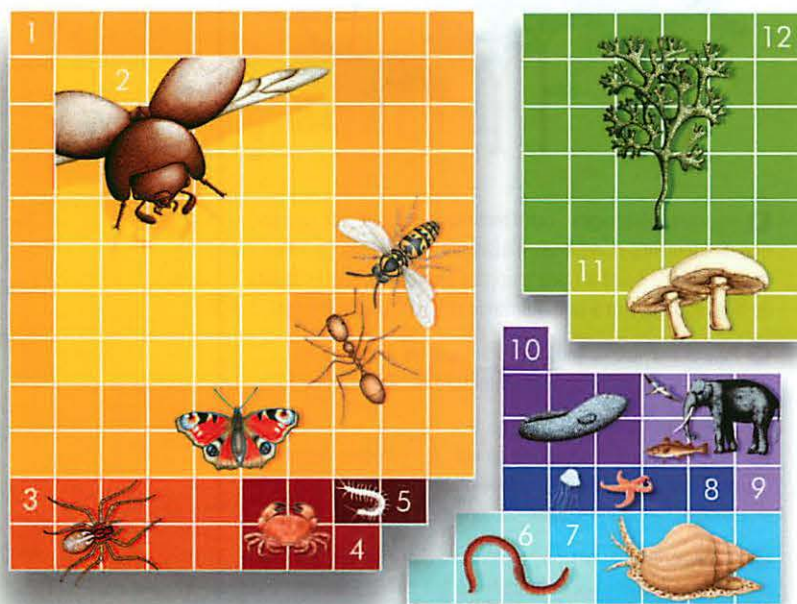
\* Institut royal des sciences naturelles de Belgique  
29, rue Vautier, 1000 Bruxelles, Belgique  
maurice.leponce@naturalsciences.be  
\*\* Smithsonian Tropical Research Institute Apartado 0843-03092, Balboa, Ancon, Panama City Republic of Panama  
bassety@si.edu

Maurice Leponce\*, Yves Basset\*\*

Combien d'espèces vivent sur Terre ? Les arthropodes en constituent la vaste majorité, soit 1,2 parmi les 1,9 million d'espèces de plantes et d'animaux déjà décrits (figure 1). Les arthropodes sont constitués d'environ 1 million d'espèces d'insectes, le reste étant composé des arachnides (araignées, acariens, scorpions), des crustacés et des myriapodes (mille-pattes). En observant la répartition des espèces entre les différents groupes taxonomiques, le généticien britannique John B.S. Haldane déclara que si la biologie lui avait enseigné quelque chose au sujet de la nature du créateur, c'est que

celui-ci avait « une passion démesurée pour les coléoptères ! ». Ceux-ci représentent en effet à eux seuls un cinquième des espèces. À l'heure actuelle, on ignore quelle part véritable de la biodiversité sur Terre représentent ces 1,9 million d'espèces : peut-être moins de 10 % ou 20 %. La majeure partie de cette biodiversité est concentrée dans les régions tropicales car celles-ci bénéficient de conditions qui ont favorisé la spéciation (encadré p. 27). De nombreuses espèces restent à y découvrir, en particulier dans des horizons peu explorés tels le sol, la litière de feuilles ou encore à la cime, au niveau de la canopée.

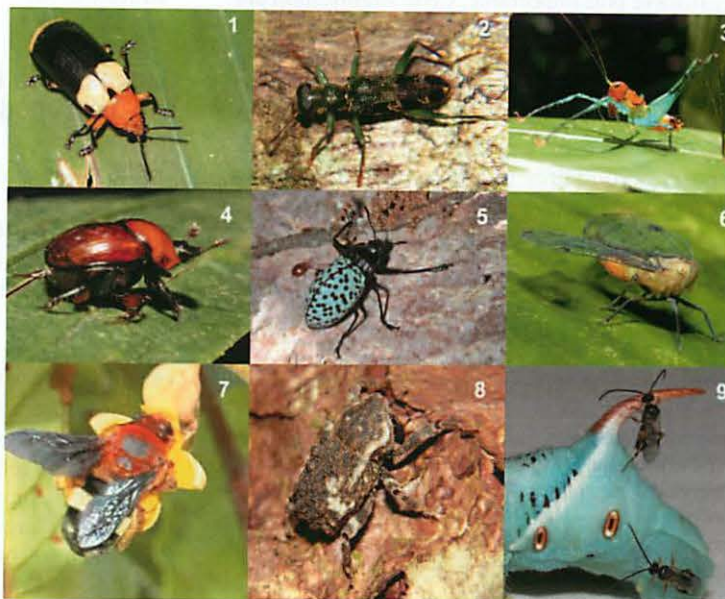
Figure 1 : Aperçu de la diversité des plantes et animaux décrits jusqu'à présent



Chaque case du schéma représente environ 10 000 espèces. 61 % des 1,9 million d'espèces connues sont des arthropodes : 1 million d'espèces d'insectes (1) dont 40 % de coléoptères (2), 102 000 araignées et acariens (3), 47 000 crustacés (4) et 16 000 myriapodes (5). 10 % sont d'autres invertébrés : 62 000 vers (6), 85 000 mollusques (7) et 47 000 cnidaires et échinodermes (8). Les vertébrés (9), avec 65 000 espèces, constituent 3,4 % des espèces connues. Les animaux appartenant aux autres groupes (10) en représentent autant. Les champignons (11) et les plantes (12), avec leur 410 000 espèces, forment les 22 % restant de la biodiversité animale et végétale. À noter que ces nombres ne sont pas définitifs, environ 18 000 espèces nouvelles étant décrites chaque année. Certains organismes petits, obscurs, difficiles à étudier ou à récolter sont largement sous représentés tandis que les organismes charismatiques ou à importance économique sont beaucoup mieux connus.

## Figure 2 : Diversité fonctionnelle des arthropodes

1. Phytophage, consommateurs de feuilles (coléoptère, Chrysomélinés) ;
2. Prédateur (coléoptère, Cléricés) ;
3. Prédateur (sauterelle, orthoptère, Tettigoniidés) ;
4. Détritivore, bousier (coléoptère, Scarabéidés) ;
5. Fongivore (coléoptère, Érotylidés) ;
6. Suceur de sève (hémiptère, Nogodinidés) ;
7. Pollinisateur, abeille (hyménoptère, Apidés) ;
8. Consommateur de bois (coléoptère, Curculionidés) ;
9. Parasitoïde : guêpe pondant ses œufs dans des chenilles (hyménoptère, Braconidés).



© 1, 2, 5, 8 : J. SCHMIDL, 3, 4, 6, 7 : M. LEPONCE, 9 : CNRS PHOTO THEQUE/IRBIA, BEZIER

### Une gamme de fonctions écologiques

Les arthropodes occupent dans l'écosystème une gamme de fonctions écologiques correspondant à leur niveau trophique\*1 ou à une interaction particulière telle la pollinisation (figure 2.7). La base de la chaîne trophique est occupée par les plantes, producteurs primaires tirant leur énergie de la photosynthèse. Ces plantes sont consommées par des arthropodes dits « phytophages » qui constituent la plus large diversité des arthropodes (figures 2.1 et 2.6). Eux-mêmes sont consommés par des arthropodes prédateurs (figures 2.2 et 2.3) ou parasitoïdes, se développant à l'intérieur de l'œuf, de la larve ou de l'adulte d'un autre arthropode (figure 2.9). Un autre type d'arthropodes, dits « xylophages » et « détritivores », se nourrit de tissus végétaux morts ou de matières en décomposition (figures 2.4 et 2.8). Le régime alimentaire peut cependant varier entre le stade larvaire et l'adulte, l'un se nourrissant de bois en décomposition et l'autre de feuilles, par exemple, ce qui a pour conséquence de réduire la compétition entre différents stades de développement. Enfin, d'autres arthropodes dits « fongivores » se nourrissent de champignons ou de lichens (figure 2.5).

Les arthropodes peuvent afficher une spécialisation alimentaire plus ou moins importante et sont qualifiés de « mono- » ou « oligophages » selon qu'ils ne consomment qu'une ou que quelques espèces végétales ou animales. La présence d'un arthropode sur une plante n'indique toutefois pas nécessairement qu'il s'en nourrit. En pratique, il est nécessaire de réaliser des tests de préférences alimentaires, durant lesquels différentes plantes sont présentées comme source de nourriture à l'arthropode. La détermination du régime alimentaire est donc un processus assez laborieux, surtout lorsque les larves doivent être élevées jusqu'au stade adulte pour permettre une identification de l'espèce. Il s'agit pourtant d'une information capitale pour l'estimation de la diversité globale des arthropodes.

### Une distribution stratifiée

Entre le sommet de la canopée et le sol, il existe une large diversité de conditions de vie pour les arthropodes, des insectes et des acariens pour la plupart. Ceci favorise leur spécialisation, la stratification de leur distribution et leur diversité, chaque espèce étant adaptée à des conditions particulières. La stratification est plus ou moins marquée selon le groupe d'arthropodes considéré et selon le type de forêt. Les déterminants majeurs de cette distribution verticale peuvent être groupés en quatre catégories (1) :

- **Facteurs abiotiques.** Les conditions de lumière, de température, d'humidité, de vent peuvent affecter la distribution des espèces. Ces facteurs peuvent varier de manière importante entre le sommet de la canopée et le sol. Au sommet de la canopée, la photosynthèse est très intense et favorise une importante production végétale qui attire les arthropodes phytophages. Ceux-ci y rencontrent des conditions variant de manière extrême entre le jour, très chaud et sec, et la nuit, froide et humide. Cet horizon de la forêt est aussi le plus exposé au vent et à la foudre. En revanche, plus on se rapproche du sol, moins les conditions varient. Au niveau du sol ne parviennent parfois que 1 à 2 % de l'insolation incidente et les variations de températures, d'humidité et de vent y sont faibles. Les arthropodes savent répondre à ces gradients de conditions abiotiques : les moustiques de la forêt colombienne, par exemple, s'étagent le long d'un gradient vertical d'humidité.
- **Faciès de la forêt.** La couverture de la canopée, sa hauteur, l'architecture des arbres influencent la distribution des ressources pour les arthropodes (jeunes feuilles, fleurs, bourgeons, fruits, graines, etc.). Ceux-ci y répondent en adaptant leur activité, la hauteur du vol chez les papillons par exemple.
- **Disponibilité des ressources.** Des ressources telles le bois mort, la litière de feuilles, les fèces, les charognes et les

\*1 Position dans la chaîne alimentaire

(1) Basset Y *et al.* (2003) *Arthropods diel activity and stratification. In Arthropods of Tropical Forests. Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy.* Cambridge University Press, 304-14

fruits en décomposition sont plus abondantes au niveau du sol. En revanche, les fleurs et les fruits peuvent être plus abondants en canopée, où la quantité de feuilles est également plus importante. Cette stratification des ressources induit naturellement une stratification de la distribution des arthropodes qui les utilisent. La qualité de ces ressources est également importante : ainsi les feuilles les plus exposées aux ultra-violet peuvent contenir de plus grandes concentrations de composés secondaires (tanins et phénols) qui les rendent moins appétissantes.

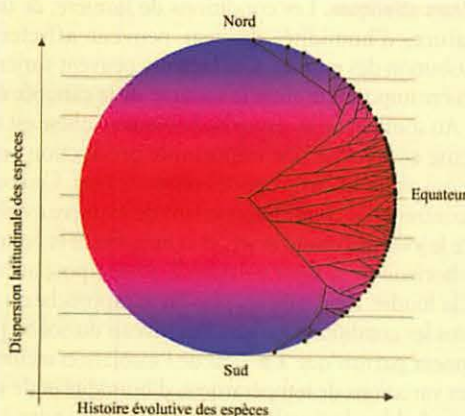
- (2) Lewinsohn TM, Roslin T (2008) *Ecol Lett* 11, 398-416
- (3) Janzen DH (1980) *J Ecol* 68, 929-52
- (4) Novotny V et al. (2006) *Science* 313, 1115-8
- (5) Novotny V et al. (2007) *Nature* 448, 692-5

**Une biodiversité plus importante dans les régions tropicales**

Les Tropiques peuvent être vus à la fois comme un berceau et un musée de la diversité (6,7). Berceau car y apparaissent de nombreuses nouvelles espèces, et musée car le taux d'extinction des espèces y est naturellement bas. En l'absence de fortes contraintes sur la disponibilité en eau, le taux de spéciation plus important pourrait résulter de températures à la fois plus élevées et plus stables sous les Tropiques, favorisant un temps de génération court et des taux de mutation plus élevés.

Historiquement les forêts tropicales ont également servi de refuge pendant les épisodes de glaciation. Les taux d'extinction plus bas seraient liés à des conditions environnementales moins contraignantes qui permettent à plus d'espèces de survivre avec des niveaux de population bas. D'autre part, l'aire de la zone intertropicale est supérieure à celle de toute autre zone : du fait de la forme sphérique de la Terre, la surface des bandes latitudinales est supérieure près de l'Équateur. De plus, les régions situées au nord et au sud de l'Équateur se rejoignent et forment une zone où la température est relativement constante entre 20 °N et 20 °S.

Une relation positive entre surface et diversité est un fait établi, illustré notamment par le constat que de grandes îles accueillent une diversité supérieure à celle de plus petites. Énergie solaire, relative stabilité des conditions environnementales et aires supérieures seraient donc des facteurs clés de la plus grande diversité des régions tropicales (8).



La diversité biologique de la plupart des groupes taxonomiques décroît de l'Équateur aux pôles. L'une des hypothèses pour expliquer ce phénomène est que les espèces (représentées ici par des points situés à l'endroit de leur localisation géographique) ont bénéficié au cours de leur évolution de conditions environnementales (telle la température représentée ici par un gradient décroissant passant du rouge au bleu) meilleures, plus stables et sur une plus large étendue à basse qu'à haute latitude.

© M. LEPONCE & I. BACHY/IRSNB D'APRÈS (9)

- **Facteurs comportementaux.** Des comportements, destinés par exemple à éviter les prédateurs présents au niveau de certaines strates, peuvent aussi induire une stratification.

**Causes de la mégadiversité des arthropodes phytophages**

La plus grande diversité des arthropodes phytophages dans les régions tropicales par rapport aux régions tempérées peut être expliquée par quatre facteurs principaux (2), les deux premiers ayant un rôle plus prépondérant et moins variable que les deux derniers.

- **Un plus grand nombre de plantes hôtes disponibles.** Les régions tropicales sont caractérisées par une diversité de plantes hôtes cinq à dix fois supérieure par unité de surface à celle des régions tempérées. Un hectare de forêt tropicale peut contenir quasiment autant d'espèces d'arbres qu'une région tempérée (jusqu'à une valeur record de 644 espèces par hectare au parc Yasuni, en Équateur, contre 680 espèces natives en Amérique du Nord). Cette plus grande diversité de plantes est considérée comme le principal facteur entraînant une plus grande diversité d'arthropodes phytophages sous les Tropiques.

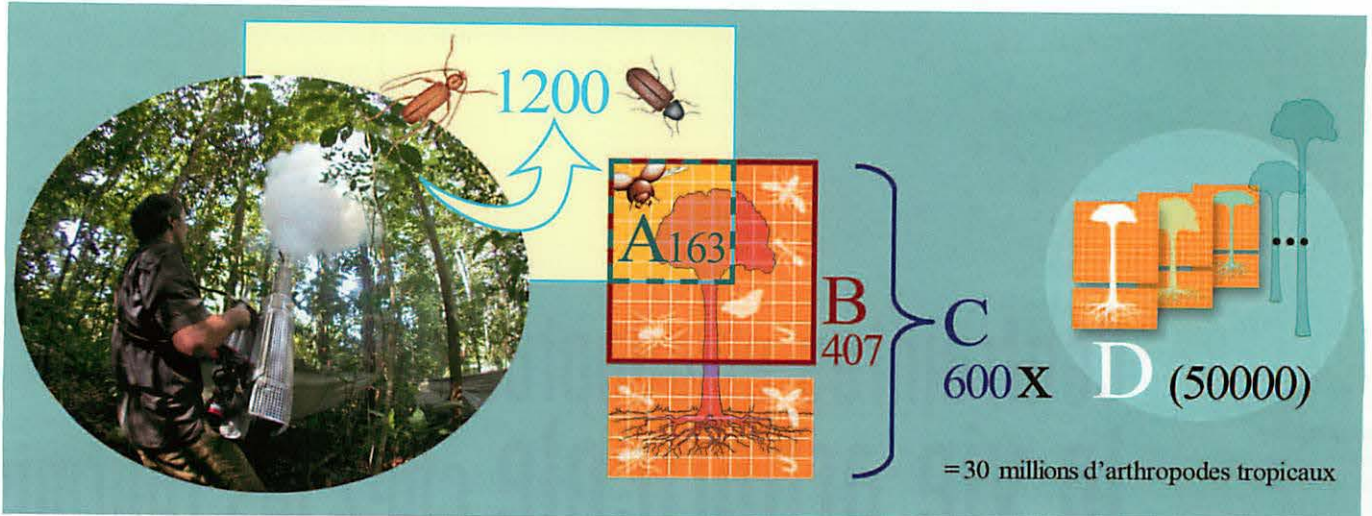
- **Un plus grand nombre d'arthropodes phytophages par plante hôte.** Différents facteurs peuvent augmenter le nombre d'arthropodes phytophages par plante hôte. D'une part, la complexité structurelle (multi-étage) de la forêt tropicale est supérieure à celle de la forêt tempérée, ce qui génère une stratification de la distribution des arthropodes et donc une plus grande diversité globale. D'autre part, de manière générale, les conditions tropicales sont propices à la spéciation (encadré ci-contre).

- **Une plus grande spécialisation des phytophages vis-à-vis de leur plante hôte.** Théoriquement, plus le degré de spécialisation alimentaire des arthropodes phytophages est important, plus leur diversité globale tend à croître avec le nombre de plantes hôtes. On pourrait donc penser que les phytophages présents dans les régions tropicales sont plus spécialisés vis-à-vis de leur plante hôte qu'en région tempérée. Ceci devrait faciliter la coexistence d'un grand nombre d'espèces phytophages en diminuant la compétition interspécifique. Mais ce qui est effectivement observé pour certains groupes (3) est loin d'être la règle. Les phytophages d'une forêt de Papouasie-Nouvelle-Guinée n'apparaissent ainsi pas plus spécialisés que ceux d'une forêt d'Europe centrale (4).

- **Des changements de composition faunique en fonction de l'éloignement géographique.** L'effet de l'éloignement géographique sur la composition faunique semble dépendre fortement de la variation des conditions de milieux. Ainsi, dans une forêt assez uniforme de Papouasie-Nouvelle-Guinée, sur des distances s'étendant jusqu'à 500 km, seules de faibles différences de composition faunique ont été observées chez trois types de phytophages – des chenilles consommatrices de feuilles, des coléoptères consommateurs de bois et des mouches consommatrices de fruits (5). En revanche, lorsque le climat ou le sol varie fortement, même sur de courtes distances, le long d'un gradient

- (6) Gaston KJ (2000) *Nature* 405, 220-7
- (7) Gaston KJ (2007) *Curr Biol* 17, R574
- (8) Wilson EO (1992) *The Diversity of Life*. Belknap Press/Harvard Univ. Press, 424 p.
- (9) Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) *Trends Ecol Evol* 19, 639-44

## Figure 3 : Estimation du nombre d'espèces d'arthropodes en canopée



La fumigation consiste en la pulvérisation d'un nuage d'insecticide dans la canopée. Au début des années 1980, cette méthode, très efficace pour capturer la diversité globale des arthropodes de la canopée, a permis de déduire que 30 millions d'espèces d'arthropodes pourraient vivre dans les régions tropicales. Cette estimation est basée sur le nombre de coléoptères inféodés à une espèce d'arbre (A), la proportion de coléoptères parmi les arthropodes en canopée (B), la part d'arthropodes en canopée (C) et le nombre d'espèces d'arbres en région tropicale (D). Une version récente du modèle d'extrapolation suggère que cette première estimation pourrait être dix fois trop élevée.

altitudinal par exemple, le renouvellement des espèces phytophages peut être marqué, y compris sur une même plante hôte (10).

### Estimation de la biodiversité des arthropodes des canopées

La méthode la plus efficace pour étudier la biodiversité globale des arthropodes dans la canopée est la fumigation. Cette méthode de récolte massive consiste à pulvériser un insecticide à faible rémanence\* dans la cime d'un arbre. Les arthropodes tombant depuis la canopée sont récoltés dans des bâches placées au niveau du sol. Sur base du nombre d'espèces de coléoptères qu'il a récolté par cette technique dans une forêt panaméenne, l'entomologiste américain Terry Erwin, de la *Smithsonian Institution*, a tenté de répondre à une question fondamentale (11) : combien d'espèces d'arthropodes y a-t-il dans les forêts tropicales ? Son modèle d'estimation est basé sur quatre facteurs (figure 3) :

- A. Le degré de spécialisation des coléoptères par rapport aux arbres de la forêt.** Il estime qu'en moyenne 163 (14 %) des 1 143 espèces de coléoptères qu'il a récoltés sont inféodés à l'espèce végétale. Les autres espèces sont considérées comme des espèces en transit sur l'arbre, n'en dépendant pas directement pour leur survie (reproduction ou nutrition). Ce chiffre de 163 espèces est obtenu à partir d'estimations de la spécificité de différents groupes trophiques vis-à-vis de leur plante hôte : 84 % (136 espèces) sont des phytophages, 9 % (15 espèces), des prédateurs, 4 % (7 espèces), des fongivores et 3 % (5 espèces), des détritivores ;
- B. La proportion de coléoptères parmi les arthropodes de la canopée.** 40 % d'après Erwin, ce qui porte à

$(163 \times 100) / 40 = 407$  arthropodes en canopée par espèce d'arbre ;

- C. La proportion d'arthropodes vivant en canopée.** 2/3 d'après Erwin, ce qui porte à  $(407 \times 3) / 2 =$  environ 600 espèces d'arthropodes associés à une espèce d'arbre ;
- D. Le nombre d'espèces d'arbres tropicaux.** Environ 50 000, ce qui porte à 30 millions le nombre d'arthropodes tropicaux d'après les calculs d'Erwin.

Cette évaluation d'Erwin dépassant de très loin les précédentes estimations a eu le mérite de susciter de nombreux débats et de proposer un modèle d'évaluation dont les hypothèses sont testables. Des approches affinées tiennent compte du fait que le nombre de coléoptères herbivores qui apparaissent spécialisés est moindre si l'on considère de plus larges étendues géographiques et les variations entre groupes végétaux (arbres, lianes, épiphytes) (12). Une réévaluation récente, incorporant une approche probabiliste et des données plus précises sur la spécificité des coléoptères vis-à-vis de leur plante hôte, avance un chiffre oscillant autour de 3 millions d'espèces d'arthropodes tropicaux soit environ trois fois plus que le nombre d'espèces actuellement connues (13).

### Une richesse qui reste à découvrir

Comme le fait remarquer avec justesse le physicien australien Robert May, fondateur de l'écologie théorique, « si un vaisseau extraterrestre atterrissait un jour sur Terre, une des premières questions de ses occupants pourrait être : 'Combien de formes de vie distinctes – autrement dit d'espèces – vivent sur votre planète ? » (14). Il est évident que nous ne pourrions répondre à une telle question que lorsque nous aurons exploré de manière plus approfondie l'extraordinaire diversité des arthropodes des canopées des forêts tropicales. ●

- (10) Novotny V *et al.* (2005) *J Biogeogr* 32, 1303-14
- (11) Erwin TL (1982) *Coleopterists Bulletin* 36, 74-5
- (12) Ødegaard F (2000) *Biol J Linn Soc* 71, 583-97
- (13) Hamilton AJ *et al.* (2010) *Am Nat* 176, 90-5
- (14) May R (2010) *Science* 329, 41-2

\*Durée d'activité d'un produit