

La biodiversité menacée par le changement climatique ? La réponse des modèles

DESVILLETES Laurent
ENS Cachan, CMLA & IUF
desville@cmla.ens-cachan.fr

FERRIERE Régis
ENS Paris, Laboratoire Ecologie & Evolution & IUF
ferriere@biologie.ens.fr

Les changements climatiques rapides qui affectent notre planète ont des effets écologiques avérés¹ qui se traduisent notamment par une modification des « niches écologiques » des organismes, c'est-à-dire l'ensemble des ressources et des conditions, organiques et inorganiques, nécessaires à l'accomplissement de leur cycle de vie². Face à ces changements, la persistance des espèces, de leur diversité génétique et de leurs multiples fonctions au sein des écosystèmes – la persistance, en un mot, de la biodiversité – dépend de deux facteurs³ : la capacité des espèces à, d'une part, « poursuivre » géographiquement leurs ressources et les conditions propices à leur reproduction⁴ ; et d'autre part, s'adapter localement aux nouvelles ressources et conditions de vie qu'impose le changement climatique⁵. Pour évaluer ces capacités à partir des données dont disposent les biologistes, la modélisation mathématique joue un rôle essentiel⁶. Elle permet d'abord de synthétiser ces données, généralement fragmentaires et portant sur un petit nombre d'espèces, en utilisant des principes généraux de fonctionnement des populations. La modélisation mathématique permet ensuite de projeter dans le temps et dans l'espace l'état de populations en intégrant l'incertitude dont est entachée notre connaissance des mécanismes et de la mesure des paramètres biologiques, et en considérant différents scénarios du changement climatique⁷.

L'aptitude d'une espèce à déplacer son aire de répartition dépend des propriétés démographiques de ses populations : les taux de natalité, de mortalité et de migration⁸. Ces propriétés émanent de caractéristiques individuelles, les « traits d'histoire de vie » qui incluent notamment les probabilités de survie entre stades du cycle de vie, les paramètres de croissance corporelle, les relations entre âge, taille et reproduction, et les probabilités et distances de dispersion à différents stades⁹. Les traits d'histoire de vie de chaque individu dépendent eux-mêmes des caractéristiques du milieu et de l'interaction de l'individu avec ses congénères et d'autres organismes. Les facteurs génétiques, qui façonnent l'hérédité de ces caractères et leur variation quantitative entre générations, déterminent la capacité d'une population à s'adapter localement (au sens darwinien du terme) aux modifications de ses ressources et de son milieu.

¹ Walther, 2002. Parmesan, 2006.

² Hutchinson, 1957.

³ Lynch & Lande, 1993.

⁴ Thomas *et al.*, 2004. Pearman *et al.*, 2008.

⁵ Gomulkiewicz & Holt, 1995. Dieckmann & Ferriere, 2004. Davis *et al.*, 2005.

⁶ Ferriere *et al.*, 2004.

⁷ Clark, 2007.

⁸ Pease *et al.*, 1989.

⁹ Caswell, 2000.

Nous présentons ci-dessous un bref aperçu des modèles mathématiques qui permettent de « transférer » ces propriétés de l'individu et de ses interactions au niveau de la population entière, et donc d'étudier comment une modification de propriétés de l'individu, de ses ressources locales ou des conditions physico-chimiques de son milieu se répercutent sur la dynamique de la population, sa distribution géographique, sa capacité à suivre spatialement ses ressources et le milieu qui lui est favorable ou à s'adapter localement à de nouvelles ressources et conditions de vie. Dans cette perspective, les modèles complexes qui font l'objet des collaborations actuelles entre mathématiciens et biologistes trouvent leur origine dans les principes de croissance malthusienne et de régulation logistique liée à la finitude des **ressources** disponibles (partie 1). De la « spatialisation » de ces modèles par le mécanisme de diffusion (partie 2) découle l'équation classique dite « Fisher-KPP » à partir de laquelle peut débiter l'étude de la distribution géographique d'une population et de la dynamique temporelle de cette distribution (partie 3). Les modèles émanant de cette approche permettent alors d'appréhender les opportunités offertes et les limites imposées à la persistance d'une population par la dispersion des individus (partie 4). Enfin, ces modèles se généralisent en incorporant la variabilité héréditaire (à base génétique) des traits d'histoire de vie. On évalue ainsi le rôle potentiel de l'adaptation darwinienne dans la réponse des populations au changement climatique (partie 5).

1. Modèle malthusien, modèle logistique

Les modèles de base de la dynamique des populations sont anciens, et fondés sur l'idée qu'existe un lien entre le taux de croissance de la population concernée et la taille de cette population. On présente dans la suite des modèles qui sont adaptés à des populations de taille conséquente (qu'on peut compter par millions, ou au moins par milliers) si bien que le nombre d'individus peut être considéré comme une variable continue. Ces modèles ignorent l'âge des individus et les différences qu'il est susceptible d'introduire entre les traits d'histoire de vie des individus présents à chaque instant.

Dans le modèle malthusien¹⁰, le taux de croissance (reflet du bilan des naissances et des décès dans la population) est supposé constant, si bien que la population croît exponentiellement. En d'autres termes, si $n(t)$ désigne le nombre d'individus au temps t , on écrit :

$$n'(t) = r_0 n(t),$$

d'où

$$n(t) = n(0)\exp(r_0 t) .$$

Il est clair qu'un tel modèle ne peut être valide que durant une période de temps limitée (et sous réserve que la population initiale $n(0)$ soit petite) : lorsque la population atteint une certaine taille, ses ressources commencent à décliner et cessent d'alimenter la croissance exponentielle de la population. Le modèle le plus simple qui rend compte de cet effet de saturation (« bottleneck ») est appelé modèle logistique (ou modèle de Verhulst¹¹) :

¹⁰ Malthus, 1798.

¹¹ Verhulst, 1838.

on y suppose que le taux de croissance est une fonction affine du nombre d'individus : $n \mapsto r_0(1 - n/K)$ (une interprétation alternative est que le taux de croissance est proportionnel aux ressources disponibles). La quantité $n(t)$ vérifie alors l'équation différentielle :

$$\begin{aligned} n'(t) &= r_0(1 - n(t)/K)n(t) \\ &= r_0 n(t) - (r_0/K)n(t)^2 \end{aligned}$$

ce qui conduit à la solution explicite (fonction logistique) :

$$n(t) = n(0)K / (n(0) + (K - n(0))\exp(-r_0 t)).$$

On voit que lorsque t tend vers l'infini, la quantité $n(t)$ converge vers K , que l'on interprète comme la capacité de charge du milieu (« carrying capacity »), c'est-à-dire le nombre d'individus de la population considérée que les ressources disponibles permettent de maintenir durablement.

Le modèle logistique, bien que très simple et ne dépendant que de trois paramètres, s'est avéré utile pour interpréter de nombreuses observations (dont certaines dans des domaines éloignés de la dynamique des populations, par exemple en économie de l'innovation).

2. La diffusion

L'hypothèse simplificatrice d'un déplacement aléatoire des individus, sans privilégier une direction, conduit à appréhender la dynamique spatiale d'une population sur de grandes échelles de temps et d'espace comme un phénomène de diffusion.

La diffusion se caractérise comme un processus linéaire (en simplifiant beaucoup, l'idée principale se résume par le fait que si l'on additionne les causes, les effets s'additionnent également), dans lequel si un groupe d'individus se situe en un point donné de l'espace à l'instant initial, ce groupe se dispersera au temps t dans l'espace selon une distribution gaussienne (centrée) d'écart type $\sqrt{2Dt}$, où D est un paramètre, appelé coefficient de diffusion, qui caractérise totalement le processus.

Mathématiquement, si l'on décrit la population par la densité de nombre d'individus $n(t, x)$ qui au temps t sont localisés au point x (supposé ici appartenir à un espace unidimensionnel), et qu'on suppose qu'initialement cette population est concentrée en 0 (*i.e.* $n(0, \cdot)$ est une masse de Dirac en 0), alors :

$$n(t, x) = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp(-x^2 / 4Dt).$$

La quantité $n(t, x)$ vérifie l'équation de la chaleur¹²

$$\frac{\partial n}{\partial t}(t, x) - D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}(t, x) = 0.$$

¹² Fourier, 1822.

A l'échelle qui correspond à la diffusion, tout se passe comme si les individus suivaient un mouvement Brownien indépendant de celui suivi par les autres individus.

3. Le modèle de Fisher-KPP et les ondes progressives

La combinaison des modèles de croissance logistique et de diffusion a conduit à l'écriture de l'équation de Fisher-Kolmogoroff-Petrovsky-Piscounoff, dite aussi Fisher-KPP¹³ :

$$\frac{\partial n}{\partial t}(t,x) - D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}(t,x) = r_0(1 - n(t,x)/K)n(t,x).$$

Cette équation a un caractère universel : en l'absence d'informations supplémentaires, elle permet de représenter en un modèle compact les processus très généraux que constituent la compétition pour les ressources (à travers la capacité de charge K), la dispersion (à travers le taux de diffusion D) et une forme de sélection (« hard sélection », à travers le paramètre de fitness en l'absence de compétition r_0).

Cette équation fait paradoxalement apparaître des ondes alors même qu'elle est basée sur deux aspects (croissance logistique et diffusion) qui n'ont *a priori* pas de lien avec les phénomènes de propagation. Pour mettre en évidence ces ondes (dans le cas unidimensionnel en espace), on cherche des solutions à l'équation de Fisher-KPP sous la forme $n(t,x) = N(x - ct)$, où c est une vitesse de propagation (constante). La fonction N (profil de l'onde) vérifie l'équation différentielle ordinaire :

$$-c N'(z) - D N''(z) = r_0(1 - N(z)/K)N(z).$$

On ajoute à cette équation les conditions aux limites $N(-\infty) = K$, $N(+\infty) = 0$, qui permettent de passer d'une situation où la population est très petite à une autre où elle sature les ressources disponibles.

Il a été démontré qu'il existe une solution pour cette dernière équation uniquement lorsque la vitesse c de l'onde vérifie :

$$c \geq c_0 = \sqrt{2r_0 D}.$$

Il a également été démontré¹⁴ que la seule solution stable (au sens de l'équation aux dérivées partielles avec une donnée initiale à support borné) de cette équation (c'est-à-dire la seule qui soit observable quand on résout l'équation de Fisher-KPP) est celle qui correspond à la vitesse $c = c_0$, que l'on appelle alors vitesse propre de l'onde progressive.

L'onde progressive présentée ici (et des variantes de cette dernière) décrit l'invasion d'un territoire par une espèce, mais également de nombreux autres phénomènes de propagation, concernant par exemple des épidémies, la combustion, ou même la propagation d'innovations. En particulier, quand r_0 est grand, l'onde est particulièrement « raide », et

¹³ Fisher, 1937. Kolmogoroff *et al.*, 1937.

¹⁴ Kolmogoroff *et al.*, 1937.

s'apparente à une discontinuité (choc) : cet aspect permet de donner un sens précis aux cartes décrivant la propagation des épidémies par exemple, dans lesquelles des courbes décrivent la zone atteinte à un moment donné par l'épidémie.

Si l'on s'intéresse à un environnement présentant un gradient (par exemple une température moyenne qui décroît en se rapprochant du pôle ou en montant en altitude le long d'un profil montagneux) alors les paramètres r_0 et K dépendent de x et l'onde progressive est perturbée.

4. Les limites de la persistance par déplacement

Si l'environnement dans lequel vit la population varie, les coefficients r_0 , K définis précédemment et qui représentent l'effet du milieu sur les individus ne sont plus des constantes, ni même des fonctions de l'espace x , mais dépendent eux-mêmes du temps t .

Dans le cadre du changement climatique, si l'environnement présente un gradient (on peut penser encore à un axe allant de l'équateur au pôle, ou à une pente le long d'un massif montagneux) et s'il change de manière régulière, les coefficients r_0 , K deviennent des fonctions de $x - c_1 t$, où c_1 est la vitesse du changement. Cette vitesse c_1 est donc fixée par les conditions climatiques. Le problème est alors d'évaluer la capacité de la population à persister en « poursuivant », grâce à la mobilité de ses individus, sa niche climatique.

Un résultat récent¹⁵ donne des conditions précises sur les coefficients du problème qui permettent d'obtenir de telles prédictions. Ces conditions incluent en particulier la contrainte naturelle $c_1 \leq c_0$: la population ne peut persister par migration si la vitesse du changement climatique excède la vitesse propre de l'onde progressive liée à la population ; lorsque cette condition n'est pas remplie, la population est conduite à l'extinction.

5. La question de l'adaptation génétique

L'impact du changement climatique peut se décrire comme un déplacement des niches écologiques des espèces, ou dualement comme une modification locale des ressources et des conditions du milieu. La persistance d'une population est donc aussi potentiellement influencée par la capacité de cette population à s'adapter localement à ses ressources et son milieu ainsi modifiés¹⁶. La notion d'adaptation est prise ici dans le contexte de l'évolution darwinienne et donc entendue au sens rigoureux de réponse de la variation génétique à la sélection naturelle.

Prendre en compte la variabilité héritable des individus qui résulte des mutations naturelles (ou induites par l'environnement) du génome, confronte la modélisation mathématique à de sérieuses difficultés. Différentes approches sont possibles. Considérons un trait phénotypique quantitatif v héritable mais sujet à variation entre générations. On s'intéresse en particulier aux traits dont la variation a une influence directe sur les performances démographiques des individus ; il peut s'agir par exemple d'un trait biométrique, tel que la taille moyenne des individus en âge de se reproduire ou de traits

¹⁵ Berestycki *et al.*, 2009.

¹⁶ Bürger & Lynch, 1995. Gomulkiewicz & Holt, 1995. Ferriere *et al.*, 2004.

d'histoire de vie tels que l'âge de première reproduction et le nombre de nouveaux individus produits par événement de reproduction. On introduit alors la densité de nombre $n(t, v)$ d'individus qui au temps t possèdent le trait dans l'état v .

En l'absence de mutations, le modèle logistique « dépendant d'un trait¹⁷ » fera intervenir l'équation différentielle ordinaire paramétrée suivante :

$$\frac{dn}{dt}(t, v) = r_0(v)(1 - n(t, v)/K(v))n(t, v).$$

Ce modèle suppose que les individus de trait v sont en compétition pour les ressources avec eux-mêmes mais pas avec ceux exprimant d'autres traits. On peut écrire une équation plus réaliste pour représenter la compétition entre individus de tous traits, avec une intensité variable selon les traits considérés :

$$\frac{dn}{dt}(t, v) = \left[r_0(v) - \int n(t, v')/K(v, v') dv' \right] n(t, v).$$

La prise en compte des mutations peut se faire au travers d'un noyau $M(v, v')$ qui fait passer d'un individu de trait v' à un individu de trait v , ou bien au moyen d'une diffusion (de taux m) dans l'espace des traits v . On obtient respectivement :

$$\frac{dn}{dt}(t, v) = \left[r_0(v) - \int n(t, v')/K(v, v') dv' \right] n(t, v) + \int M(v, v') n(t, v') dv'$$

et

$$\frac{\partial n}{\partial t}(t, v) = \left[r_0(v) - \int n(t, v')/K(v, v') dv' \right] n(t, v) + m \frac{\partial^2 n}{\partial v^2}(t, v)$$

(on notera que la construction mathématique de ces modèles à partir de processus individuels stochastiques a été réalisée¹⁸). On peut alors étudier l'existence de solutions des équations précédentes sous forme d'ondes progressives ou de variantes de ces ondes, puis réfléchir aux possibilités d'adaptation de l'espèce par évolution génétique en remplaçant $r_0(v)$ par $r_0(v - c_1 t)$ par exemple.

Une telle approche laisse de côté des aspects biologiques très importants, tels que le caractère sexué de la reproduction (fréquente dans le monde vivant, notamment chez de nombreuses espèces de niveau élevé dans les chaînes alimentaires), qui influence directement la variabilité des traits phénotypiques ; ou la nature multi-dimensionnelle du phénotype, se traduisant par l'évolution conjointe de traits phénotypiques multiples¹⁹. Ces processus (recombinaison, grande dimension de l'espace des phénotypes) sont par eux-mêmes susceptibles d'influencer profondément la dynamique de l'adaptation d'une population. Leur modélisation mathématique pose des problèmes difficiles dont l'étude ne fait que commencer.

¹⁷ Voir par exemple Desvillettes *et al.*, 2008.

¹⁸ Champagnat *et al.*, 2006.

¹⁹ Bürger, 2000.

6. Le lien entre la structure spatiale et les aspects liés à l'évolution

Sans compliquer la description des mécanismes biologiques sous-jacents, il est d'ores et déjà intéressant, tant au plan mathématique que biologique, d'intégrer en un modèle unique les descriptions simples des processus de dispersion et de variation phénotypique héritable pour examiner l'effet d'une combinaison de « poursuite » spatiale de la niche écologique et d'adaptation locale. Cette intégration est particulièrement pertinente lorsque le caractère en évolution est la mobilité individuelle (c'est-à-dire la vitesse de diffusion) elle-même.

Si l'on note $n(t, x, v)$ la densité d'individus qui au temps t et à la position x ont la vitesse de diffusion v , une équation typique s'écrit :

$$\frac{\partial n}{\partial t}(t, x, v) - v \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}(t, x, v) = \left[r_0(v) - \int n(t, x, v') / K(v, v') dv' \right] n(t, x, v) + \int M(v, v') n(t, x, v') dv'.$$

Des travaux théoriques bien connus des écologistes²⁰ gravitent autour de cette équation. Des simulations qui l'utilisent²¹ montrent qu'au cours d'invasions biologiques, la vitesse moyenne de diffusion des individus augmente, ce qui a pour conséquence d'augmenter la vitesse d'invasion elle-même (un phénomène tout à fait contraire à ce que l'on observe dans de nombreuses situations en physique). Cet effet a été mesuré à partir d'observations directes portant sur une invasion particulièrement spectaculaire d'amphibiens en Australie²².

7. Conclusion

Comment le changement climatique affecte-t-il la biodiversité ? Cette question soulève des problèmes de modélisation très riches, que l'on commence à peine à défricher. Dans cette brève revue, nous n'avons fait qu'esquisser un paysage mathématique en pleine expansion. Les modèles succinctement présentés illustrent les aspects biologiques sur lesquels s'articulent le développement et l'analyse des modèles. La persistance d'une population est largement déterminée par ses propriétés démographiques (croissance locale, migration) et génétiques (variabilité héritable de caractères adaptatifs). Le changement climatique se traduit mathématiquement par une dépendance au temps, exprimant des « tendances à long terme », de paramètres des individus et du milieu. Si ces paramètres dépendent eux-mêmes intrinsèquement de la position spatiale, par exemple sous forme de gradients géographiques, c'est plus précisément au travers des paramètres de cette dépendance que l'on peut modéliser l'effet du changement climatique.

Les résultats mathématiques actuellement connus montrent que la persistance d'une population par déplacement géographique dépend fortement du rapport entre la vitesse de l'onde progressive qui la caractérise et la vitesse du glissement de sa niche écologique, cette vitesse étant imposée par le changement climatique. Le processus d'adaptation locale influence lui aussi la persistance de la population. Il est susceptible « d'aider » une population en favorisant des traits individuels qui maintiennent localement un bilan démographique favorable, en dépit de ressources et de conditions physico-chimiques que le climat modifie ;

²⁰ Pease *et al.*, 1989. Kirkpatrick & Barton, 1997. Polechova *et al.*, 2009.

²¹ Prevost, 2004.

²² Phillips *et al.*, 2006.

voire en favorisant des comportements individuels de dispersion qui facilitent et accélèrent le déplacement de l'aire de répartition.

Mais l'inverse est aussi possible : le processus d'adaptation peut, paradoxalement, mettre en péril la population et précipiter son extinction, par exemple en freinant sa capacité à poursuivre sa niche écologique initiale²³. Ceci nous rappelle le principe général selon lequel la sélection naturelle favorise des caractères qui augmentent les performances des individus les uns par rapport aux autres, pas nécessairement celles (par exemple ses chances de persistance) de la population tout entière ! La modélisation a donc à présent un rôle critique à jouer : nous aider à comprendre les conditions sous lesquelles les mécanismes naturels (migration, adaptation) de la dynamique d'une population soumise au changement climatique améliorent ses chances de persistance ou au contraire aggravent son risque d'extinction, contribuant alors à la perte de biodiversité que les biologistes mesurent déjà.

Bibliographie

Berestycki, H., Diekmann, O., Nagelkerke, C.J., Zegeling P.A., 2009 : Can a species keep pace with a shifting climate ? *Bull. Math. Biol.* **71**, 399-429.

Bürger, R., Lynch, M., 1995 : Evolution and extinction in a changing environment: A quantitative-genetic analysis. *Evolution* **49**, 151-163.

Bürger, R., 2000 : *The Mathematical Theory of Selection, Recombination, and Mutation*. Wiley, Chichester.

Caswell, H., 2000 : *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachussets.

Champagnat, N., Ferriere, R., Méléard, S., 2006 : Unifying evolutionary dynamics: from individual stochastic processes to macroscopic models. *Theoretical Population Biology* **69**, 297-321.

Clark, J.S., 2007 : *Models for Ecological Data*. Princeton University Press, Princeton.

Davis, M.B., Shaw, R.G., Etterson, J.R., 2005 : Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* **86**, 1704-1714.

Desvillettes, L., Jabin, P.-E., Mischler, S., Raoul, G., 2008 : On selection dynamics for continuous structured populations. *Commun. Math. Sci.*, **6**, 729-747.

Dieckmann, U., Ferriere, R., 2004 : Adaptive dynamics and evolving biodiversity. In : *Evolutionary Conservation Biology*, ed. Ferriere, R., Dieckmann, U., Couvet, D., p. 188-224. Cambridge University Press, Cambridge.

Ferriere R, Dieckmann U, Couvet D, ed. 2004 : *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.

²³ (Ferriere *et al.* 2004, Massot *et al.* 2008)

- Fisher, R.A., 1937 : The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugenics* **7**, 353-369.
- Fourier, J., 1822 : *Théorie Analytique de la Chaleur*. Firmin Didot, Paris.
- Gomulkiewicz, R., Holt R.D., 1995 : When does evolution by natural-selection prevent extinction? *Evolution* **49**, 201-207.
- Hutchinson, G.E., 1957 : Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**, 415-427.
- Kirkpatrick, M., Barton, N.H., 1997 : Evolution of a species' range. *Am. Nat.* **150**, 1-23.
- Kolmogoroff, A., Petrovsky, I., Piscounoff, N., 1937 : Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Moscow Univ. Bull. Math.* **1**, 1-25.
- Lynch, M., Lande, R., 1993 : Evolution and extinction in response to environmental change. In : *Biotic interactions and global change*, ed. Kareiva, P., Kingsolver, J.G., Huey, R.B. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachussets.
- Malthus, T.R., 1798 : *An essay on the Principle of Populations*. Rééd. Penguin Books, London, 1970.
- Massot, M., Clobert, J., Ferriere, R., 2008 : Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biol.* **14**, 461-469.
- Parmesan, C., 2006 : Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **37**, 637-669.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., Randin, C.F., 2008 : Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol. Evol.* **23**, 149-58.
- Pease, C.P., Lande, R., Bull, J.J., 1989 : A model of population growth, dispersal and evolution in a changing environment. *Ecology* **70**, 1657-1664.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Webb, R.S., Shine, R., 2006 : Invasion and the evolution of speed in toads, *Nature* **439**, 803-806.
- Polechova, J., Barton, N., Marion, G., 2009 : Species' range: adaptation in space and time. *Am. Nat.* **174**, E186-E204.
- Prevost, C., 2004 : *Applications des équations aux dérivées partielles aux problèmes de dynamique des populations et traitement numérique*, Thèse de l'Université d'Orléans, Mathématiques.
- Thomas, C.D. *et al.*, 2004 : Extinction risk from climate change. *Nature* **427**, 145-148.
- Verhulst, P.F., 1838 : Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. et Phys.* **10**, 113-121.

Walther, G.R. *et al.*, 2002 : Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395.