

Suivi des zones et des espèces/ populations pour évaluer l'efficacité des actions de conservation/gestion

Introduction : surveillance et suivi

L'objectif premier du suivi, s'il n'est pas entrepris par pur intérêt scientifique, est de collecter des informations utilisables pour élaborer une politique de conservation, examiner les résultats des mesures de gestion et orienter les décisions relatives à la gestion (Kull et al., 2008).

Le suivi est une activité centrale de la conservation de la biodiversité et de la biologie de la conservation (Marsh et Trenham, 2008) ; il est présenté comme la clé de voûte de la conservation de la nature dans le monde entier (Schmeller, 2008). Pourtant, comme on le fait souvent remarquer, de nombreux programmes de suivi ne reposent pas sur une base écologique solide, sont mal conçus, ne débouchent sur aucune intervention de gestion ni mesure correctrice et sont déconnectés des processus décisionnels. Le suivi est souvent relégué au dernier rang des priorités car il peut être difficile et coûteux à mettre en œuvre (Danielsen *et al.*, 2009) et les programmes de suivi rencontrent souvent des problèmes de financement et de mise en œuvre.

Avant tout, le suivi consiste à réaliser des observations fiables dans le milieu naturel en vue de détecter, mesurer et évaluer la façon dont les espèces et les écosystèmes évoluent dans le temps et dans l'espace, de façon soit naturelle, soit consécutive à une intervention humaine volontaire ou involontaire, et d'en tirer des conclusions. Le suivi peut revêtir des formes très différentes : suivi de l'état des espèces en danger, de la prolifération des espèces envahissantes, de la santé des écosystèmes, de l'efficacité des aires protégées et des autres actions de conservation et, plus généralement, évaluation de l'état et des grandes tendances de la biodiversité au moyen d'indicateurs et d'un suivi aux niveaux national, régional et mondial. Une analyse utile des aspects conceptuels intervenant dans le suivi écologique est présentée par Noon (2003).

Le suivi est entrepris à différentes échelles : il peut être appliqué au niveau de populations et d'individus aussi bien qu'au niveau de l'ensemble de la biosphère. Un suivi est assuré au niveau mondial par la Convention sur la diversité biologique (CDB), certaines agences des Nations Unies (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) et Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE), par exemple), des organisations internationales non gouvernementales (OING) (Groupe consultatif pour la recherche agricole internationale (GCRAI) et Organisation de coopération et de développements économiques (OCDE), par exemple) et des organisations non gouvernementales (ONG) (Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), Fonds mondial pour la nature (WWF) et Institut des ressources mondiales (IRM)). Un suivi est également mis en œuvre au niveau pan-régional (par l'Union européenne, notamment) ainsi qu'aux niveaux national et local.

La CDB propose les actions suivantes dans le cadre de l'Article 7 : Identification et surveillance :

- identification des écosystèmes, des espèces et des génomes importants pour la conservation et l'utilisation durable de la biodiversité ;
- surveillance des éléments constitutifs de la biodiversité identifiés en vue de définir les priorités ;
- identification et surveillance des activités risquant d'avoir des conséquences défavorables sur la biodiversité ;
- conservation et structuration des données résultant des activités ci-dessus.

Le Traité international sur les ressources phylogénétiques pour l'alimentation et l'agriculture (TIRPAA), en revanche, ne mentionne pas le suivi de la biodiversité ni de l'agrobiodiversité, même si celui-ci est de toute évidence une composante essentielle des mesures nécessaires au maintien et à l'utilisation durable de cette biodiversité (voir l'Encadré 13.1). On trouvera une synthèse des informations relatives au suivi de l'agrobiodiversité au niveau européen dans Schröder *et al.* (2007), qui font remarquer que la définition d'indicateurs de l'agrobiodiversité suppose au préalable de consigner les informations sur les ressources génétiques par des inventaires nationaux et internationaux.

Le suivi de la biodiversité est un domaine très technique et complexe, et ce serait dépasser la portée de ce manuel que d'aborder ce sujet de façon plus détaillée. Plusieurs articles et manuels importants ont été publiés sur ce thème et le lecteur est invité à les consulter (voir en fin de chapitre la rubrique « Sources d'informations complémentaires »). Une analyse critique du suivi biologique et de ses évolutions récentes est présentée par Yoccoz *et al.* (2001).

Encadré 13.1 Suivi de l'agrobiodiversité

Le suivi de l'agrobiodiversité a deux objectifs principaux : collecter le plus tôt possible des informations sur la perte de l'agrobiodiversité et servir d'outil de gestion pour les objectifs, les programmes et les mesures nécessaires à la conservation et à l'utilisation durable de l'agrobiodiversité. De plus, il permet de visualiser les résultats des politiques axées sur la durabilité. Par conséquent, des instruments de suivi (études de routine, indicateurs et inventaires, par exemple) doivent être développés.

Source : Système d'information sur les ressources génétiques (Information System Genetic Resources, GENRES) <http://www.genres.de/en/>, consulté le 27 juin 2011

Le suivi est défini par Elzinga *et al.* (1998) comme « la réalisation et l'analyse d'observations ou de mesures répétées en vue d'évaluer les changements d'état et les progrès accomplis vers un objectif de gestion donné ». Le terme « surveillance » (*surveillance*, en anglais) est souvent utilisé de façon interchangeable avec celui de « suivi » (*monitoring*). Les deux termes supposent de consigner des informations de façon répétée au fil du temps. L'échantillonnage, l'enregistrement d'informations et l'observation peuvent être des actions ponctuelles ou des volets d'un programme de surveillance ou de suivi. Une définition plus précise est donnée par Hellawell (1991) : « surveillance intermittente (régulière ou irrégulière) effectuée en vue de déterminer le degré de conformité à un critère prédéterminé ou l'écart par rapport à une norme attendue ». Selon Tucker *et al.* (2005), le critère, dans ce contexte, peut être une situation de référence (maintien d'une zone ou d'une population particulière, par exemple) ou un état fixé comme objectif à atteindre (200 ha d'un habitat particulier ou 200 individus d'une population, par exemple).

En un mot, le suivi permet de (Tucker *et al.*, 2005) :

- déterminer si les critères de référence sont atteints ;
- détecter d'éventuels changements et de prendre des mesures correctrices si ceux-ci sont indésirables ;
- faciliter le diagnostic des facteurs à l'origine des changements ;
- évaluer le succès des mesures prises pour maintenir les critères de référence ou inverser les tendances indésirables et, si nécessaire, contribuer à l'amélioration de ces mesures.

On peut faire la distinction entre deux types de suivi : le suivi axé sur l'état de la biodiversité et le suivi axé sur l'efficacité de la stratégie (Ervin *et al.*, 2010). Comme le font remarquer ces auteurs, le suivi axé sur l'état de la biodiversité consiste à se demander « Quel est l'état de la biodiversité et comment évolue-t-il, indépendamment de nos actions ? », tandis que le suivi axé sur l'efficacité de la stratégie consiste à se demander « Nos actions de conservation produisent-elles les résultats souhaités ? » (voir Ervin *et al.*, 2010, Encadré 24). Ces deux types d'approches sont importants pour le suivi des programmes de conservation des ESAPC.

Fixer un état de référence

L'un des aspects essentiels du suivi et de l'utilisation d'indicateurs concerne la nécessité de fixer un état de référence qui servira de point de départ et de point de comparaison pour les données collectées. Cela suppose de compiler et de passer en revue les informations disponibles sur la population, l'espèce, l'habitat et tout(e) autre élément, processus ou action faisant l'objet du suivi. En pratique, cette tâche est bien plus ardue qu'elle ne le paraît à première vue. Nous avons déjà souligné à quel point notre connaissance de nombreux aspects de la biodiversité déterminants pour la conservation des ESAPC était incomplète ou inexacte (absence d'inventaire des aires protégées, incertitudes entourant la répartition géographique précise des espèces, la présence et le profil de variabilité génétique intra-population, le degré d'érosion génétique, l'ampleur de l'impact des espèces exotiques envahissantes sur les écosystèmes, etc.). Les études écogéographiques, abordées en détail au Chapitre 8, permettent de fixer cet état de référence pour un grand nombre de paramètres/caractéristiques susceptibles de nécessiter un suivi dans le cadre d'un programme de conservation des ESAPC.

Il est également important de convenir de la définition des termes clés, de façon à ce que les mesures soient comparables. L'attribution de valeurs différentes aux paramètres de définition peut avoir des conséquences majeures. Par exemple, lorsque la FAO a redéfini le terme « forêt » entre l'Évaluation des ressources forestières de 1990 et celle de 2000, abaissant la hauteur minimale des arbres de 7 m à 5 m, la superficie minimale de 1,0 à 0,5 ha et la couverture de canopée minimale de 20 % dans les pays développés ou en développement à un taux uniforme de 10 %, alors la superficie mondiale des forêts a augmenté de 300 millions d'hectares, soit d'environ 10 %. De même, les forêts ne sont pas définies de la même manière dans tous les pays (en fonction de l'occupation principale des sols en Bolivie et en fonction du couvert forestier au Chili, par exemple) et le seuil employé pour définir le couvert forestier va de moins de 10 % en Iran à plus de 75 % en Afrique du Sud.

Face à cette situation, l'essentiel, dans tout programme de suivi, est de veiller à ce que la terminologie soit utilisée de façon cohérente par tous les participants, notamment lorsque de nombreux acteurs différents sont impliqués. Comme nous l'avons déjà expliqué au Chapitre 8, il convient de se conformer à des critères faisant l'objet d'un large consensus, tels que ceux de *Biodiversity Information Standards* (anciennement *Taxonomic Database Working Group*, TDWG). De même, il est essentiel de disposer d'informations taxonomiques précises, comme cela a été souligné dans les chapitres 6 et 8 de ce manuel.

On trouvera des recommandations pour l'échantillonnage et la mesure des indicateurs caractérisant la végétation (stratification, couvert, phytomasse et indice foliaire, par exemple), dans van der Maarel (2005) et Bonham (1989) ; s'agissant des caractéristiques structurelles/physionomiques (forme de croissance, par exemple), voir les textes suivants : *Aims and Methods of Vegetation Ecology*, de Mueller-Dombois et Ellenberg (1974) ; *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*, de Kent et Coker (1995) et l'ouvrage classique de Dierschke (1994), *Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden*. Concernant la détermination des paramètres caractérisant les espèces, voir van der Maarel (2005). *Ecological Census Techniques – A Handbook*, de Sutherland (2006), contient beaucoup d'informations utiles sur de nombreux aspects des méthodes d'échantillonnage et de recensement applicables au suivi ; pour des informations sur le suivi, voir également Sutherland (2000), *The Conservation Handbook: Research, Management and Policy*.

ESAPC et suivi : identification et sélection des variables à mesurer

Pour une conservation efficace des ESAPC, il peut être nécessaire d'entreprendre différentes activités de suivi. Celles-ci comprennent le suivi des caractéristiques clés d'une espèce et de son habitat pour s'assurer que les interventions et les actions en matière de gestion atteignent effectivement leurs objectifs.

On peut par exemple envisager un suivi :

- de l'évolution de l'abondance d'une population/espèce et des tendances relatives à la taille et à la structure de la population, de façon à évaluer la santé et la viabilité de celle-ci avant et après toute intervention de gestion ;
- des changements dans la diversité génétique ;

- du nombre de prédateurs, pour évaluer l'efficacité des programmes destinés à limiter leur nombre ;
- de la prolifération des espèces envahissantes ou de la lutte contre celles-ci, pour évaluer leur impact sur les populations de l'espèce et leur habitat ou la zone dans son ensemble ;
- de l'évolution du couvert végétal ou de l'état du sol, pour évaluer l'état de l'habitat de l'ESAPC ;
- des effets des mesures de gestion entreprises dans le cadre d'un plan de gestion ou de récupération de l'espèce.

La plupart des modèles de suivi portent à la fois sur la répartition (distribution, surface occupée) et la composition spécifique des habitats ou écosystèmes cibles.

Suivi des espèces et des populations

En quoi consiste-t-il ?

Le suivi des espèces et des populations est l'observation et l'enregistrement réguliers des changements affectant l'état et la dynamique des espèces ou des populations présentes sur un territoire donné. L'objectif premier de ce suivi est de collecter des informations utilisables pour évaluer les résultats des mesures de gestion et orienter les décisions de gestion. Ce suivi est souvent effectué pour les espèces considérées comme menacées, de façon à déterminer quand des actions de conservation sont nécessaires ou quand les actions entreprises doivent être intensifiées.

Dans le cas des ESAPC, il peut être nécessaire de suivre les effectifs, la taille, la densité, la structure et d'autres variables démographiques des populations dans le cadre de l'évaluation de leur état de conservation, ainsi que l'impact ultérieur sur les populations d'ESAPC des mesures de gestion prescrites dans le plan de gestion de l'espèce, afin d'évaluer l'efficacité de celles-ci.

Les programmes de suivi des espèces et des populations, comme le suivi biologique en général, sont extrêmement variables du point de vue de leur ampleur, de leur portée et de leurs objectifs. Marsh et Trenham (2008) ont essayé d'identifier des tendances dans le suivi des populations végétales et animales. Les objectifs et stratégies présentent des signes de diversification, certaines approches devenant plus fréquentes (approches fondées sur la surface occupée et la présence/l'absence, par exemple), tandis que d'autres n'ont pas encore été fréquemment appliquées (suivi fondé sur les risques et

couplage direct des résultats du suivi aux décisions en matière de gestion, par exemple). Par conséquent, il est important que les objectifs de tout suivi des populations envisagé soient clairement définis au préalable (voir Yoccoz *et al.*, 2001).

Il existe de nombreuses techniques d'échantillonnage et d'analyse pour le suivi des espèces et des populations (voir le Chapitre 8) ; celles-ci sont passées en revue par Stork et Samways (1995) et, concernant spécifiquement les ESAPC, par Iriondo *et al.* (2008).

Quelles caractéristiques des espèces faut-il observer ?

Les caractéristiques pour lesquelles des objectifs de suivi peuvent être définis comprennent notamment l'aire de répartition, l'abondance, la démographie, la dynamique des populations et les exigences de l'habitat des espèces cibles (Tucker *et al.*, 2005) :

Quantité

- présence/absence ;
- répartition ;
- taille de la population ;
- fréquence ;
- nombre/densité ;
- recouvrement.

Dynamique de la population

- recrutement ;
- mortalité ;
- émigration ;
- immigration.

Structure de la population

- âge ;
- proportion relative d'individus mâles/femelles ;
- fragmentation ou isolement ;
- diversité génétique.

Exigences de l'habitat

Suivi démographique

Le suivi démographique est la forme la plus courante de suivi des populations, notamment pour les espèces rares ou en danger. Cette approche est souvent adaptée aux ESAPC, pour lesquelles la priorité est fréquemment le maintien de populations viables et de leur variabilité génétique.

Le suivi démographique consiste à évaluer les changements affectant les populations et les causes de ces changements durant tout le cycle de vie de celles-ci ; il mesure des caractéristiques telles que les taux de germination et de mortalité, la croissance, la taille, la densité et la répartition. Il peut également être utilisé pour mettre en évidence les facteurs à l'origine de la répartition et de l'abondance des espèces et prédire la structure future des populations. Le suivi démographique peut nécessiter des mesures ou des travaux de cartographie fréquent(e)s pour atteindre le degré de résolution requis (Given, 1994). Les principales approches de suivi démographique sont les suivantes : (1) analyse des populations et de disponibilité ; (2) étude axée sur une seule classe d'âge/un seul stade de développement ; et (3) structure démographique (Elzinga *et al.*, 1998). Les approches de suivi démographique sont souvent des procédures laborieuses et ne sont, par conséquent, pas toujours réalisables. De plus, l'approche démographique peut ne pas être adaptée à certains cas particuliers : Elzinga *et al.* (1998), par exemple, mettent en garde contre l'utilisation inadaptée du suivi démographique pour certains types d'espèces, notamment dans les cas suivants : graines à grande longévité, multiplication végétative abondante, durée de vie très courte ou très longue, reproduction épisodique, tiges multiples et celles formant des tapis, densité élevée et populations importantes dans des habitats hétérogènes (voir Elzinga *et al.*, 1998, Fig. 12.13).

Suivi des ressources génétiques : en quoi consiste-t-il et dans quels cas l'utiliser ?

Comme nous l'avons expliqué, la conservation des ESAPC est axée principalement sur la diversité génétique des espèces cibles, en tant que source potentielle de caractères utilisables dans des programmes de sélection végétale. Mais en même temps, l'objectif à long terme de la conservation *in situ* des ESAPC est d'assurer le maintien d'une diversité génétique suffisante pour garantir la survie des espèces et permettre la poursuite des processus d'évolution, ce qui générera de nouvelles variations permettant l'adaptation des espèces à l'évolution des conditions environnementales. Le meilleur moyen d'y parvenir est de protéger l'environnement et les habitats dans lesquels sont présentes les espèces cibles et de lutter contre, ou réduire, les menaces affectant à la fois les habitats et les espèces.

Comme nous l'avons expliqué, le suivi des populations peut être difficile et coûteux. Le suivi de la variabilité génétique peut être une approche encore plus coûteuse, notamment si l'on emploie des méthodes basées sur des marqueurs moléculaires, de sorte que son utilisation à grande échelle n'est ni possible, ni même recommandable. Il peut néanmoins y avoir des circonstances dans lesquelles il est important d'entreprendre un suivi des ressources génétiques pour les ESAPC hautement prioritaires. Comme nous l'avons déjà indiqué à propos des études écogéographiques de terrain, les informations sur la répartition de la diversité génétique au sein des

populations d'ESAPC s'obtiennent habituellement par des observations indirectes, telles que l'étude de marqueurs morphologiques (marqueurs « visibles »), qui sont eux-mêmes des caractères phénotypiques tels que la forme des feuilles, la couleur des fleurs et l'habitude de croissance, ou par l'utilisation de marqueurs biochimiques (notamment les formes alléliques d'isozymes détectées par électrophorèse).

Les cas dans lesquels le suivi des ressources génétiques peut se justifier sont présentés par Iriondo *et al.* (2008, pp. 118–120), qui donnent une série d'exemples. Le suivi des ressources génétiques s'utilise en particulier pour :

- Évaluer la diversité génétique au sein des populations cibles sur la base du nombre total de génotypes ou d'allèles (richesse) ou de la fréquence des différents génotypes ou allèles (uniformité). Ces informations sur la diversité génétique peuvent être utilisées pour comparer des populations, déterminer lesquelles doivent être sélectionnées pour la conservation *in situ* et lesquelles doivent être suivies pour observer l'évolution de leur diversité génétique au cours du temps.
- Estimer le flux de gènes inter-populations, les tendances et le taux de fécondation intra-population ainsi que le niveau de différenciation entre populations ou sous-populations.

Logiciels d'analyse génétique

Il existe de nombreux progiciels permettant d'effectuer des analyses génétiques. On trouvera une liste alphabétique complète de près de 500 programmes, dans : *An Alphanumeric List of Genetic Analysis Software*, actuellement mise à jour par l'Institut de recherche juif de la côte nord de Long Island (*North Shore Long Island Jewish Research Institute, NSLIJ*) (de 2002 à aujourd'hui)¹.

Utilisation de marqueurs moléculaires pour l'analyse génétique

Il existe une grande diversité de marqueurs moléculaires utilisables dans le cadre du suivi des ressources génétiques ; néanmoins, les progrès dans ce domaine étant rapides et fréquents, le lecteur est invité à rechercher sur Internet des informations sur les technologies les plus récentes. Les marqueurs moléculaires ou les marqueurs ADN sont des loci (sites) dans le génome d'un organisme au niveau desquels la séquence de bases de l'ADN varie d'un individu à l'autre au sein d'une population. Par rapport aux marqueurs morphologiques ou biochimiques, ils présentent l'avantage de n'être pas affectés par les facteurs environnementaux ni le stade de développement de la plante.

La plupart des analyses consacrées aux marqueurs moléculaires supposent que le lecteur possède un bon niveau de connaissances en phylogénétique

et en biologie moléculaire. Cependant, une introduction très utile aux marqueurs (et à leur utilisation dans la sélection assistée par marqueurs) pour ceux qui n'en ont qu'une connaissance basique a été rédigée par Collard *et al.* (2005).

Différents auteurs (Joshi *et al.*, 1999 ; Iriondo *et al.*, 2008, par exemple) ont suggéré un certain nombre de propriétés souhaitables pour les marqueurs ADN, parmi lesquelles :

- une nature hautement polymorphe ;
- une hérédité codominante (détection des formes homozygotes et hétérozygotes des organismes diploïdes) ;
- une occurrence fréquente et une distribution régulière dans l'ensemble du génome ;
- un comportement sélectivement neutre (ciblage possible sur des gènes exprimés) ;
- une disponibilité immédiate ;
- une simplicité d'utilisation, une détection rapide et un faible coût ;
- une reproductibilité élevée ; et
- la possibilité d'échanger aisément et de manière fiable des données entre laboratoires.

Malheureusement, aucun type de marqueur ne satisfait, à lui seul, à tous ces critères, bien que certains s'en approchent, comme par exemple les marqueurs SSR (séquences répétées en tandem).

Du *et al.* (2009) comparent la valeur informative et l'efficacité de quatre marqueurs moléculaires pour l'analyse génétique de *Diospyros* L. (Ébénacées) : polymorphisme d'amplification des séquences situées entre rétrotransposons (*inter-retrotransposon amplified polymorphism*, IRAP) ; polymorphisme d'amplification des microsatellites-rétrotransposons (*retrotransposon-microsatellite amplified polymorphism*, REMAP) ; polymorphisme d'amplification de séquences spécifiques (*sequence-specific amplified polymorphism*, SSAP) ; et polymorphisme de longueur des fragments d'amplification (*amplified fragment length polymorphism*, AFLP). Peace *et al.* (2004) ont comparé des données publiées sur différents marqueurs moléculaires pour l'analyse génétique du genre *Macadamia* : type, quantité d'informations produite et rapport efficacité/coût.

Un récapitulatif des « choses à faire et à ne pas faire », destiné aux utilisateurs de marqueurs moléculaires, est présenté par Iriondo *et al.* (2008) :

- *Ne pas* prévoir, dans le cadre de l'évaluation de la conservation *in situ*, d'effectuer dans un premier temps un suivi des ressources génétiques des populations basé sur des marqueurs moléculaires.
- *Ne pas* entreprendre un(e) évaluation/suivi des ressources génétiques des populations basé(e) sur des marqueurs moléculaires, à moins d'avoir une très bonne raison de le faire ou de devoir répondre à des questions spécifiques, et tant que les autres évaluations des ressources génétiques basées sur des évaluations génétiques indirectes n'ont pas été menées à terme.
- *Ne pas* nécessairement prévoir d'effectuer comme suivi de routine un suivi séquentiel des ressources génétiques des populations.
- *Évaluer* les ressources génétiques des populations à l'aide de marqueurs moléculaires en dernier ressort et à des fins d'ajustement pour :
 - choisir les populations les plus adaptées à une conservation *in situ* ;
 - mesurer le taux d'autofécondation/allofécondation d'une espèce à titre d'étude pilote ;
 - suivre les populations ou les situations critiques ;
 - sélectionner, à des fins de conservation, les populations candidates d'espèces autogames ;
 - privilégier les populations de petite taille et isolées ;
 - déterminer les effets d'une forte diminution de la taille effective des populations sur la diversité génétique ;
 - déterminer si un flux de gènes s'opère entre des populations fragmentées.

Suivi des habitats

Le suivi des *habitats/aires protégées* peut être défini comme « la réalisation et l'analyse d'observations ou de mesures répétées en vue d'évaluer les changements d'état et les progrès accomplis vers un objectif de gestion donné » (Elzinga *et al.*, 2001).

Le suivi des habitats (parfois appelé « suivi des écosystèmes ») consiste à consigner de façon répétée des informations sur l'état des habitats ou écosystèmes cibles de façon à détecter ou mesurer tout écart par rapport à un critère prédéterminé, un état cible ou un état antérieur (Hellowell, 1991). Il peut concerner la gamme et la répartition des types d'habitat ainsi que la surface occupée, mais souvent aussi leur composition spécifique

et dans certains cas l'abondance de ces espèces. Il peut également fournir des informations sur l'état de certains éléments constitutifs de l'habitat (espèces ou populations, par exemple) et a été proposé comme substitut économiquement avantageux au suivi simultané de plusieurs espèces (Gottschalk *et al.*, 2005).

Caractéristiques d'un habitat pouvant faire l'objet d'un suivi (aspects quantitatifs, structure, fonctions ou dynamique, notamment, Tucker *et al.*, 2005) :

Quantité

- surface couverte ;
- qualité : caractéristiques physiques ;
- géologie (présence de roche nue ou de tourbe profonde, par exemple) ;
- eau (présence d'eaux libres ou niveau de la nappe phréatique, par exemple).

Qualité : composition

- communautés ;
- richesse ou diversité ;
- espèces types, espèces clés ou espèces indicatrices ;
- présence/absence ;
- fréquence ;
- nombre ou densité ;
- couverture ;
- biomasse.

Qualité : structure

- échelle inter-habitats (paysage) (fragmentation, mosaïque d'habitats, par exemple) ;
- échelle intra-habitat ;
- macro-échelle ;
- horizontale (mosaïques de communautés végétales, par exemple) ;
- verticale (topographie de la strate muscinale, arbustive et arborescente, par exemple) ;
- micro-échelle ;
- horizontale (placettes de végétation basse ou haute) ;
- verticale (topographie à l'intérieur des strates).

Qualité : dynamique

- succession ;
- reproduction ou régénération ;
- évolution cyclique et dynamique par placette.

Qualité : fonctions

- physiques et biochimiques (stabilisation du sol, puits de carbone, par exemple) ;
- processus écosystémiques².

Le suivi des habitats couvre une grande variété d'approches. La méthode traditionnellement employée pour obtenir des informations sur les habitats repose sur l'enregistrement des données sur le terrain et la cartographie de la végétation, des communautés végétales ou des types d'habitat. Plus récemment, la télédétection, qui utilise la visualisation et l'interprétation assistées par ordinateur d'images obtenues par satellite, a été appliquée au suivi des habitats (Turner *et al.*, 2003). La photographie aérienne peut être utilisée dans ces deux approches.

Élaboration d'un programme de suivi

Quel que soit l'objet du suivi (espèces, habitats ou politiques), il faut élaborer un(e) programme/stratégie de suivi définissant : les objectifs ; la méthodologie à employer pour chaque paramètre à suivre ; une stratégie d'échantillonnage, le cas échéant ; la liste des ressources et équipements nécessaires ; une revue des aspects juridiques, tels que les licences susceptibles d'être requises ; un système et une méthodologie d'enregistrement et de stockage des données ; un processus d'analyse et d'interprétation des données ; et un calendrier de mise en œuvre.

Il est important de s'assurer que les programmes de suivi sont bien conçus, que l'état de référence est fixé et que l'échantillonnage est approprié, faute de quoi il sera difficile de détecter les tendances avec précision. Des études montrent que la pratique actuelle est souvent loin d'être satisfaisante (Yoccoz *et al.*, 2001 ; Noon, 2003; Kull *et al.*, 2008).

L'élaboration des programmes de suivi est souvent considérée comme un processus à réaliser par étapes (voir par exemple Elzinga *et al.*, 1998 ; Noon, 2003). Le voici tel que récapitulé par Noon (2003) :

- spécification des buts et des objectifs ;
- identification des facteurs de stress ;
- élaboration des modèles conceptuels du système ;
- choix des indicateurs de suivi ;
- élaboration du plan d'échantillonnage ;
- définition des critères de réponse ; et
- couplage des résultats du suivi et du processus décisionnel.

Elzinga *et al.* (1998) donnent un aperçu des étapes à suivre pour mettre en œuvre un programme de suivi des populations végétales (voir l'Encadré 13.2). Chacune des étapes peut, à son tour, être subdivisée en une série de sous-étapes, de sorte que les tâches préliminaires comprennent :

- la compilation et la synthèse des informations existantes (voir les Chapitres 6 et 8 du présent manuel) ;
- la synthèse des documents de planification élaborés par les organismes de gestion/de conservation des sols compétents, pour que le suivi réponde aux objectifs fixés ;
- l'identification des espèces et/ou populations prioritaires (voir le Chapitre 7 du présent manuel) ;
- l'évaluation des ressources nécessaires et disponibles pour le suivi - appui à la gestion ; les personnes ayant les compétences requises ; l'équipement de base (véhicules et instruments de mesure, par exemple) et équipement sophistiqué (SIG, GPS et imagerie par satellite, par exemple) adaptés ;
- la détermination de l'échelle des actions de suivi (partie de l'aire de l'espèce ou des populations devant faire l'objet d'un suivi) ;
- la détermination de l'intensité et de la fréquence du suivi ;
- l'étude des mesures proposées avec le ou les organisme(s) de gestion et recours à un avis extérieur si nécessaire.

Le détail des méthodologies applicables à chaque étape du suivi des populations est présenté par Elzinga *et al.* (1998) et, concernant spécifiquement les ESAPC, par Iriando *et al.* (2008 : Chapitre 4).

Encadré 13.2 Principales étapes d'un programme de suivi

- 1 Mener à bien les tâches préliminaires.
- 2 Définir les objectifs.
- 3 Concevoir et mettre en œuvre une stratégie de gestion.
- 4 Concevoir une méthodologie de suivi.
- 5 Mettre en œuvre le suivi sous la forme d'une étude pilote.
- 6 Mettre en œuvre et mener à terme le suivi.
- 7 Communiquer et exploiter les résultats.

Source : Elzinga *et al.*, 1998

Choix des sites pour le suivi

L'une des principales décisions à prendre concerne le nombre et la nature des populations d'ESAPC à cibler, ce qui conditionne les sites à sélectionner pour le suivi. Le choix des sites dépend de la nature, de la structure et de l'étendue de l'habitat, ainsi que des effectifs, de la taille et de la répartition des populations de l'ESAPC cible et, enfin, des ressources disponibles pour le programme de suivi.

Choix d'indicateurs pour les populations et les menaces

Dans le plan de gestion d'une ESAPC, les principaux éléments sont les actions proposées pour lutter contre les processus menaçants, les réduire ou les éliminer. Ceux-ci auront été identifiés au stade de l'étude écogéographique (voir le Chapitre 8). Au moment d'entreprendre le suivi de l'efficacité de ces mesures de gestion, il faut concevoir des indicateurs appropriés.

Échantillonnage

Un recensement des populations à suivre peut être entrepris, bien que celui-ci ne soit pas nécessairement faisable ni adapté dans le cas d'une espèce représentée par un très grand nombre d'individus. Lorsque des informations sur l'habitat ou la population dans son ensemble sont nécessaires, mais qu'il n'est pas envisageable d'effectuer toutes les mesures que cela suppose, on peut procéder par échantillonnage. Ce dernier est essentiellement une méthode consistant à sélectionner une partie de l'habitat ou de la population, ou une autre unité, de façon à pouvoir procéder à une évaluation globale de son état, de sa nature ou de sa qualité. Les aspects relatifs au plan d'échantillonnage, à ses objectifs, à la taille de l'unité d'échantillonnage, aux paramètres démographiques tels que le nombre d'individus (taille de la population), la densité et la surface couverte, le nombre de caractéristiques retenues pour la plante (feuilles et fleurs, par exemple) et l'intervalle de confiance, sont abordés par Elzinga *et al.* (1998) et Iriondo *et al.* (2008, chapitre 8).

Période et fréquence du suivi

La précision du suivi dépend, dans une large mesure, du moment choisi et de la fréquence des observations. Cela varie en partie en fonction du cycle biologique de la plante, de sa phénologie, de sa forme de croissance et de la saison à laquelle elle se prête le mieux aux mesures. La forme

biologique affecte également la fréquence du suivi à adopter, tout comme le rythme auquel évoluent la population et l'habitat. Plus une population est menacée, et plus les observations devront être fréquentes. Si le moment choisi pour le suivi n'est pas adapté aux circonstances, il risque de manquer des informations utiles.

Communication des résultats

Un rapport de suivi peut prendre de nombreuses formes, mais inclut généralement :

- une note de synthèse ;
- des informations contextuelles sur le projet ;
- des cartes, des illustrations, des photographies ou des dessins indiquant l'emplacement des sites de suivi utilisés comme références ;
- la méthodologie de suivi employée et les critères utilisés, le cas échéant ;
- les équipements utilisés et des précisions sur leur étalonnage ;
- les paramètres suivis ;
- les sites de suivi ;
- la fréquence et l'ampleur du suivi ;
- la date, l'heure, la fréquence et la durée des observations ;
- les résultats du suivi ;
- l'analyse des résultats ; et
- les conclusions et préconisations.

Coût des programmes de suivi : participation de la population locale

Comme nous l'avons vu, les programmes de suivi vont de simples enquêtes sur le terrain à des opérations complexes qui peuvent entraîner des coûts très élevés pour rémunérer le personnel et financer le matériel et/ou les équipements importants (sites d'échantillonnage permanents, imagerie satellitaire, télédétection, traitement informatique sophistiqué, analyse et interprétation des données, par exemple). Cependant, les budgets nationaux habituellement alloués à la conservation de la biodiversité sont limités ; le seul recours à des professionnels est souvent impossible, auquel cas il faut faire appel à des bénévoles coordonnés par les experts. De plus, il est important d'impliquer les parties prenantes locales.

Il faut mettre tout en œuvre pour impliquer les populations et associations locales dans le suivi, car leurs intérêts sont étroitement liés aux zones et aux

espèces cibles. Selon les Lignes directrices de la CDB relatives à l'élaboration des plans de gestion (2008), les groupes locaux sont plus susceptibles de collecter des informations qu'ils peuvent analyser et exploiter eux-mêmes dans le cadre de la gestion de l'écosystème. Cette analyse peut être complétée par d'autres activités de suivi. Cependant, en pratique, comme l'expliquent Danielsen *et al.* (2009), « la majeure partie de la littérature consacrée aux méthodes de suivi des ressources naturelles porte sur une approche pilotée de l'extérieur, dans laquelle des chercheurs professionnels extérieurs à la zone étudiée mettent en place et mènent un programme de suivi financé par un organisme lointain, puis analysent les résultats obtenus ».

Causes d'échec d'un suivi

Souvent, en pratique, les résultats escomptés ne sont pas atteints. Par exemple, Kull *et al.* (2008) ont évalué 63 programmes de suivi d'espèces végétales menés en Europe (réunis dans une même base de données, DaEuMon) et 33 approches identifiées par une analyse bibliographique, couvrant au total 354 espèces de plantes vasculaires, dont 69 sont énumérées en Annexe II de la Directive de l'Union européenne relative à la conservation des habitats. Selon eux, les programmes tels qu'ils sont actuellement structurés ne permettent pas de collecter suffisamment de données, notamment sur la dynamique de l'extension et du profil de répartition des espèces. Ils en ont conclu que la qualité et l'efficacité générale des programmes de suivi pouvaient être améliorées en planifiant la publication des données de suivi dès la phase de conception des programmes. Les autres aspects nécessitant une attention particulière au moment de l'élaboration des programmes de suivi concernent la diversité taxonomique et l'intégration des différentes échelles, ainsi que le contexte des différents types de gestion durable.

Une synthèse des principales causes d'échec du suivi est présentée par Elzinga *et al.* (2001), incluant notamment des raisons techniques (mauvaise conception du projet, recours à des observateurs multiples ou à des collecteurs de données non fiables, mauvaise analyse des résultats, par exemple) et des problèmes institutionnels (soutien insuffisant apporté aux programmes de suivi ou à l'analyse des données et incapacité à exploiter les résultats).

Suivi et changement climatique

Comme le font remarquer Lepetz *et al.* (2009) :

il est généralement difficile de prédire les réponses biologiques à long terme, car nous en savons peu sur le décalage dans le temps entre un effet donné et les réponses associées. Pour mettre en évidence et comprendre les impacts du changement climatique sur la biodiversité, il est essentiel de

suivre les individus/populations/espèces sur une longue période, couvrant généralement plusieurs décennies, car les effets ne sont détectables qu'après de nombreuses années.

Une question essentielle qui se posera à mesure que le changement climatique fera sentir ses effets est la modification de la dynamique des habitats dans les aires protégées, le changement des comportements migratoires de certaines de leurs espèces et éventuellement des ESAPC cibles elles-mêmes, comme nous l'expliquons au Chapitre 14. Le suivi nécessaire peut par conséquent porter sur les changements des habitats et les mouvements de populations. Ces points sont abordés de façon plus détaillée au Chapitre 14.

Expérience de l'Arménie, de Madagascar et de l'Ouzbékistan

Arménie

Un système de suivi a été mis en place en 2007 puis testé et ajusté en 2008, conjointement avec les autorités responsables d'une aire protégée. Ce système a été appliqué pour suivre l'état des populations de quatre espèces sauvages cibles apparentées au blé : *Triticum boeoticum* Boiss., *Triticum urartu* Thum. ex Gandil., *Triticum araraticum* Jakubz. et *Aegilops tauschii* Cosson, dans la Réserve d'État d'Erebouni. Les paramètres suivants font l'objet d'observations et d'enregistrements réguliers :

- climat ;
- sols (contamination) ;
- perturbations naturelles ou d'origine humaine ;
- observations phénologiques ;
- taille des populations et surface occupée ;
- ravageurs et maladies ;
- espèces envahissantes .

Des protocoles et des formulaires d'enquête de terrain ont été élaborés pour chacun des paramètres ci-dessus. De plus, un outil logiciel autonome a été développé en langage Visual Basic 6.0 pour enregistrer et stocker les données de suivi, en utilisant comme base de données MS Access. Le logiciel permet de choisir entre mode de visualisation et mode d'édition. Quoique développé pour la Réserve d'État d'Erebouni, il peut être facilement adapté à toute autre aire protégée. Les modules *observations phénologiques, taille des populations et surface occupée, ravageurs et maladies* sont actuellement utilisés pour les espèces cibles ; le nombre de celles-ci peut néanmoins être augmenté.

La démarche adoptée pour le suivi des espèces sauvages de céréales dans la Réserve d'État d'Erebouni est présentée en Annexe II.

Difficultés techniques

Certaines difficultés ont été rencontrées au moment de cartographier la répartition des espèces cibles au sein de l'aire protégée et, par conséquent, de calculer la surface occupée par celles-ci. Les répartitions de *T. urartu* et *A. tauschii* ne sont pas uniformes. Ces espèces occupent de petites surfaces qui ne sont pas statiques mais changent d'une année à l'autre. Cependant, leur identification n'est possible qu'après une inspection soigneuse sur-site par un expert ; elle nécessite parfois des analyses complémentaires en laboratoire. *T. araraticum* et *T. boeoticum* sont plus abondantes et réparties de façon plus uniforme au sein de l'aire protégée ; cependant, dans certaines zones, aucune des espèces d'intérêt n'a été observée. Ces zones sont plutôt réduites et ne peuvent être identifiées qu'après un travail de terrain approfondi, mené par des experts qualifiés lorsque les plantes sont au stade de l'épiaison. Pour résoudre ces problèmes, une méthodologie d'échantillonnage a été élaborée en utilisant les fonctionnalités du SIG : elle a été testée avec succès.

Madagascar

Des protocoles de suivi ont été élaborés pour les populations d'espèces de *Dioscorea* spp. et testés par des partenaires nationaux. Actuellement, le suivi est assuré conjointement par le personnel du parc, la commission des forêts constituée par la communauté locale et des partenaires nationaux spécialistes des ESAPC.

Ouzbékistan

La méthodologie de suivi a été élaborée dans le cadre du Projet ESAPC. Des placettes pilotes de 37 m sur 83 m ont été délimitées dans les zones riches en ESAPC pour les quatre espèces cibles prioritaires : l'amandier sauvage dans la Réserve de la biosphère de Tchatkal, le pistachier sauvage à Pistalissai, le pommier et le noyer sauvages à Aksarsai. Trois placettes pilotes ont été délimitées en chacun de ces endroits et un suivi a été effectué. Les résultats ont ensuite été communiqués aux gestionnaires du Parc national d'Ougam-Tchatkal, où ces ESAPC sont présentes. Le suivi sera effectué tous les cinq ans, au printemps et en été. Initialement présentés en russe, les résultats du suivi, sont disponibles en ligne sur www.cwr.uz, et une traduction en anglais est à présent disponible.



Figure 13.1 Aperçu général de la placette pilote n°2 (noyer) – territoire en protection intégrale. Parc national d'Ougam-Tchatkal (Ouzbékistan).



Figure 13.2 Population de noyers sur la placette pilote n°2 – zone en protection intégrale. Parc national d'Ougam-Tchatkal (Ouzbékistan).

Sources d'informations complémentaires

Elzinga, A. L., Salzer, D. W. et Willoughby, J. W. (1998) *Measuring and Monitoring Plant Populations*, Bureau of Land Management, Denver, Colorado, États-Unis.

Elzinga, C. L., Salzer, D. W., Willoughby, J. W. et Gibbs, D. P. (2001) *Monitoring Plant and Animal Populations*, Blackwell Scientific Publications, Abingdon, Royaume-Uni.

Hill, D., Fasham, M., Tucker, G., Shewry, M. et Shaw, P. (éd.) (2005) *Handbook of Biodiversity Methods : Survey, Evaluation and Monitoring*, Cambridge University Press, Cambridge.

Iriondo, J. M., Maxted, N. et Dulloo, M. E. (éd) (2008) *Conserving Plant Diversity in Protected Areas*, CAB International, Wallingford, Royaume-Uni, Chapitre 3.

Stork, N. E. et Samways, M. J. (1995) « Section 7 : Inventorying and monitoring », in V. H. Heywood (éd.) *Global Biodiversity Assessment*, Cambridge University Press, Cambridge.

Sutherland, W. J. (2000) *The Conservation Handbook : Techniques in Research, Management and Policy*, Blackwell Science Ltd, Oxford, Royaume-Uni.

Tucker, G., Bubba, P., de Heer, M., Miles, L., Lawrence, A., Bajracharya, S. B., Nepal, R. C., Sherchan, R. et Chapagain, N. R. (2005) *Guidelines for Biodiversity Assessment and Monitoring for Protected Areas*, King Mahendra Trust for Nature Conservation (KMTNC), Katmandou, Népal.

Yoccoz, N. G., Hichols, J. D. et Boulinier, T. (2001) « Monitoring of biological diversity in space and time », *Trends in Ecology and Evolution*, vol 16, pp. 446–453.

Notes

1 <http://linkage.rockefeller.edu/soft/>

2 Tucker et al. (2005) signalent que ces processus sont difficiles à définir, mais surtout à évaluer et à suivre, de sorte qu'il n'est pas toujours possible de les utiliser pour surveiller l'état des habitats.

Bibliographie

Bonham, C. D. (1989) *Measurements for Terrestrial Vegetation*, John Wiley and sons, New York, New York, États-Unis

Collard, B. C. Y., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B. et Pang, E. C. K. (2005) « An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement : The basic concepts », *Euphytica*, vol 142, pp. 169–196, doi:10.1007/s10681-005-1681-5

Danielsen, F., Burgess, N. D., Balmford, A., Donald, P. F., Funder, M., Jones, J. P., Alviola, P., Balete, D. S., Blomley, T., Brashares, J., Child, B., Enghoff, M., Fjeldså, J., Holt, S., Hübertz, H., Jensen, A. E., Jensen, P. M., Massao, J., Mendoza, M. M., Ngaga, Y., Poulsen, M. K., Rueda, R., Sam, M., Skielboe, T., Stuart-Hill, G., Topp-Jørgensen, E. et Yonten, D. (2009) « Local participation in natural resource monitoring : A characterization of approaches », *Conservation Biology*, vol 23, pp. 31–42

- Dierschke, H. (1994) *Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden*, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Du, X. Y., Zhang, Q. L. et Luo, Z-R. (2009) « Comparison of four molecular markers for genetic analysis in *Diospyros* L. (Ebenaceae) », *Plant Systematics and Evolution*, vol 281, pp. 171–181
- Elzinga, A. L., Salzer, D. W. et Willoughby, J. W. (1998) *Measuring and Monitoring Plant Populations*, Bureau of Land Management, Denver, Colorado, États-Unis.
- Elzinga, C. L., Salzer, D. W., Willoughby, J. W. et Gibbs, D. P. (2001) *Monitoring Plant and Animal Populations*, Blackwell Scientific Publications, Abingdon, Royaume-Uni
- Ervin, J., Mulongoy, K. J., Lawrence, K., Game, E., Sheppard, D., Bridgewater, P., Bennett, G., Gidda, S. B. et Bos, P. (2010) *Making Protected Areas Relevant : A Guide to Integrating Protected Areas into Wider Landscapes, Seascapes and Sectoral Plans and Strategies*, Séries techniques de la CDB No. 44, Convention sur la diversité biologique, Montréal, Canada
- Given, D. R. (1994) *Principles and Practice of Plant Conservation*, Timber Press, Portland, Oregon, États-Unis
- Gottschalk, T. K., Huettmann, F. et Ehlers, M. (2005) « Thirty years of analysing and modelling avian habitat relationships using satellite imagery data : A review », *International Journal of Remote Sensing*, vol 26, pp. 2631–2656, doi:10.1080/01431160512331338041
- Hellawell, J. M. (1991) « Development of a rationale for monitoring », in Goldsmith, F. B. (éd.) *Monitoring for Conservation and Ecology*, pp. 1–14, Chapman and Hall, Londres, Royaume-Uni
- Iriondo, J. M., Maxted, N. et Dulloo, M. E. (éd.) (2008) *Conserving Plant Diversity in Protected Areas*, CAB International, Wallingford, Royaume-Uni
- Joshi, S., Ranjekar, P. et Gupta, V. (1999) « Molecular markers in plant genome analysis », *Current Science*, vol 77, pp. 230–240
- Kent, M. et Coker, P. (1995) *Vegetation Description and Analysis : A Practical Approach*, John Wiley and sons, New York, New York, États-Unis
- Kull, T., Sammul, M., Kull, K., Lanno, K., Tali, K., Gruber, B., Schmeller, D. et Henle, K. (2008) « Necessity and reality of monitoring threatened European vascular plants », *Biodiversity and Conservation*, vol 17, pp. 3383–3402
- Lepetz, V., Massot, M., Schmeller, D. et Clobert, J. (2009) « Biodiversity monitoring : Some proposals to adequately study species' responses to climate change », *Biodiversity and Conservation*, vol 18, pp. 3185–3203
- Marsh, D. M. et Trenham, P. C. (2008) « Tracking current trends in plant and animal population monitoring », *Conservation Biology*, vol 22, pp. 647–655
- Mueller-Dombois, D. et Ellenberg, H. (1974) *Aims and Methods of Vegetation Ecology*, Wiley, New York, New York, États-Unis
- Noon, B. R. (2003) « Conceptual issues in monitoring ecological resources », in D. E. Busch et J. C. Trexler (éd.) *Monitoring Ecosystems : Interdisciplinary Approaches for Evaluating Ecoregional Initiatives*, pp. 27–72, Island Press, Washington, District of Columbia

- Peace, C. P., Vithanage, V., Neal, J., Turnbull, C. G. N. et Carroll, B. J. (2004) « A comparison of molecular markers for genetic analysis of macadamia », *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, vol 79, pp. 965–970
- Schmeller, D. S. (2008) « European species and habitat monitoring : Where are we now? », *Biodiversity and Conservation*, vol 17, pp. 3321–3326
- Schröder, S., Begemann, F. et Harrer, S. (2007) « Agrobiodiversity monitoring – documentation at European level », *Journal für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit*, vol 1, pp. 29–32
- Stork, N. E. et Samways, M. J. (1995) « Section 7 : Inventorying and monitoring », in V. H. Heywood (éd.), *Global Biodiversity Assessment*, Cambridge University Press, Cambridge
- Sutherland, W. J. (2000) *The Conservation Handbook : Techniques in Research, Management and Policy*, Blackwell Science Ltd, Oxford, Royaume-Uni
- Sutherland, W. J. (2006) *Ecological Census Techniques – A Handbook*, 2^e édition, Cambridge University Press, Cambridge
- Tucker, G., Bubb, P., de Heer, M., Miles, L., Lawrence, A., Bajracharya, S. B., Nepal, R. C., Sherchan, R. et Chapagain, N.R. (2005) *Guidelines for Biodiversity Assessment and Monitoring for Protected Areas*, King Mahendra Trust for Nature Conservation (KMTNC), Katmandou, Népal
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E. et Steininger, M. (2003) « Remote sensing for biodiversity science and conservation », *Trends in Ecology and Evolution*, vol 18, no 6, pp. 306–314, doi:10.1016/S0169-5347(03)00070-3
- van der Maarel, E. (éd.) (2005) *Vegetation Ecology*, Blackwell Science Ltd, Oxford, Royaume-Uni
- Yoccoz, N. G., Hichols, J. D. et Boulinier, T. (2001) « Monitoring of biological diversity in space and time », *Trends in Ecology and Evolution*, vol 16, pp. 446–453