

CONFÉRENCE À L'ACADÉMIE VÉTÉRINAIRE DE FRANCE

Les enjeux de la biodiversité animale

The challenges of animal biodiversity

Par Bernard CHEVASSUS-au-LOUIS, Directeur de recherches à l'INRA,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle.
(conférence donnée lors de la séance solennelle du 16 décembre 2004)

RÉSUMÉ

L'introduction et le succès du terme « biodiversité » a concrétisé plusieurs évolutions récentes dans notre perception et notre compréhension de la diversité des êtres vivants. Nous évoquerons dans cette présentation trois aspects de ces évolutions, en nous concentrant plus particulièrement sur la biodiversité animale :

- l'ampleur insoupçonnée de la diversité spécifique. On évalue aujourd'hui, par des méthodes indirectes, le nombre d'espèces animales à plus de 10 millions, l'essentiel étant constitué d'invertébrés de très petite taille. Or, après trois siècles d'activités des zoologistes, seul 1,3 million d'espèces animales sont aujourd'hui recensées et environ 10 000 espèces nouvelles sont décrites chaque année. Cette « nouvelle frontière » oblige donc à repenser les stratégies d'exploration de la biodiversité. Outre cet effort d'inventaire, les systématiciens ont développé, avec la cladistique, des méthodes permettant une véritable classification phylogénétique du vivant, qui ont notamment bouleversé la classification des vertébrés.
- L'existence d'autres niveaux d'organisation que celui de la diversité des espèces, niveaux dont la connaissance apparaît nécessaire pour comprendre et mieux gérer la biodiversité. La diversité intraspécifique, dont l'analyse a été jusqu'à récemment trop limitée aux espèces domestiques, peut maintenant être décrite dans toutes les espèces par les marqueurs moléculaires et sera bientôt enrichie par les possibilités de séquençage de portions du génome. Au niveau supraspécifique, la diversité des biocénoses et des écosystèmes mérite un double effort, d'inventaire d'une part, en particulier sur les « points chauds » de la biodiversité, de compréhension d'autre part, l'importance de cette diversité vis-à-vis du fonctionnement des écosystèmes restant en grande partie à documenter.
- La perception d'une érosion forte de cette biodiversité sous l'action des différentes activités humaines. Nous présentons les différentes approches permettant de mesurer cette érosion et de la comparer aux taux d'extinction passés, estimés par les paléontologues. Les causes de cette érosion sont ensuite évoquées : surexploitation, destruction des habitats, introduction d'espèces. En prenant l'exemple de la pêche industrielle, nous insistons sur le fait que les impacts indirects et non intentionnels jouent sans doute un rôle plus important que les impacts directs, d'où l'échec des modes de gestion focalisés exclusivement sur les espèces exploitées. Enfin, nous analysons les conséquences possibles des changements climatiques annoncés pour le 21^e siècle. Nous montrons que notre connaissance des différents modes d'adaptation de la biodiversité est aujourd'hui très limitée, en particulier si la question à résoudre n'est pas « la biodiversité peut-elle s'adapter ? » mais « les adaptations qui vont se réaliser seront-elles ou non favorables à la vie humaine ? ».

Mots-clés : biodiversité, inventaire, complexité, niveaux d'organisation, érosion, et causes.

SUMMARY

The successful introduction of the term "biodiversity" is the expression of several recent changes in our perception and understanding of the diversity of living organisms. In this presentation we will evoke three aspects of these changes, with a focus on animal biodiversity.

- *The unexpected magnitude of the diversity of species. Today, the number of animal species is estimated by indirect methods to more than 10 millions, the very largest part being small size invertebrates. So, after three centuries of zoologist's active investment, only 1.3 million animal species are today listed and about 10 000 new species are described every year. This "new frontier" implies a rethinking of our inventory strategies of biodiversity. Besides this effort of inventory, the development of cladistics by systematians has permitted the setting up of true phylogenetic classification of species, leading for instance to radical changes in the classification of vertebrates.*
- *The existence, in addition to the diversity of species, of other levels of organization that seems to be necessary to investigate for a better understanding and management of biodiversity. The analysis of within species diversity was until recently mainly limited to domestic species but can be done now in all species by molecular markers and in a near future by the sequencing of portions of the genome. At the supraspecific level, diversity of biocenosis and ecosystems deserve a double effort, one for his inventory with a focus on the "hot spots" of biodiversity, the other for his understanding, the key role of biodiversity in the functioning of ecosystems being still to be explored.*
- *The perception of a severe erosion of this biodiversity, as a result of diverse human activities. We present the different approaches that can be used to measure this erosion and to compare it with past extinction rates, as estimated by paleontologists. The causes of this erosion are then presented: overexploitation, destruction of habitats and introduction of alien species. Taking the example of industrial fishing, we insist on the fact that indirect and non-intentional impacts can play a larger role than direct impacts. This could explain the failure of management strategies exclusively focused on exploited species. Then, we analyse the possible consequences of climate changes that are announced for the 21st century. We show that our knowledge of the diverse adaptation modes of biodiversity is still very limited, especially if the question to be answered is not "will biodiversity be able to adapt itself?" but "will the forthcoming adaptations be favourable or not to human life?"*

Key words: *biodiversity, inventory, complexity, levels of organization, erosion and causes.*

Le terme « biodiversité » a été introduit en 1986 par l'entomologiste américain Edward O. Wilson⁽¹⁾, en substitution de la notion de « diversité biologique » utilisée jusqu'alors. Le succès de ce néologisme (AUBERTIN, 2000) tient à notre avis au fait qu'il a symbolisé l'émergence de plusieurs nouveaux regards sur cette diversité du vivant, regards qui mettent en avant trois notions principales :

- son immensité, insoupçonnée jusqu'alors ;
- sa complexité, liée à ses différents niveaux d'organisation et à leurs interactions ;
- sa fragilité, avec la prise de conscience des impacts humains, souvent irréversibles sur des ressources que l'on croyait, parce que vivantes, inépuisables.

C'est autour de ces trois notions que nous allons organiser cet exposé.

• L'IMMENSITÉ : LA NOUVELLE FRONTIÈRE

Le recensement systématique des espèces animales commence pour l'essentiel au 18^e siècle. La date de 1758, publication par Linné de la dixième édition de *Systema Naturae*, est souvent considérée comme le point de départ des inventaires d'aujourd'hui, basé sur une taxinomie universellement acceptée. Linné y décrit 4 400 espèces animales, dont près

du tiers (1335) sont des vertébrés. Cependant, à l'aube du 19^e siècle, l'inventaire est encore restreint. La seule expédition de Nicolas Baudin vers l'Australie (1800 – 1804) rapporte plusieurs milliers d'espèces animales nouvelles, en particulier de nombreux invertébrés marins⁽²⁾ (LAISSUS, 2003). Les multiples explorations qui suivirent, liées en grande partie à l'expansion coloniale des grandes puissances européennes, ont conduit au chiffre actuel d'environ 1,3 millions d'espèces animales recensées, au sein desquels les vertébrés ne représentent plus que 4 %. La [figure 1](#) présente, dans le cas des mammifères et des oiseaux, ce qu'a été cette lente progression de l'inventaire de la biodiversité et le [tableau 1](#) donne l'état actuel de cet inventaire.

En dépit de ces efforts de générations de naturalistes, cet inventaire est aujourd'hui considéré comme extrêmement partiel et, en outre, biaisé par rapport à la réalité.

Un inventaire très partiel

Au milieu des années soixante-dix, l'opinion majoritaire chez les biologistes était que cet inventaire de la biodiversité animale était, pour l'essentiel, réalisé (BOUCHET, 2000). Cette opinion a sans doute conduit à considérer que la taxonomie et la systématique n'étaient plus des disciplines

(1) Selon Wilson, ce terme lui aurait en fait été suggéré par l'éditeur de son ouvrage (POSTEL-VINAY, 2000).

(2) Nous utiliserons ce terme « invertébrés » par commodité, même si cet ensemble n'est plus considéré comme un regroupement pertinent en termes phylogénétiques.

Groupes	Nombre d'espèces	Espèces nouvelles décrites par an	% par an
CHORDES	47 536		
dont :			
Mammifères	4 637	} 166	0,66
Oiseaux	9 040		
Reptiles	6 300	} 231	1,21
Amphibiens	4 975		
Poissons osseux	18 150		
Poissons cartilagineux	843		
Autres Chordés	3 591		
ARTHROPODES	1 107 625		
dont :			
Insectes	950 000	7222	0,76
Myriapodes	17 000		
Chelicerates	65 000		
Crustacés	75 000	699	0,93
ECHINODERMES	8 000		
MOLLUSQUES	50 000	363	0,73
NEMATODES	26 646	364	1,37
PLATHELMINTHES	34 160	316	0,92
ANNELIDES	11 500	173	1,50
CNIDAIRES	10 000		
AUTRES INVERTEBRES	27 060		
TOTAL	1 311 000	11 247	0,86

Tableau 1 : Estimation du nombre d'espèces animales pluricellulaires (hors protozoaires) connues à la fin du 20^e siècle et du taux annuel (moyenne 1979-1988) de description d'espèces nouvelles (d'après BOUCHET, 2000 ; HUGOT et al., 2001).

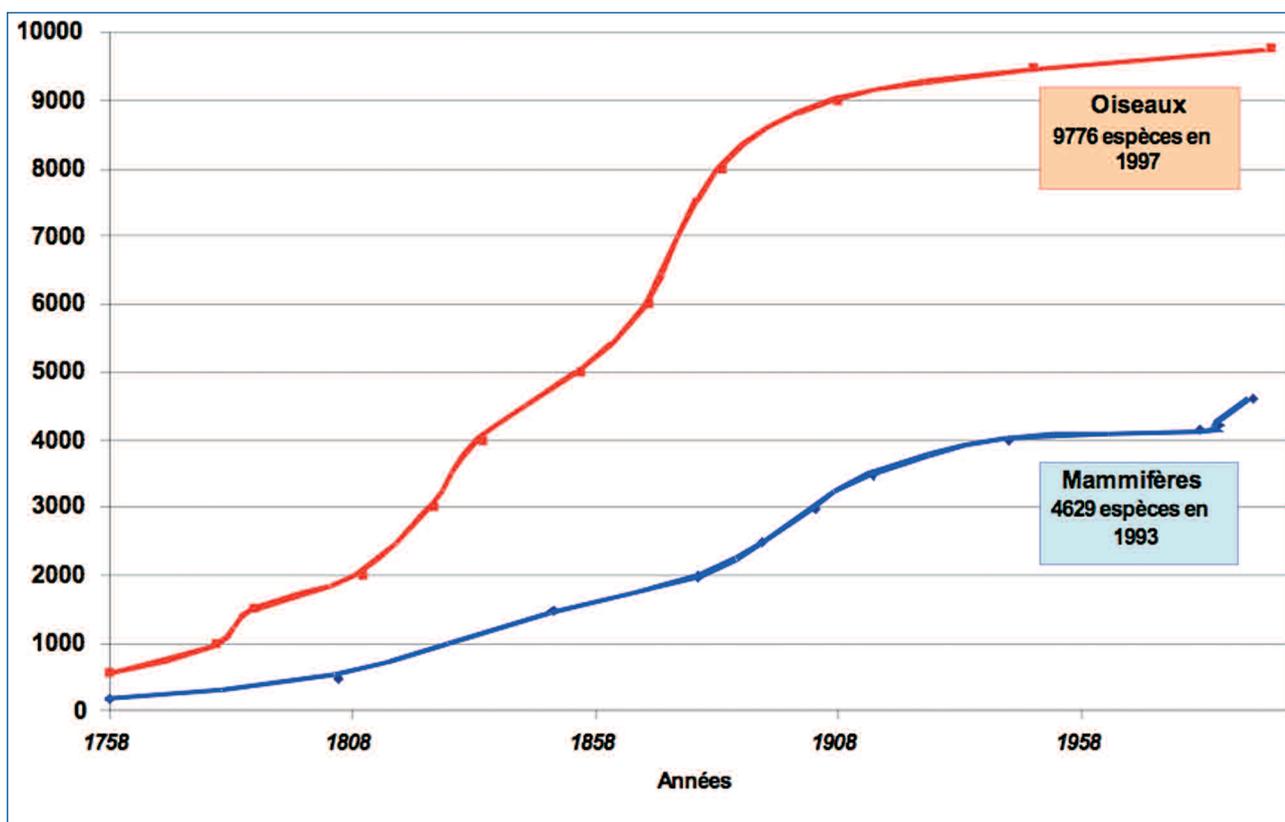


Figure 1 : Évolution du nombre d'espèces décrites et validées de mammifères et d'oiseaux depuis Linné (1758). D'après WILSON et REEDER (1993) pour les mammifères et PETERSON (1997) pour les oiseaux.

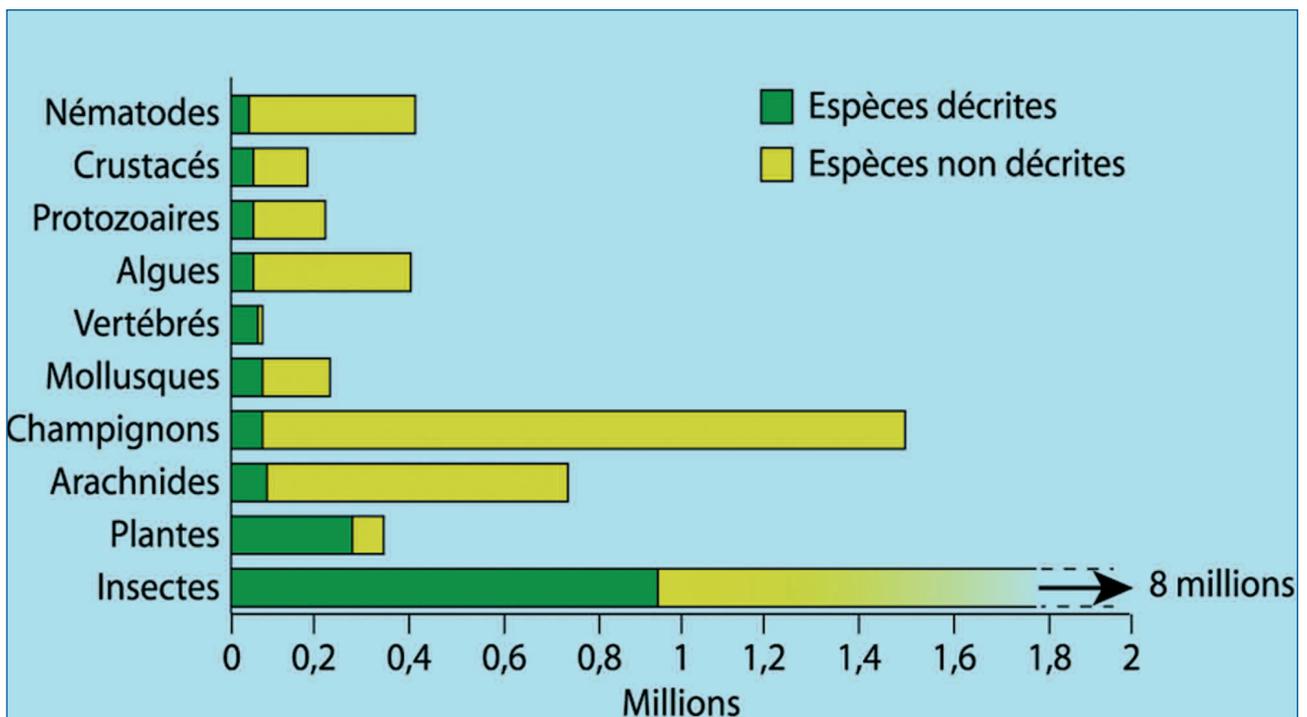


Figure 2 : Estimation du nombre d'espèces décrites et restant à découvrir dans les différents groupes, (d'après WCMC, 1992).

d'avenir et que les chercheurs encore actifs dans ce domaine suffiraient à achever ce recensement.

Le développement de nouveaux outils d'exploration, plus ou moins sophistiqués, est venu bouleverser cette vision. Parmi ces outils, on peut citer des méthodes d'inventaire exhaustif comme le « fogging » (projection d'insecticides sur l'ensemble du feuillage d'un arbre, permettant de récolter la quasi-totalité de la faune d'arthropodes) ou les outils de plongée profonde qui ont permis de découvrir les biocénoses des sources hydrothermales du plancher océanique.

De ce fait, si la découverte de nouveaux mammifères ou oiseaux est limitée à quelques espèces par an, les autres groupes, et en particulier les invertébrés, continuent à fournir une moisson annuelle de plus de 10 000 espèces nouvelles, soit un taux d'enrichissement de l'ordre de 0,9 % par an, variable selon les groupes (tableau 1). Les estimations du nombre d'espèces restant à décrire sont, pour la plupart des groupes d'invertébrés, de l'ordre de 5 à 10 fois supérieures à celle du nombre des espèces découvertes (figure 2). En extrapolant la relation empirique négative qui relie, pour des espèces visibles à l'œil nu, la taille des individus et le nombre d'espèces connues correspondant à cette taille, MAY (1988, 1992) estime ainsi à 10 à 50 millions le nombre d'espèces, dont l'essentiel serait constitué d'espèces de taille inférieure ou égale au millimètre. Le terme « nouvelle frontière » a donc été proposé pour rendre compte de ce constat d'une vision encore extrêmement partielle et biaisée de la biodiversité.

Sur ces bases, si l'on retient une estimation relativement prudente d'environ 6 à 8 millions d'espèces animales, on est conduit à considérer, au rythme actuel des inventaires, qu'il faudra encore plusieurs siècles pour s'approcher d'une vision exhaus-

sive de cette biodiversité. D'où un premier enjeu : comment définir et mettre en œuvre, sur des périodes suffisamment longues, des stratégies pertinentes d'inventaire ?

Le défi de la classification « naturelle »

De manière sans doute plus discrète mais tout aussi importante s'est produite, à la fin du 20^e siècle, une autre révolution conceptuelle : celle relative à la classification du vivant. En proposant de sélectionner, parmi tous les caractères permettant de juger de la ressemblance entre les espèces, ceux qui ont une véritable signification évolutive, Willy Hennig a introduit à la fin des années soixante, avec la cladistique, une méthode qui fait d'une proposition de classification une hypothèse « falsifiable » au sens popperien du terme. Cette approche a conduit notamment à démanteler certains groupes de vertébrés « classiques », comme les poissons ou les reptiles, constitués en fait de plusieurs lignées phylogénétiquement distinctes (on parle de groupe « paraphylétiques »). (LECOINTRE et LE GUYADER, 2001 ; LE GUYADER, 2003).

On pourrait considérer que cette ambition de développer des classifications rendant compte aussi précisément que possible de l'histoire évolutive des espèces n'est qu'un exercice purement académique et n'a guère d'incidences pratiques. C'est pourtant une vision opposée qu'il convient d'avoir de ces enjeux : repérer des espèces évolutivement proches, c'est par exemple préciser dans un complexe d'espèces d'insectes celles qui peuvent transmettre ou non un parasite donné ; c'est également permettre la recherche de molécules bioactives chez des espèces proches, lorsqu'une propriété a été identifiée chez une espèce difficilement exploitable ; c'est, aussi, gérer de manière plus durable des stratégies de lutte contre les insectes ravageurs, en définissant précisément l'aire d'extension des espèces.

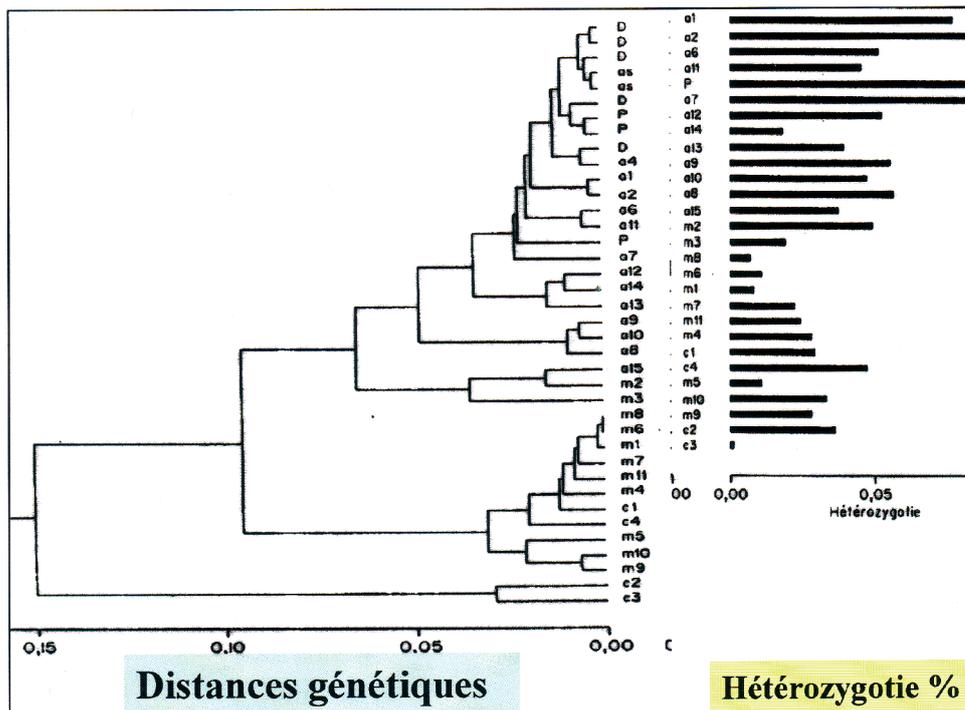


Figure 3 : Structuration génétique des populations françaises de truite commune. Le graphe de droite donne les distances génétiques entre les populations, celui de gauche la diversité génétique (hétérozygotie) au sein de chaque population. D = populations domestiques ; a = populations sauvages de rivières Manche-Atlantique ; m = populations sauvages de rivières méditerranéennes ; c = populations sauvages de Corse. D'après GUYOMARD, 1989.

• LA COMPLEXITÉ : LES MULTIPLES NIVEAUX D'ORGANISATION

À ce défi de l'inventaire des espèces est venu se surajouter une conviction de plus en plus forte des biologistes : la description de la diversité spécifique ne constituait qu'une des dimensions de la description et de la compréhension de la biodiversité et d'autres niveaux d'organisation devaient être pris en compte.

La diversité intraspécifique

Le premier est celui de la diversité intraspécifique. On parle souvent à ce niveau de diversité génétique mais il convient de considérer un concept plus large, celui de diversité phénotypique : en effet, les traits acquis par un individu au cours de son développement et de sa vie, qu'ils résultent d'influences génétiques ou environnementales, gouvernent de fait sa valeur sélective et donc les capacités de survie et d'adaptation de l'espèce. En outre, on sait maintenant que, chez les vertébrés supérieurs, des comportements acquis peuvent se transmettre « culturellement » de manière verticale (de la mère à l'enfant, par apprentissage) ou horizontale (par imitation par les congénères) et permettre une adaptation beaucoup plus rapide de la population que les mécanismes de sélection darwinienne.

Cette diversité intraspécifique a longtemps, à notre avis, été sous-estimée et ceci pour au moins deux raisons :

- la première est conceptuelle : dans la conception typologique et fixiste de l'espèce développée par Linné, l'important est de décrire les « types », supposés refléter l'œuvre du créateur. La célèbre maxime de Linné « *Deus*

creavit, Linnaeus disposuit » exprime explicitement ce point de vue. Les variations autour de ce type permettent éventuellement de définir la part d'aléa dans la réalisation de ce type (on parle souvent « d'erreur-standard » pour désigner ce qui est en fait un écart-type), mais ne recèlent pas d'informations pertinentes ;

- la seconde est pratique : à la différence des espèces domestiques pour lesquelles existent de nombreuses races ayant des caractères de coloration ou de morphologie très variés, les espèces sauvages apparaissent, à l'examen visuel, constituées d'individus très similaires. D'où l'idée qu'en l'absence d'intervention humaine, les « mutants » étaient rares dans les populations naturelles. Les ouvrages de biologie des populations des années soixante témoignent de ces débats (voir par exemple FORD, 1972) et les premiers généticiens des populations durent longtemps s'appuyer sur un nombre restreint de modèles présentant un polymorphisme visible (la drosophile, les escargots du genre *Cepea*).

Citons à nouveau Linné, qui résume ces deux notions dans *Systema Naturae* (1737) : « *Toutes les espèces tiennent leur origine de leur souche, en première instance, de la main même du Créateur Tout-Puissant, car l'Auteur de la Nature, en créant les espèces, imposa à ses créatures une loi éternelle de reproduction et de multiplication dans les limites de leur propre type. En fait, et dans bien des cas, il leur accorde le pouvoir de jouer avec leur aspect extérieur, mais jamais celui de passer d'une espèce dans l'autre ; d'où les deux sortes de différences existant entre les plantes : l'une étant la différence vraie, la diversité née de la main sage du Tout-Puissant, mais l'autre la variation*

de la coquille extérieure due au caprice de la Nature. Qu'un jardin soit ensemencé de mille graines différentes, que le jardinier mette un soin constant à y cultiver des formes anormales et, en quelques années, le jardin comprendra 6 000 variétés que le commun des botanistes nomme espèces. Et ainsi, je distingue les variétés du Créateur Tout-Puissant, qui sont les vraies, des variétés anormales du jardinier. Je considère les premières de la plus grande importance à cause de leur Auteur, je rejette les autres à cause de leurs auteurs. Les premières persistent et ont persisté depuis le début du monde, les autres, étant des monstruosités, ne peuvent revendiquer qu'une vie brève ».

Il a fallu attendre la fin des années soixante, avec l'introduction de méthodes simples d'étude du polymorphisme enzymatique par électrophorèse, puis les années quatre-vingt, avec l'accès direct à la variation de l'ADN nucléaire ou mitochondrial, pour constater que la variation intraspécifique était générale et concernait au moins autant les espèces sauvages que les espèces domestiques. La **figure 3** donne un exemple de telles études de populations domestiques et sauvages chez la truite commune.

Il apparaît donc désormais nécessaire de décrire et de prendre en compte l'organisation de cette diversité génétique intraspécifique. Trois niveaux principaux sont à distinguer :

- la variation entre les populations, cette notion de population étant plus ou moins aisée à établir. En effet, certaines espèces, comme les espèces aquatiques lacustres, sont réparties en groupes géographiquement disjoints ; d'autres, comme la plupart des oiseaux ou les poissons marins, présentent une répartition sans discontinuité biogéographique évidente. L'analyse génétique va donc révéler des situations variées, allant de populations très différenciées – et n'ayant donc que très peu d'échanges avec les populations voisines – à des ensembles globalement « panmictiques », c'est-à-dire dans lesquels la probabilité d'accouplement est la même entre tous les individus de l'espèce. Entre ces deux extrêmes, la notion de « métapopulation » désigne un ensemble de populations présentant une certaine différenciation – due à une reproduction préférentielle à l'intérieur de la population – mais ayant un taux d'échanges génétiques non négligeable entre les populations. Si l'on prend l'exemple du saumon atlantique, on distingue deux grandes métapopulations représentant respectivement les populations européennes et nord-américaines, au sein desquelles la variation entre les populations sera plus limitée (GUYOMARD, 1987) ;
- la variation entre les individus à l'intérieur de chaque population qui, comme le montre la **figure 3**, pourra varier d'une population à l'autre, en fonction de divers paramètres, en particulier l'importance et le degré d'isolement et l'effectif de la population ;
- la variation à l'intérieur de chaque individu, c'est-à-dire pour les espèces diploïdes ou polypléïdes, la diversité des allèles de chaque gène de l'individu. Cette diversité intra-

individuelle, ou taux d'hétérozygotie, est généralement mesurée en écart à celle prédite par un modèle simple supposant une reproduction panmictique au sein de la population et une neutralité (pas de sélection différentielle) des différents allèles⁽³⁾. L'observation d'un écart indiquera donc un système de reproduction non panmictique – avec par exemple une reproduction préférentielle entre individus apparentés – et/ou une sélection ayant favorisé la survie de certains génotypes.

Une telle description de l'organisation de la diversité intraspécifique sera nécessaire à la gestion rationnelle de l'espèce, qu'il s'agisse d'interventions directes (réintroduction d'individus, définition de prélèvements autorisés) ou indirectes (modification des habitats). Divers exemples plus ou moins médiatisés (origine des ours introduits dans les Pyrénées, repeuplement de la Loire en saumons...), ont montré la pénétration progressive de ces concepts chez les gestionnaires, mais aussi les besoins de recherches complémentaires pour mieux fonder les décisions de gestion. Pour ne prendre qu'un exemple, à partir de quel degré de différenciation génétique entre deux populations convient-il de déconseiller d'introduire des individus de l'une dans l'autre (cas des ours « slovénes » ou des saumons « canadiens ») ? La réponse est loin d'être consensuelle entre les experts.

Dans le cas des espèces domestiques, la prise de conscience de l'intérêt de préserver à long terme la diversité génétique a conduit également à des recherches actives pour définir des pratiques de sélection efficaces mais prenant mieux en compte cet objectif (MOUREAUX *et al.*, 2001 ; DE ROCHAMBEAU *et al.*, 2003 ; HUBY *et al.*, 2003). Cette intégration des objectifs d'amélioration génétique et de conservation de la biodiversité peut en effet se révéler plus durable que des stratégies « dissociées » visant à mettre en place des opérations spécifiques de conservation des ressources génétiques, ou au moins complémentaires de ces opérations.

S'y ajoute en outre, comme indiqué au début de cette partie, la question des traits acquis par des individus au cours de leur développement, qui pourront également influencer grandement sur leur capacité d'adaptation à un nouveau milieu et d'intégration à une nouvelle population. Indiquons enfin que, même chez les espèces ne faisant pas l'objet d'intervention humaines intentionnelles, le suivi temporel de la diversité intraspécifique peut se révéler un outil précieux pour suivre des évolutions que la simple analyse démographique ne détecte pas (par exemple, une réduction du nombre de reproducteurs « efficaces », c'est-à-dire contribuant effectivement à la génération suivante). Cette approche est d'autant plus précieuse lorsque les données démographiques ne sont pas disponibles. On a pu ainsi montrer, par l'étude du polymorphisme de l'ADN extrait des os, (PENNISI, 2004) que les populations de bison américain avaient subi une réduction forte de leurs effectifs il y a plus de 20 000 ans, bien avant la période d'exploitation intensive du 19^e siècle, cette réduction résultant sans doute des changements climatiques.

(3) Dans ce cas, si p_1, p_2, \dots, p_n sont les fréquences des différents allèles dans les populations ($\sum p_i = 1$), le taux H d'individus hétérozygotes devra être $H = 1 - \sum p_i^2$.

La diversité supra-spécifique

C'est un lieu commun de constater que toutes les espèces ne sont pas présentes partout. Elles forment donc localement des associations originales, les biocénoses, contribuant, en interaction avec les caractéristiques du milieu physique, à des écosystèmes ayant des propriétés spécifiques. Par propriétés spécifiques, on entendra la manière dont se déroulent de grands cycles biogéochimiques (eau, carbone, azote...), mais aussi des propriétés fonctionnelles comme la productivité, la résistance (capacité de rester stable vis-à-vis d'une perturbation) ou la résilience (capacité de revenir à l'état actuel après une perturbation...).

Cette diversité écosystémique est répartie de manière extrêmement inégale sur la planète, avec une concentration d'écosystèmes riches en biodiversité dans un nombre restreint de lieux, les fameux « points chauds », pour la plupart en zone intertropicale (HEYWOOD, 2000).

Du fait de notre connaissance limitée des espèces évoquées dans la première partie, on peut s'interroger sur la véritable nature de ces « points chauds » : une connaissance plus exhaustive ne révélerait-elle pas d'autres points chauds ou, au contraire, une distribution plus homogène de la biodiversité ?

Plusieurs arguments militent cependant en faveur de la réalité de ce phénomène. Tout d'abord, il apparaît que, pour des groupes relativement bien connus (plantes, vertébrés), on observe de bonnes corrélations positives entre leur richesse spécifique dans différents milieux (SCHULTZE *et al.*, 2004). Une forte biodiversité d'un groupe serait donc prédictive d'une biodiversité plus générale. Au-delà de ces relations statistiques, l'analyse écologique montre souvent que « la biodiversité appelle la biodiversité », autrement dit que la richesse en espèces d'un groupe donné induit une richesse corrélative d'un groupe ayant des interactions écologiques avec lui. On peut citer l'exemple du mont Nimba (Guinée) : la grande richesse en figuiers (31 espèces recensées) s'accompagne d'une grande diversité d'insectes inféodés au fruit du figuier pour leur reproduction (113 espèces recensées), alors qu'il n'y a que quelques espèces dans ces deux groupes sur le pourtour méditerranéen (LAMOTTE et ROY, 2003). De même, la grande richesse spécifique des poissons de Nouvelle Calédonie va de pair avec une très grande diversité des parasites branchiaux des espèces (J.L. JUSTINE, com. pers.).

Le second argument est que ces zones ont souvent une histoire qui explique la richesse et l'originalité de leur biodiversité. On peut citer le pourtour méditerranéen, qui a servi de refuge à de nombreuses espèces animales et végétales lors des dernières glaciations et qui a conservé une biodiversité beaucoup plus riche que les zones plus nordiques de l'Europe, recolonisées plus récemment à partir de ces refuges. On peut citer également les grandes îles isolées du continent, comme Madagascar ou la Nouvelle Calédonie, qui ont permis le développement d'une biodiversité originale, détectable dans des groupes aussi divers

que les primates, les poissons, les mollusques ou les végétaux (nous renvoyons le lecteur aux nombreuses monographies publiées par le Muséum dans ce domaine)⁽⁴⁾.

Si elle est réelle, cette diversité des écosystèmes mérite-t-elle pour autant protection ? Cette question peut apparaître surprenante, voire choquante pour les défenseurs de la biodiversité. Elle mérite cependant d'être examinée, ne serait-ce que parce qu'elle est, de fait, posée à chaque fois que des activités humaines conduisent à modifier, voire à faire disparaître des écosystèmes. Nous n'évoquerons ici que deux aspects de ce débat.

Le premier est celui du caractère irréversible de la perte d'un écosystème. On pourrait en effet considérer que, dès lors que les espèces de la biocénose sont présentes dans une vaste zone biogéographique, il serait, au moins théoriquement, possible de reconstituer un écosystème en regroupant des individus des différentes espèces constitutives, prélevés en un autre lieu. On peut faire l'analogie avec la diversité des couleurs, infinie mais pouvant toujours être obtenue à partir de trois couleurs fondamentales. Outre son caractère peu réaliste (il faudrait connaître de manière exhaustive la composition de la biocénose), cette hypothèse néglige le fait que, dans un écosystème, les individus d'une espèce donnée peuvent avoir évolué sous la pression du milieu ou des autres espèces de la biocénose et peuvent présenter de ce fait des caractéristiques originales, propres à cet écosystème.

Cette co-adaptation des espèces oblige donc à considérer un écosystème comme une entité « émergente », dont les propriétés ne peuvent être déduites de celles des espèces qui le composent. Ce phénomène est particulièrement net dans le cas des agents pathogènes et de leurs hôtes : transférée dans un autre écosystème, une même espèce animale ou végétale peut se révéler sensible à un agent pathogène qu'elle tolérerait dans son écosystème d'origine. Inversement, la virulence d'une pathologie vis-à-vis d'un même hôte peut se révéler plus forte lorsqu'il est transféré dans un autre écosystème (voir GUEGAN et RENAUD, 2004). Cette dimension « émergente » des propriétés d'un écosystème constitue donc un argument fort en faveur de leur préservation.

Le second aspect du débat est relatif au caractère « indispensable » de toutes les espèces présentes au sein d'un écosystème. Autrement dit, existe-t-il dans un écosystème une hiérarchie des espèces, certaines apparaissant nécessaires et d'autres « facultatives ». Cette interrogation est alimentée, en particulier, par les études des distributions d'abondance des espèces au sein d'un écosystème, qui soulignent souvent le grand nombre d'espèces « rares », c'est-à-dire représentées par un petit nombre d'individus. Cette surabondance est estimée par l'écart à des distributions simples de type normale ou lognormale (figure 4) et donne lieu à deux types d'interprétation :

- la première considère qu'il existe deux catégories d'espèces, les unes abondantes et résidentes, constitutives de l'écosystème, et les autres, rares et « facultatives », c'est-à-dire pouvant disparaître sans affecter

(4) Voir le site www.mnhn.fr/publication/memoire/memoire.html

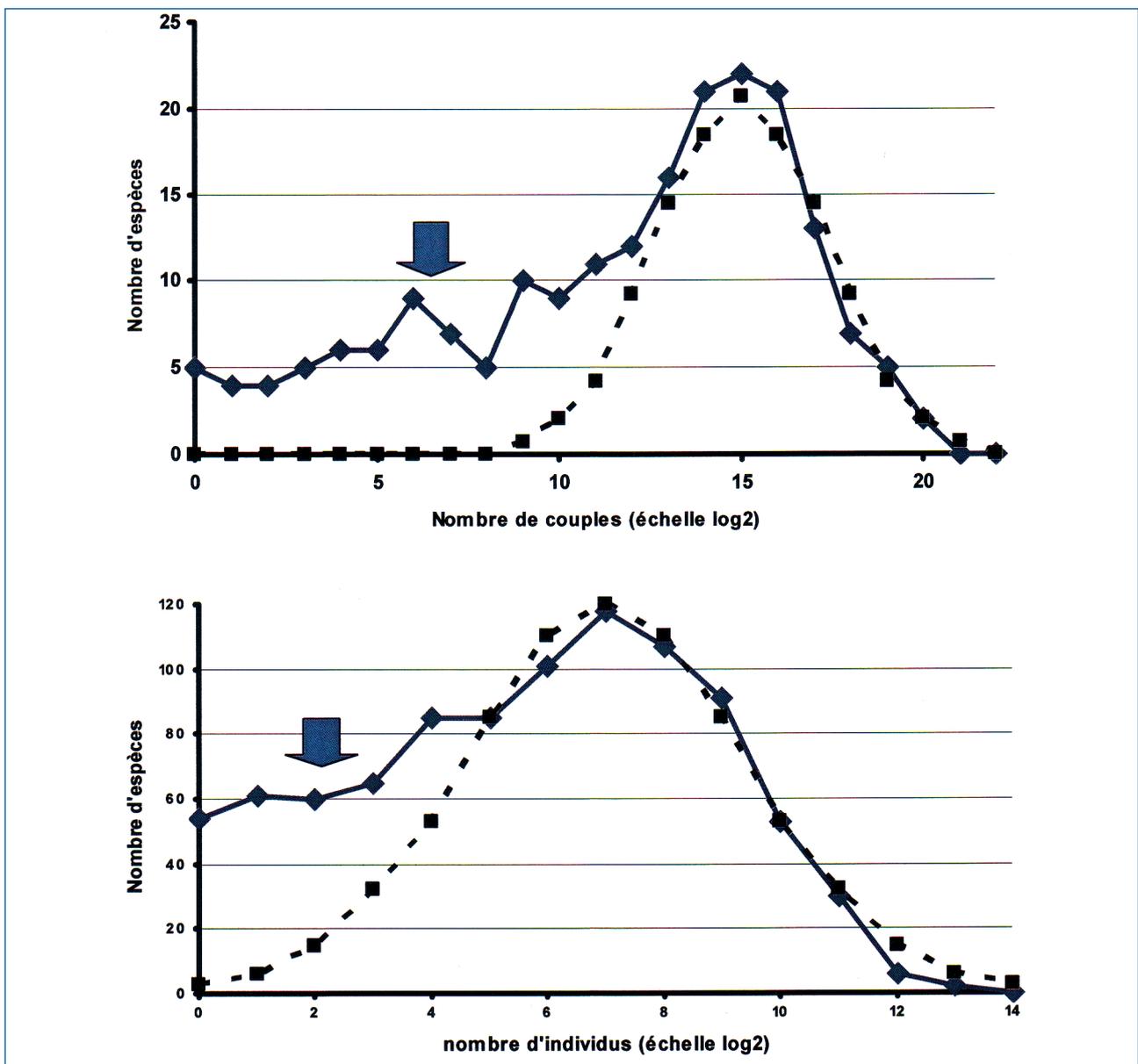


Figure 4 : Distribution observée d'abondance (en gras) des oiseaux nicheurs britanniques (en haut) et des arbres forestiers en Malaisie (en bas) comparativement à une courbe théorique log-normale (en pointillé). D'après HUBBELL (2001). Les flèches indiquent la « surabondance » des espèces rares.

ter le fonctionnement de l'écosystème (MAGURRAN et HENDERSON, 2003) ;

- la seconde cherche à expliquer ces distributions par une théorie globale, valable pour toutes les espèces, basée sur une généralisation de la théorie insulaire de McARTHUR et WILSON (HUBBELL, 2001). Cependant, même si elle ne distingue pas deux catégories d'espèces, cette théorie demeure « neutraliste » et considère les espèces comme des entités indépendantes dont la présence ou l'absence sera régie par des paramètres propres à chacune et non influencés par les autres espèces de la biocénose. Elle ne recourt pas aux hypothèses du caractère nécessaire de la présence des espèces dans l'écosystème et de leur interdépendance éventuelle, qui demeurent des questions ouvertes.

Pour comprendre la portée de cette interrogation, il faut rappeler que l'intérêt d'une biodiversité élevée – à ses différents niveaux d'organisation – ne peut être considéré comme une évidence et constitue au contraire une problématique ancienne mais encore très active des recherches en écologie, tant sur le plan théorique qu'expérimental (BLANDIN *et al.*, 1976 ; STUART CHAPIN III, 1997 ; LOREAU et BEHERA, 1999 ; LOREAU, 2000 ; NAEEM, 2000 ; LOREAU *et al.*, 2001 ; PONSARD *et al.*, 2003 ; ABADIE et LATELTIN, 2004 ; LOEUILLE et LOREAU, 2004).

On peut résumer les principaux éléments de ce débat autour des points suivants :

- au-delà de l'inventaire systématique des espèces, l'écologie fonctionnelle propose de regrouper les espèces en « groupes fonctionnels », ensemble d'espèces qui jouent

un rôle similaire dans les processus écologiques, en particulier dans les réseaux trophiques (détritivores, herbivores, prédateurs...). Ces groupes fonctionnels peuvent comprendre des espèces appartenant à des groupes très divers sur le plan systématique, d'où l'intérêt déjà souligné de bien connaître la biologie des organismes pour opérer ces regroupements. Or, au sein d'un groupe fonctionnel, il pourrait exister des phénomènes de redondance, autrement dit l'augmentation du nombre d'espèces, au delà d'un seuil minimum, ne jouerait plus de rôle dans les performances de l'écosystème ;

- La manière dont les espèces sont reliées entre elles par rapport à une fonction donnée, c'est-à-dire la géométrie du réseau, joue un rôle sans doute plus important que le nombre d'espèces qu'il englobe. MAY (1972) montre par exemple que si la distribution des connexions est aléatoire, l'augmentation du nombre de connexions entre espèces peut conduire à une transition vers un état instable en cas de perturbations. Par contre, lorsque seules certaines espèces sont fortement connectées à un grand nombre d'autres espèces (espèces « clé de voûte »), cette géométrie favoriserait la résistance de ce réseau aux perturbations (PONSARD *et al.*, 2003) ;

Pour conclure ce développement sur les différents niveaux d'organisation de la biodiversité, nous soulignerons une question transversale qui conditionne, à notre avis, l'élaboration d'une vision globale et intégrée de la biodiversité : c'est celle des interdépendances, des rétroactions positives ou négatives entre ces différents niveaux d'organisation. Par exemple, une variation de la diversité spécifique induit-elle une variation de la diversité génétique au sein des espèces et, dans ce cas, ces deux variations se compensent-elles ou, au contraire, se cumulent-elles ? De même, nous venons de nous interroger sur le lien éventuel entre la diversité spécifique et les propriétés fonctionnelles d'un écosystème.

Apporter des réponses à de telles questions, réponses qui pourraient d'ailleurs ne pas être univoques, constitue un enjeu majeur pour la recherche. Ces réponses devront être élaborées dans un cadre pluridisciplinaire, impliquant généticiens et biologistes des populations, démographes, systématiciens, écologistes... et permettront de mieux fonder des stratégies de préservation de la biodiversité. Indiquons enfin que ces réponses, quelles qu'elles soient, ne sauraient dicter les décisions. Le fait de protéger ou non une espèce peut faire intervenir bien d'autres considérations légitimes que l'analyse de son rôle écologique : éthiques, politiques, socioéconomiques (CHEVASSUS *et al.*, 2004) mais il importe dans ce cas que ces considérations soient explicitées, si l'on veut éviter une instrumentalisation de l'écologie scientifique.

• LA FRAGILITÉ : LA « CRISE DE LA BIODIVERSITÉ »

Le contexte de l'étude de la biodiversité a profondément changé depuis le début du 18^e siècle. Il s'agissait alors d'étudier une situation supposée stable, de visiter l'œuvre du Créateur, et d'en récolter les bienfaits. Ainsi, lorsque Louis XIV envoya en 1700 le botaniste Joseph Pitton de

Tournefort en expédition au Levant, ce dernier ne manque pas de gravir le mont Ararat, à la recherche d'éventuels restes de l'Arche de Noé (LAISSUS, 2003).

La découverte des faunes disparues, puis les hypothèses transformistes du 19^e siècle n'ont finalement que peu modifié ce point de vue, dès lors que les espèces apparaissaient, à l'échelle humaine, des entités stables. La fameuse étude, par Cuvier, des momies d'ibis des tombes de Thèbes, en tous points semblables aux ibis actuels, même si elle ne constitue pas, comme le souhaitait Cuvier, un argument contre le transformisme, illustre cette vision (LAISSUS, 2003). En outre, le fait d'attribuer la disparition des faunes passées à des événements cataclysmiques (déluges, météorites géantes,...) pouvait conforter l'idée qu'entre ces événements rarissimes, les écosystèmes étaient des états d'équilibre stable au sens dynamique du terme, c'est-à-dire pouvant revenir à cet état d'équilibre après des perturbations éventuelles.

Le fait que la biodiversité pouvait évoluer à l'échelle humaine, que des espèces disparaissaient à une vitesse très supérieure à celle présidant à l'évolution « naturelle », est donc pour l'essentiel un constat de la seconde moitié du 20^e siècle, symbolisé par les deux ouvrages quasi-simultanés de Rachel CARLSON (1962) et de Jean DORST (1965).

Nous évoquerons donc successivement les données disponibles sur cette vitesse actuelle d'extinction des espèces et d'érosion de la biodiversité, les principales causes de cette érosion et, enfin, les conséquences possibles des changements climatiques prévus dans le siècle qui commence.

Les extinctions passées et actuelles

On attribue à Buffon la première reconnaissance d'une espèce disparue, lorsqu'il écrivit, en 1778 dans *Les époques de la Nature*, à propos des ossements de mammoths : « *Je dois donc pouvoir prononcer avec fondement que cette très grande espèce animale est perdue* ». Ce qui était à l'époque une révolution conceptuelle est aujourd'hui une évidence : la quasi-totalité des espèces ayant peuplé notre planète a aujourd'hui disparu et les espèces considérées comme des « fossiles vivants » – le nautilite, la lingule, la limule ou le coelacanth – ne peuvent être considérées sans réserves, malgré leur ressemblance morphologique, comme appartenant effectivement à la même espèce que leurs homologues fossiles de l'ère primaire.

Cette disparition des espèces n'est cependant pas régulière. Elle est en effet marquée par des « crises d'extinction », que l'on cherche à relier à des événements géologiques ou astronomiques majeurs (JANVIER, 2000 ; COURTILLOT, 2000). Cinq crises principales ont été aujourd'hui recensées au cours des 500 derniers millions d'années, dont la dernière, la plus médiatisée mais peut-être pas la plus forte, est celle de la fin de l'ère secondaire, avec en particulier la fin des dinosaures (figure 5).

Outre cette fluctuation temporelle, il semble exister une variation de la « durée de vie » des espèces, que certains

GROUPE	Durée de vie (millions d'années)
INVERTÉBRÉS	
Coraux	25
Bivalves	23
Gastéropodes	10
Insectes	2 à 3
Foraminifères	20-21
Echinodermes	6 à 7
VERTÉBRÉS	
Oiseaux	2,5-3
Poissons d'eau douce	3
Mammifères	1 à 1,7

Tableau 2 : Quelques estimations de la « durée de vie » d'espèces au cours des temps géologiques. D'après les synthèses de STANLEY, 1979 ; MAY et al., 1995 ; McKINNEY, 1997.

auteurs cherchent à relier à des traits de vie particulier de ces espèces (McKINNEY, 1997) : les espèces de grande taille, prédatrices ou symbiotiques, seraient ainsi plus vulnérables que des espèces de bas niveau trophique ou de petite taille. Le **tableau 2** donne quelques estimations de durée de vie moyenne de espèces au cours des temps géologiques, sachant que ces estimations sont entachées d'une très forte incertitude, liée notamment à l'imprécision de la notion d'espèce pour des groupes fossiles et à la sur-représentation des taxons ayant eu une longue durée de vie (JANVIER, 2000 ; REGAN *et al.*, 2001 ; FOOTE, 2001). Ainsi, en réinterprétant les données de RAUP (1991) sur les invertébrés marins fossiles du primaire, HUBBELL (2001) estime que 18 % seulement des genres ont été observés et que leur durée de vie moyenne n'est pas de 4 millions d'années – valeur calculée pour les seuls genres observés – mais d'environ 220 000 ans. Ces travaux permettent cependant d'avancer un ordre de grandeur de quelques millions d'années (on cite souvent le chiffre de 5) pour les espèces animales, avec des valeurs plus fortes pour les invertébrés que pour les vertébrés et les plantes.

L'estimation actuelle du taux de disparition des espèces est plus aisée à obtenir, même si elle ne concerne qu'un petit nombre de groupes. L'homme a en effet pu observer des disparitions d'espèces, souvent concomitantes de sa colonisation des milieux, comme la disparition des oiseaux non volants des îles du Pacifique (TYRBERG, 2000) et de l'Océan Indien, dont le Dodo de l'Île Maurice, disparu au milieu du 18^e siècle⁽⁵⁾, constitue l'exemple emblématique. Si elle a commencé il y a plusieurs siècles, cette disparition des espèces est difficile à chiffrer précisément avant le 20^e siècle, du fait du caractère lacunaire des informations antérieures. Par contre, on dispose d'informations précises pour le 20^e siècle, en particulier pour les plantes et les vertébrés. Le **tableau 3** donne la répartition des quelques 500 espèces dont la disparition a été enregistrée et compare ces nombres à ceux attendus pour une durée de vie « naturelle » des espèces de 1 à 10 millions d'années. Il apparaît que l'érosion actuelle, de l'ordre de 0,1 à 1 % par siècle, est plusieurs dizaines, voire centaines de fois supérieure à l'érosion « naturelle » des périodes géologiques.

Cette disparition des espèces n'est que le signe le plus visible des menaces pesant actuellement sur la biodiversité. Pour préciser l'analyse, l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature, devenue Union Mondiale pour la Nature) a proposé plusieurs catégories, allant de « non menacée » à « critique »⁽⁶⁾. La **figure 6** présente les données pour les vertébrés. Elle montre que l'ensemble des espèces considérées comme « menacées » ou « critiques » est très supérieur à celui des espèces aujourd'hui éteintes, en particulier pour les amphibiens. En outre, pour des groupes comme les oiseaux, suivis depuis 1988, la situation semble se dégrader, le nombre d'espèces dans les catégories « menacées » à divers titres étant en augmentation. Cette évolution est globalement estimée au niveau mondial par le « Red List Indice », qui a diminué de 16 % de 1988 à 2004 (BUTCHART *et al.*, 2004).

Une autre approche, basée sur les indicateurs d'abondance, a été développée sur les oiseaux nicheurs européens, en Grande Bretagne depuis 1970⁽⁷⁾, puis en France en 1988

GROUPE	Nombre d'espèces	Extinctions observées	Extinctions attendues	R
Mammifères	4 500	50	0,04 à 0,4	125-1250
Oiseaux	9 500	40	0,09 à 0,9	44-444
Reptiles	6 300	8	0,06 à 0,6	13-133
Amphibiens	4 200	5	0,04 à 0,4	12-125
Poissons	24 000	150	0,24 à 2,4	62-625
TOTAL VERTÉBRÉS	48 500	260	0,48 à 4,8	54-540
PLANTES	270 000	270	2,7 à 27	10-100

Tableau 3 : Comparaison des taux d'extinction observés chez les vertébrés et chez les plantes au 20^e siècle et des taux « naturels » attendus, dans l'hypothèse d'une durée de vie des espèces de 1 à 10 millions d'années (voir tableau 2). D'après TEYSSEDE, 2004. R mesure le rapport entre les taux observés et attendus.

(5) Le dernier exemplaire serait mort sur un navire français entre 1735 et 1746. D'autres sources indiquent une disparition de l'île vers 1690.

(6) voir le site www.redlist.org

(7) voir le site de la Royal Society for the Protection of Birds : www.rspb.org.uk

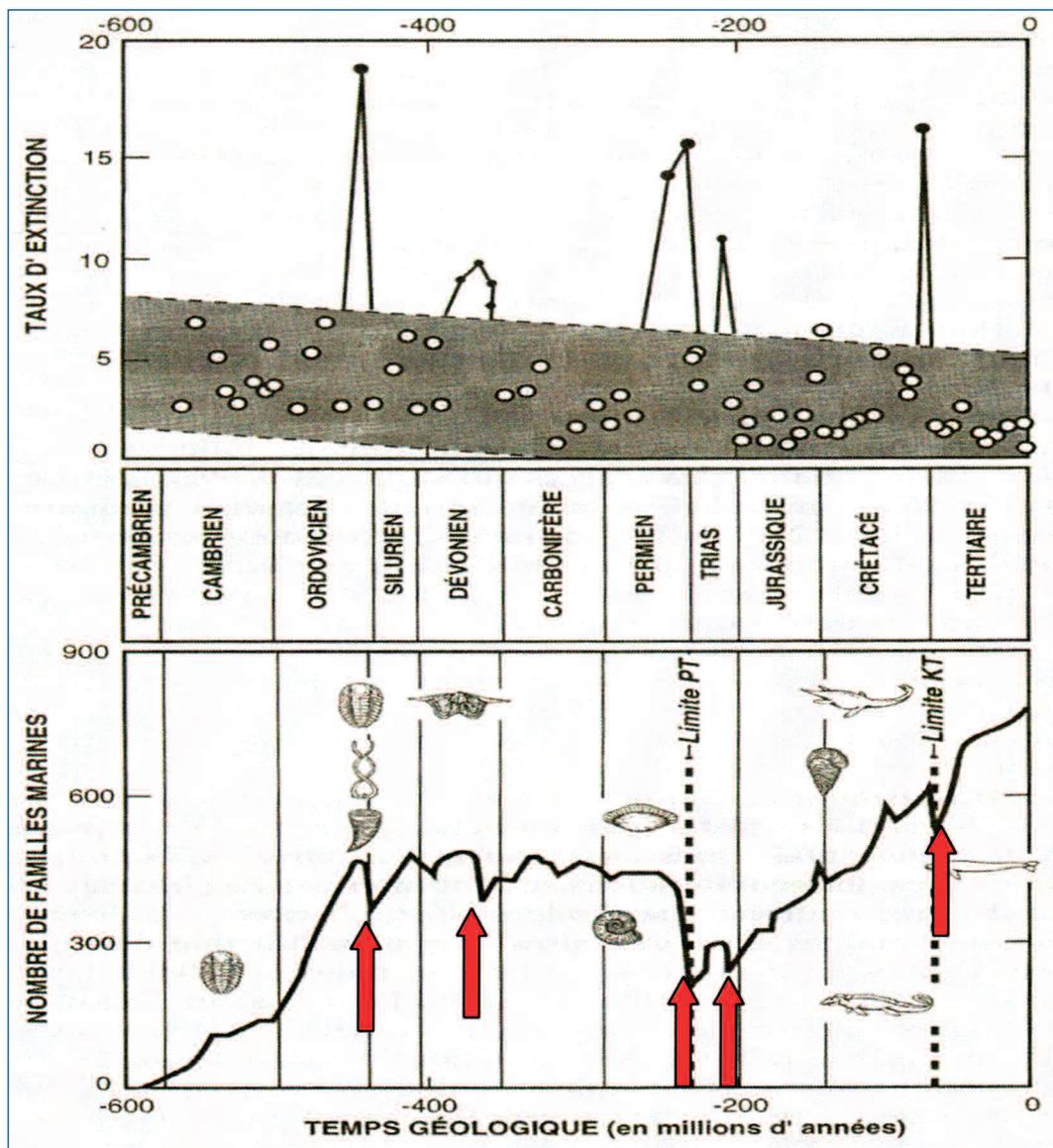


Figure 5 : Évolution de la biodiversité depuis le précambrien. Les grandes crises d'extinction sont indiquées par une flèche. Le graphe supérieur donne les estimations des taux d'extinction. D'après COURTILLOT (2000) avec son aimable autorisation.

(encart 2, dans TEYSSÉDRE, 2004). Elle montre, sur une centaine d'espèces, la raréfaction des populations dans la plupart des milieux, en particulier les milieux agricoles : les 20 espèces britanniques inféodées à ces milieux ont vu, en trente ans, leurs effectifs baisser de 40 %. En France, la baisse est de 25 % depuis 1985.

Une approche similaire est celle du « Living Planet Index », développé conjointement par l'UNEP (Programme des Nations Unies pour l'Environnement) et le WWF (World Wildlife Fund). Cet index, basé sur l'abondance numérique estimée de 3000 populations représentant 1100 espèces de vertébrés, est calculé depuis 1970. Il aurait depuis cette date baissé de 30 % pour les espèces terrestres et marines et de 50 % pour les espèces d'eau douce⁽⁸⁾.

Enfin, des approches indirectes sur lesquelles nous reviendrons, basées sur la réduction des habitats, fournissent

dans certains milieux comme les forêts tropicales des taux d'extinction considérablement plus élevés que les estimations directes, de l'ordre de 0,1 à 0,3 % par an (OLIVIERI et VITALIS, 2001), c'est-à-dire 1 000 à 10 000 fois supérieurs aux taux d'extinction naturelle.

Soulignons, pour clore ce développement, que l'essentiel des données porte sur la diversité des espèces. Les autres niveaux d'organisation évoqués dans la seconde partie, en particulier la diversité des populations et des individus au sein des espèces, ne fait l'objet que d'études ponctuelles, nombreuses, mais difficiles à relier dans la durée.

Quant à l'évolution de la diversité écosystémique, elle n'est observée qu'indirectement, à travers le suivi de l'extension de certains habitats, comme les zones humides ou les forêts. Un préalable à une étude des évolutions à l'échelle mondiale est sans doute la définition d'une typologie des écosystèmes, à

(8) voir le site www.worldwildlife.org/about/lpr2004.pdf

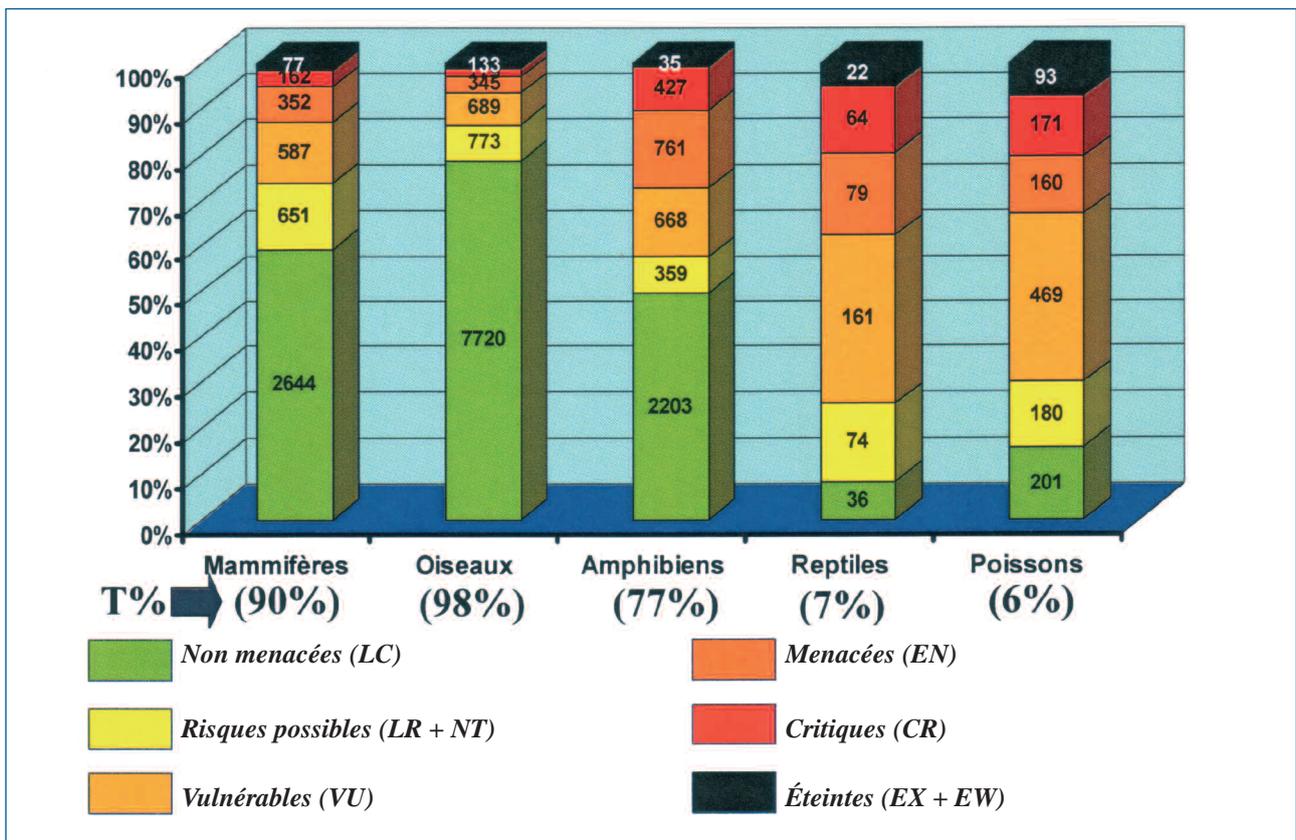


Figure 6 : Statut des espèces de vertébrés selon l’UICN (d’après www.redlist.org). T% est la proportion d’espèces étudiées par l’UICN par rapport au nombre total d’espèces du groupe. Les lettres entre parenthèses correspondent à la codification UICN du statut des espèces.

l’image de la base CORINE de l’Union Européenne⁽⁹⁾ qui propose une classification basée sur les espèces végétales représentatives des différents habitats. Ces habitats sont décrits de manière détaillée dans les « Cahiers d’habitats », élaborés par le Muséum national d’Histoire naturelle⁽¹⁰⁾.

Les causes de l’érosion de la biodiversité

L’importance de l’érosion actuelle de la biodiversité conduit à l’évidence à incriminer les activités humaines, au sens large, dans cette évolution.

Le premier type d’activités que l’on peut légitimement interroger est l’exploitation directe de certaines espèces, en particulier des mammifères et des oiseaux, dont les caractéristiques biologiques (longue durée de vie, faible fécondité) limitent le surplus exploitable durablement. Les exemples des baleines, des éléphants, des bisons d’Amérique du Nord, des grands oiseaux non volants (Dodo de l’Île Maurice, *Genyornis* australien, *Dinornis* de Nouvelle Zélande, *Silviornis* de Nouvelle Calédonie) attestent de la capacité de l’homme de réduire considérablement, voire de faire disparaître certaines espèces.

Plus récemment cette question de la surexploitation s’est étendue aux autres vertébrés, en particulier aux poissons, alors que leur forte fécondité constituait *a priori* une caractéristique autorisant des taux de prélèvement élevés.

Les pêches mondiales ont en effet progressé de manière considérable depuis les années cinquante jusqu’aux années quatre-vingt : selon les statistiques de la FAO⁽¹¹⁾, elles sont passées de moins de 20 millions de tonnes dans les années cinquante à plus de 90 millions de tonnes dans les années quatre-vingt dix.

Au cours des dix dernières années, la progression s’est poursuivie à un rythme plus lent, mais il est apparu que l’essentiel de cette croissance était dû à une augmentation des captures chinoises, que certains biologistes ont été appelés à dénoncer comme peu vraisemblable (WATSON et PAULY, 2001). Ainsi corrigées, les statistiques montrent (figure 7) un lent déclin depuis le milieu des années quatre-vingt et l’on estime aujourd’hui que plus des trois quarts des stocks de poissons pêchés sont pleinement exploités ou surexploités (CURY et MORAND, 2004). En outre, JACKSON *et al.*, (2001) insistent sur le fait que ces données quantitatives ont longtemps masqué des évolutions qualitatives préoccupantes, comme la réduction de la taille des individus, la modification progressive de la composition spécifique des communautés et une dérive des écosystèmes vers une majorité d’espèces à bas niveaux trophiques. PAULY (1995) estime que cette faible perception de la dérive des écosystèmes est liée au fait que les biologistes des pêches ont souvent pris comme seule référence – considérée comme un état initial satisfaisant – la situation observée au début de leur carrière.

(9) voir le site www.natura2000.espaces-naturels.fr

(10) disponibles sur <http://natura2000.environnement.gouv.fr/habitats/cahiers.html>

(11) voir www.fao.org

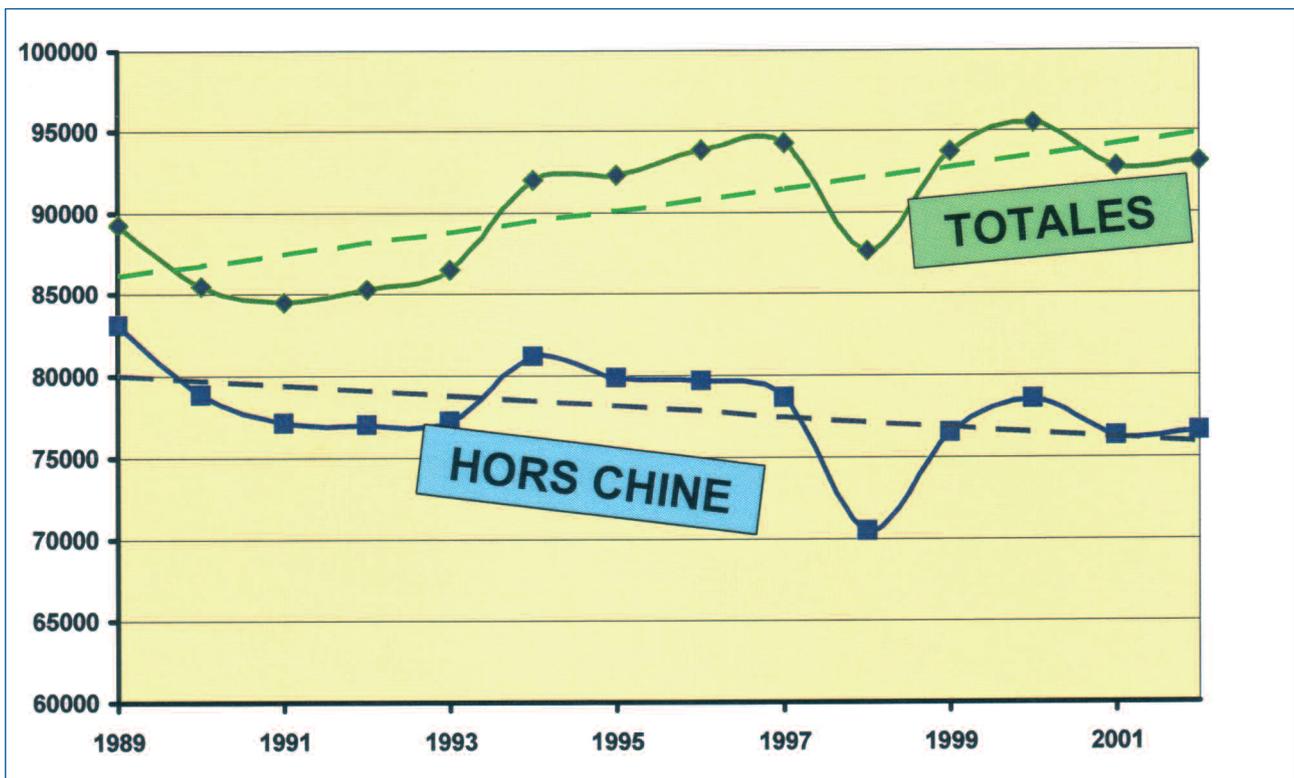


Figure 7 : Évolution des captures mondiales totales de poissons depuis 1989 et des captures hors pêches chinoises (source FAO).

C'est ce qu'il appelle le « syndrome de la dérive de la ligne de base » (« Shifting baseline syndrome »⁽¹²⁾).

Sans nier l'impact de la surexploitation sur la raréfaction, voire la disparition de certaines espèces, l'attention des scientifiques s'est peu à peu déplacée sur d'autres causes, indirectes mais tout aussi – voire plus – déterminantes de réduction de la biodiversité : la destruction des habitats d'une part, les introductions d'espèces d'autre part.

La destruction ou la réduction des habitats est illustrée par la figure 8, qui montre l'évolution des habitats forestiers dans l'état de Sao Paulo depuis le début de la colonisation portugaise. Les conséquences de cette réduction des habitats ont été interprétées dans le cadre de la théorie insulaire de McARTHUR et WILSON (1967), dont Alexander von Humboldt avait formulé dès 1807 l'un des principes, à savoir que les grandes surfaces étaient plus riches en espèces que les petites. La figure 9 illustre ce principe dans le cas des oiseaux nicheurs des îles méditerranéennes.

Le corollaire de cette approche est que la réduction des habitats conduit inéluctablement à une réduction de la biodiversité globale au sein de ces habitats, selon une loi exponentielle dite « Loi d'Arrhénius »⁽¹³⁾, du type $N = CS^Z$ (S est la surface de l'habitat, N le nombre d'espèces, C et Z des constantes à ajuster selon le groupe d'espèces et les milieux). En prenant pour Z des estimations empiriques de l'ordre de 0,3, on aboutit à la conclusion qu'une réduction de la taille d'un habitat d'environ 10 % aboutit à une perte globale de biodiversité d'environ 3 %. Une réduction d'un habitat de

50 % n'induit une perte que de 20 %. C'est sur de tels modèles, qui fournissent des estimations de perte de la biodiversité beaucoup plus élevées que les recensements directs (voir tableau 3), que sont basées les analyses précédemment évoquées annonçant des valeurs d'érosion 1000 à 10 000 fois supérieures à celles des rythmes naturels (ROSENZWEIG, 2000 ; OLIVIERI et VITALIS, 2001).

Indiquons cependant que ces modèles ne sont pas extrêmes, car ils supposent une possibilité de recolonisation de ces habitats réduits à partir de « refuges » continuant à abriter des espèces différentes. Si ces refuges disparaissent, autrement dit si les « îles » sont définitivement isolées, on doit considérer une relation de stricte proportionnalité ($Z = 1$) entre la taille résiduelle des habitats et le nombre d'espèces abritées, ce qui augmente encore les estimations de la vitesse actuelle d'érosion de la biodiversité (ROSENZWEIG, 2000 ; HUBBELL, 2001).

Une conséquence de cette relation de stricte proportionnalité, que nous ne ferons qu'évoquer, est de remettre en question les stratégies de protection de la biodiversité basées sur des « réserves » (Parcs nationaux, réserves de biosphère, ...). En effet, dans le modèle insulaire classique, un taux de mise en réserve limité, de l'ordre de 20 %, permettrait de conserver une fraction importante (plus de 60 %) de la biodiversité. Dans ce modèle proportionnel, cette fraction n'est plus que de 20 %. D'où la nécessité d'une autre stratégie, intégrant la conservation de la biodiversité au sein de la nature « ordinaire », et donc une interaction avec les autres activités humaines (HEYWOOD, 2000 ; GENOT et BARBAULT, 2004).

(12) voir une présentation plus détaillée sur www.oceanconservancy.org

(13) Ce chercheur a été l'un des plus ardents promoteurs de cette relation (ARRHENIUS, 1921), même si l'on attribue la première publication dans ce domaine à une étude de WATSON (1859) sur les plantes de Grande-Bretagne, qui estima Z à 0,11 (In : HUBBELL, 2001).

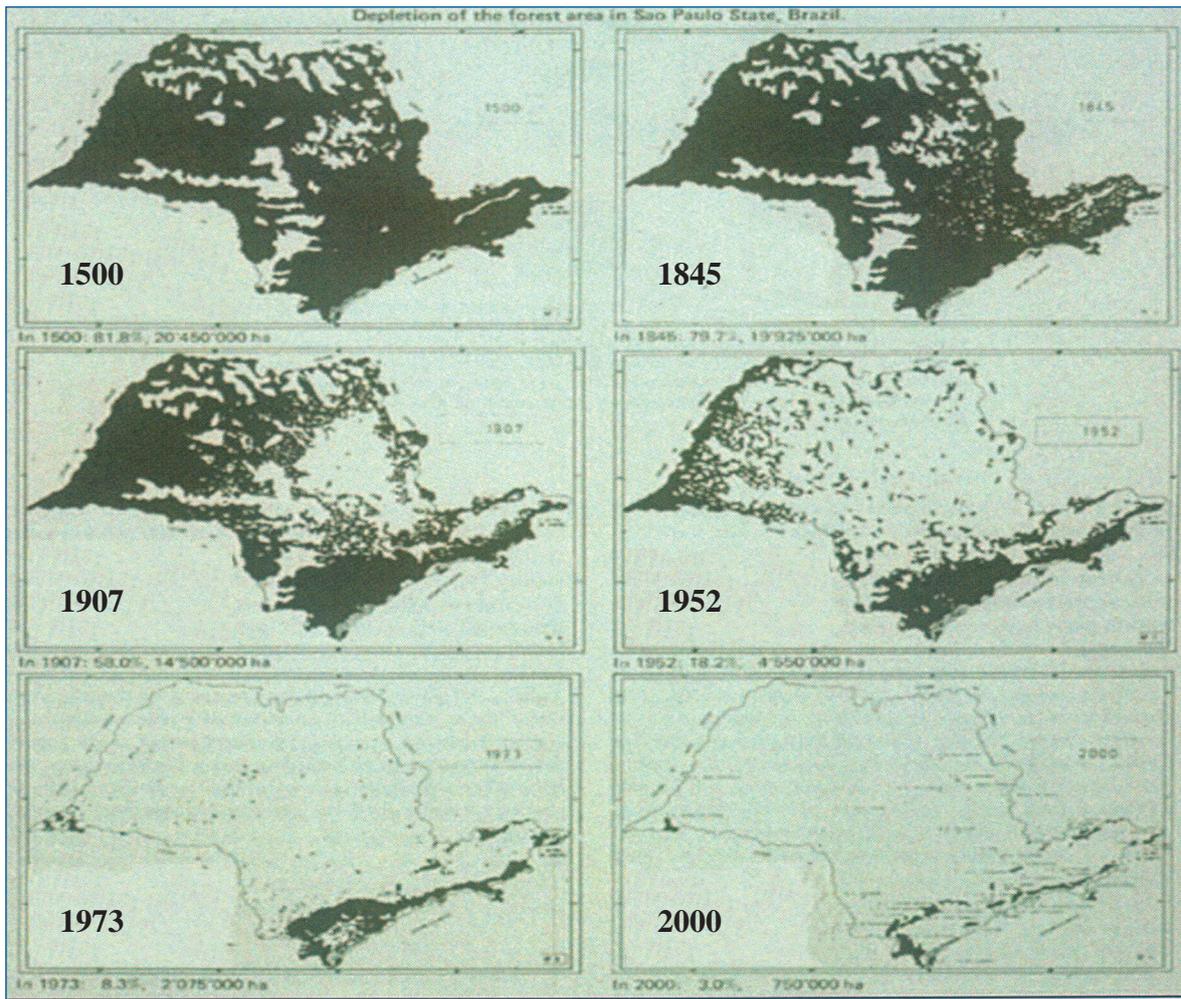


Figure 8 : Évolution des surfaces forestières (en noir) dans l'état de Sao-Paulo (Brésil) depuis le 16^e siècle. (d'après HOEDEKOVEN, 1980).

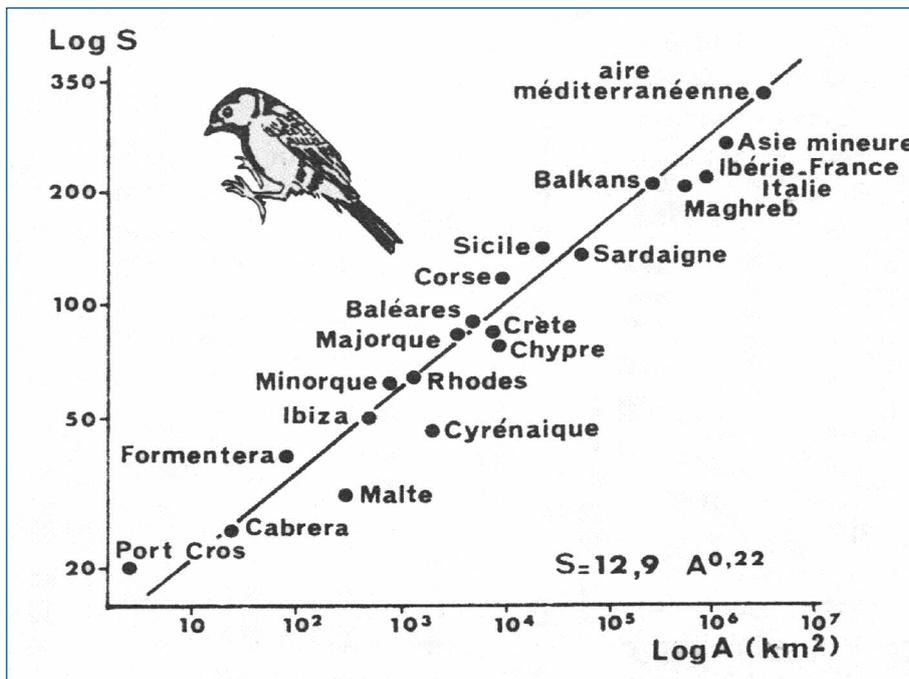


Figure 9 : Relation entre la surface de l'habitat et le nombre d'espèces d'oiseaux nicheurs en méditerranée (BARBAULT, 1994, figure originale de Jacques Blondel, avec son aimable autorisation). Dans cet exemple, le paramètre Z (voir texte) est égal à 0,22.

Indiquons enfin que cette réduction des habitats peut prendre des formes beaucoup plus cryptiques que leur disparition pure et simple. Ainsi, dans les milieux aquatiques, les obstacles physiques à la migration ou le comblement des substrats pierreux des zones amont des rivières par les sédiments argileux issus de l'érosion des sols agricoles rend ces zones impropres à la reproduction de certains poissons comme les truites ou les saumons, alors que la qualité physico-chimique de l'eau ne semble pas affectée (THIBAUT, 1987 ; THIBAUT *et al.*, 1987). Il en est de même des pollutions diverses, qui peuvent exclure de fait de nombreuses espèces de leurs habitats naturels. Un dernier exemple est l'évolution précédemment évoquée des écosystèmes côtiers sous le double effet de la surexploitation des stocks et de l'impact des engins de pêche industrielle, en particulier les chaluts, sur les communautés benthiques et leurs habitats (JACKSON *et al.*, 2001, PAULY *et al.*, 2002) : la modification de l'écosystème est telle que des mesures de réduction, voire de cessation de l'exploitation de certains stocks, comme la morue, ne se traduisent pas par une restauration des populations de ces espèces (McGARVIN, 2004).

La seconde cause indirecte de l'érosion de la biodiversité est celle, qui peut sembler *a priori* paradoxale, de l'introduction d'espèces. Ce phénomène n'est, certes, pas nouveau : les grands mouvements des plaques océaniques – rencontre de l'Inde et de l'Eurasie, il y a 80 millions d'années, de l'Afrique et de l'Eurasie, il y a 17 millions d'années – ont certainement conduit à la mise en présence de faunes et flores de ces différents ensembles. Il a pris cependant depuis le néolithique, *a fortiori* au cours des deux derniers siècles, une ampleur inédite. Selon PASCAL *et al.* (2003), le taux d'invasions biologiques en France au cours de la période 1945-2002, serait 200 fois supérieur à celui estimé avant le 17^e siècle.

Si certaines de ces introductions s'intègrent dans les faunes et les flores locales sans avoir de conséquences négatives évidentes, comme l'extension du lapin en Europe du Nord (CALLOU, 2003) et ont même contribué à augmenter la biodiversité locale (ROSENZWEIG, 2001; SAX *et al.*, 2002, 2003), d'autres ont des conséquences clairement néfastes, en particulier dans les milieux insulaires. Ainsi, l'introduction de gastéropodes comme l'achatine (*Achatina fulcata*) dans les îles polynésiennes semble à l'origine de la disparition de nombreuses espèces autochtones et spécifiques de chacune de ces îles, comme les gastéropodes du genre *Partula*. De même, l'introduction en Europe de la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*), ou de la crépidule (*Crepidula fornicata*) venant d'Amérique du Nord, conduit à des phénomènes de compétition trophique au détriment des espèces indigènes de mollusques bivalves (LÉVÊQUE, 2000a).

Un autre exemple, très controversé, est l'introduction dans les grands lacs africains comme le lac Victoria d'un poisson prédateur, la perche du Nil (*Lates niloticus*). Cette introduction aura en effet permis le développement d'une pêche industrielle prospère, mais aurait eu également des impacts très négatifs sur la faune piscicole endémique, particulièrement riche, de ces milieux (LÉVÊQUE, 2000b).

En outre, les introductions d'espèces peuvent conduire à favoriser la dispersion d'autres espèces, déjà présentes mais qui peuvent devenir invasives. Ainsi, l'invasion de nombreuses îles méditerranéennes par les « griffes-de-sorcière » (plante crassulante du genre *Carpobrotus*, originaire d'Afrique du Sud) serait liée à une dissémination des graines par les rats, lapins et chats, consommateurs des fruits (MEDAIL, 2004). De même, les grandes épidémies de peste en Europe occidentale auraient été rendues possibles par l'extension de l'aire de répartition du rat noir à partir du Moyen-Orient dès l'époque romaine (AUDOUIN-ROUZEAU et VIGNE, 1994), avec adaptation du bacille de la peste à des puces endémiques européennes (BEAUCOURNU, 1995).

Enfin, même lorsque les introductions d'espèces conduisent dans un premier temps à augmenter la biodiversité locale ou régionale, c'est souvent à travers une « banalisation » des biocénoses (extension d'espèces cosmopolites) dont les conséquences à long terme sont difficiles à prédire (SAX *et al.*, 2003).

Ces introductions d'espèces ne résultent en outre que rarement de politiques délibérées. Des aménagements comme le canal de Suez, auquel on doit l'implantation en Méditerranée orientale de près de 300 espèces issues de la Mer Rouge (LÉVÊQUE, 2000a) ou les eaux de ballast des pétroliers – 12 milliards de tonnes chaque année –, qui transfèrent d'un océan à l'autre des centaines d'espèces marines (CARLTON et GELLER, 1993 ; CURY et MORAND, 2004) sont sans doute à l'origine de l'introduction non intentionnelle de très nombreuses espèces. C'est pourquoi les politiques ne visant qu'à limiter les introductions volontaires d'espèces sont sans doute insuffisantes pour faire face à cette « mondialisation » de la biodiversité.

Les perspectives du changement climatique

Nous souhaitons évoquer, pour conclure ce chapitre, les enjeux que représente le changement climatique annoncé au cours du 21^e siècle et dont les prémisses se manifestent déjà, en particulier à travers l'avancement des dates de ponte ou des modifications des comportements migratoires des oiseaux (BLONDEL, 2004). Nous baserons notre réflexion sur quatre constats :

- les valeurs de réchauffement annoncées dans le dernier rapport du GIEC (2001), de l'ordre de 2 à 6 degrés en un siècle, sont sans commune mesure avec celles observées depuis 2000 ans (MOBERG *et al.*, 2005) et la rapidité de ces évolutions semble très supérieure aux vitesses de réchauffement qui peuvent avoir été calculées lors de la fin de la dernière période glaciaire ;
- quelles que soient la responsabilité de l'homme dans cette évolution et les mesures qui pourront être prises, le réchauffement va, du fait de la longue durée de vie des molécules de CO₂ dans l'atmosphère – environ un siècle – se poursuivre au-delà du 21^e siècle, avant, éventuellement, de se stabiliser (GIEC, 2001) ;
- les évolutions de la température et de la pluviométrie ne seront pas homogènes sur la planète et se traduiront par

une mosaïque de situations, en particulier dans la zone intertropicale, qui verra à la fois le développement des zones plus sèches (une grande partie de l'Amazonie, l'Afrique de l'Ouest) et de zones plus humides (la majorité de l'Asie du Sud-est). En outre, au-delà de ces évolutions moyennes des paramètres, l'augmentation de la fréquence et de l'ampleur des phénomènes extrêmes (tempêtes, sécheresses...) pourraient également caractériser ces changements globaux ;

- cette évolution des paramètres climatiques majeurs (température, pluviométrie) s'accompagnera d'autres modifications, elles aussi rapides, pouvant avoir des conséquences sur les écosystèmes : diminution du taux de calcification des organismes marins (BUDDEMEIER et GATTUSO, 2004), montée – de l'ordre de 3 à 5 mm par an – du niveau des mers (LOMBARD *et al.*, 2004).

Par rapport à ces évolutions, que peut-on dire des capacités d'adaptation de la biodiversité ? La figure 10 schématise les différents mécanismes adaptatifs qui peuvent être mis en œuvre et elle servira de fil conducteur à notre discussion.

Le premier niveau est celui des capacités individuelles d'adaptation, qui peuvent elles-mêmes se décomposer en deux processus distincts : l'adaptation physiologique, qui permet à une espèce animale de vivre dans une certaine plage de variation des paramètres environnementaux, et l'adaptation écoéthologique, qui verra l'animal rechercher un milieu plus favorable, soit en changeant de mode de vie (par exemple en passant d'une vie diurne à une vie nocturne), soit en migrant. À ce niveau, nous sommes amenés à souligner la faiblesse de nos connaissances et de nos capacités prédictives.

En effet, pour des raisons techniques et méthodologiques, les études de physiologie, d'écophysiologie, de pathologie ont souvent été réalisées dans des conditions simplifiées (individus isolés, variation d'un seul facteur de l'environnement) et sur un nombre restreint d'espèces, modèles de laboratoire ou souches animales domestiquées. En outre, pour affiner l'analyse, ces processus ont souvent été étudiés à des niveaux d'organisation plus simples – organe, cellules en culture, voire gènes isolés – sans que les questions d'intégration au niveau de « l'organisme entier » ne soient élucidées. À titre d'exemple, les cellules en culture d'une espèce animale donnée sont souvent sensibles à de nombreux virus auxquels l'espèce est totalement résistante. Il en résulte que, plus de deux siècles après la création du terme « biologie » par Lamarck (1802), les modalités de réponse de la plupart des espèces à des variations de leur environnement, et notamment les limites de cette capacité adaptative, sont relativement mal connues (LE MAHO, 2002).

Autre difficulté, la nature souvent complexe des relations entre la variation d'un facteur de l'environnement et les perturbations ressenties par un individu rendent souvent peu pertinentes des études expérimentales ne faisant varier qu'un seul paramètre « toutes choses égales par ailleurs ». Ainsi, le dépérissement des coraux sous l'effet du réchauffement climatique ne serait pas dû à une action directe de la température, mais à l'apport de microorganismes pathogènes sous l'effet de l'augmentation de la turbulence atmosphérique (GRIFFIN *et al.*, 2003 ; CURY et MORAND, 2004). On conçoit qu'un tel phénomène ne saurait être détecté dans une approche expérimentale de l'effet de la température sur la physiologie des algues symbiotiques des coraux ! De même, l'effet du réchauffement de l'eau sur la dynamique des peuplements piscicoles lacustres

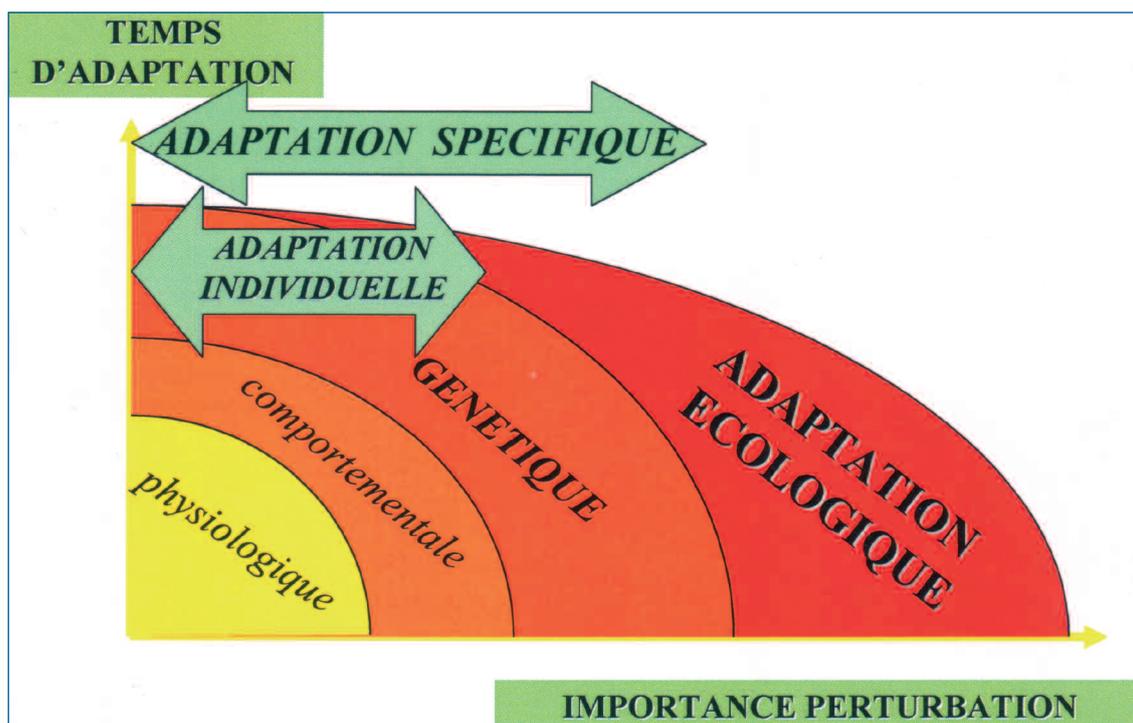


Figure 10 : Représentation schématique des différentes capacités d'adaptation de la biodiversité en fonction de l'importance des modifications de l'environnement.

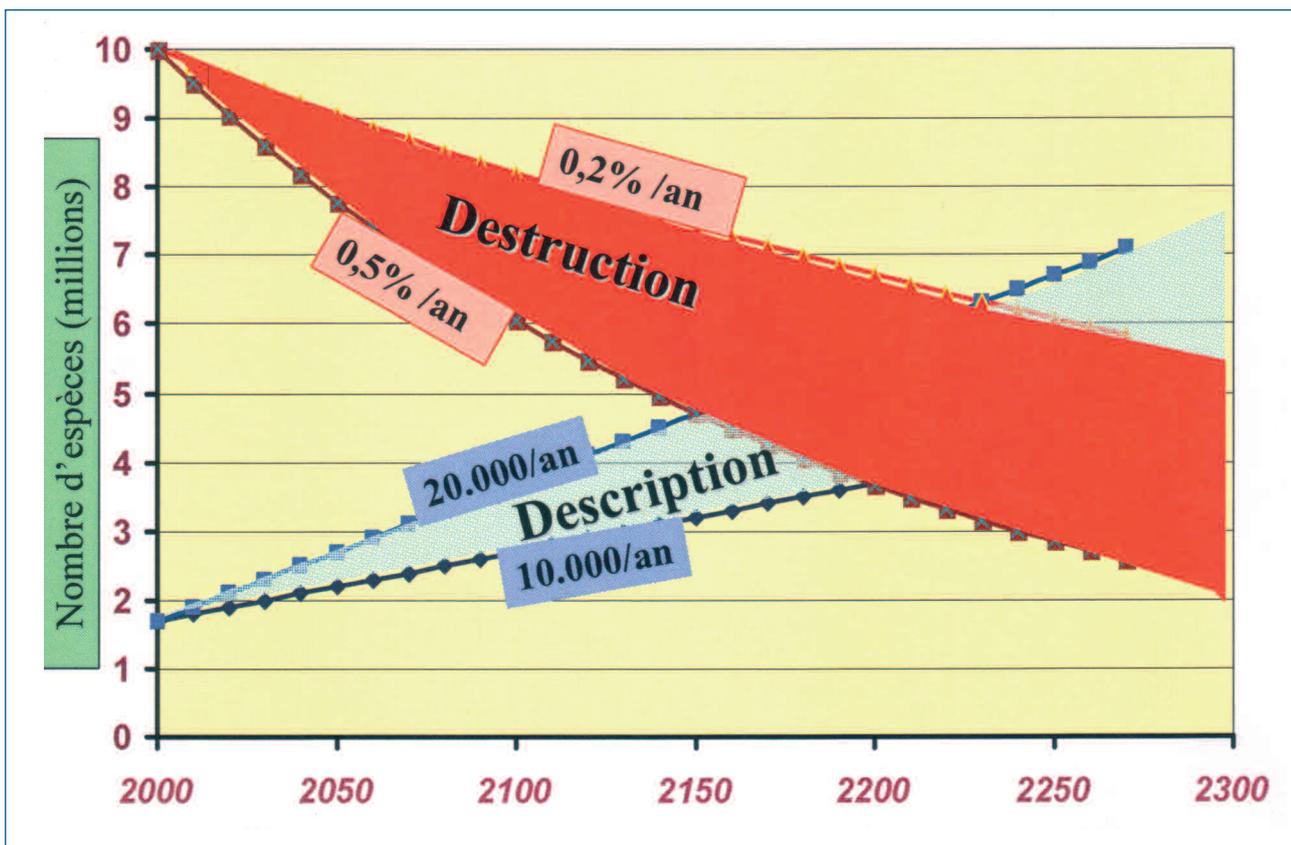


Figure 11 : L'enjeu de la préservation de la biodiversité. La figure représente au cours des trois siècles à venir l'évolution possible du nombre d'espèces connues et du nombre d'espèces existantes, dans une hypothèse de 10 millions d'espèces actuelles et pour différentes valeurs de l'activité de description et du taux d'érosion.

s'exprime à travers des modifications complexes de la chaîne trophique pouvant favoriser, au moins temporairement, les espèces d'eaux froides (GERDEAUX, 2004). En outre, l'apparition d'événements brefs mais extrêmes peut avoir des conséquences majeures : le réchauffement pendant quelques semaines des eaux profondes de Méditerranée au cours de l'été 1999 a entraîné des mortalités massives d'invertébrés fixés comme les gorgones, même si la température moyenne annuelle n'avait pas été exceptionnelle (LAUBIER *et al.*, 2004).

Il est aujourd'hui possible, grâce aux progrès des capteurs, de la télédétection, de la micro-électronique et de la micro-informatique, de dépasser ces limites techniques ou méthodologiques et de recueillir des informations précises sur un animal sauvage évoluant dans son milieu naturel, parmi ses congénères et les autres espèces de la biocénose. Ces techniques permettent également de suivre un individu donné pendant une période longue et donc de disposer « d'histoires de vie » individuelles, plutôt que d'avoir des valeurs moyennes et discontinues sur un groupe (LE MAHO, 1995). Elles donnent accès à la variabilité interindividuelle et temporelle des phénotypes, variabilité qui, pour évaluer le « potentiel adaptatif » d'une espèce, peut se révéler une donnée beaucoup plus pertinente que des valeurs moyennes, en particulier lorsque la distribution d'un caractère n'est pas statistiquement normale. Ainsi, on a pu montrer que la fraction migrante d'une population de rongeurs, potentiellement disséminatrice d'agents pathogènes, se distinguait des sédentaires par plusieurs paramètres démographiques et morphologiques (PASCAL et BOUJARD, 1987). Il

apparaît donc aujourd'hui techniquement possible et scientifiquement souhaitable de donner un nouvel élan à de telles recherches.

Le second niveau, qui pourra intervenir pour des perturbations plus importantes et suppléer aux limites des capacités d'adaptation individuelles, est celui de l'adaptation génétique, par les mécanismes de la sélection darwinienne. Sans nier l'importance de ce potentiel, qui s'est exprimé tout au long de l'histoire du vivant, nous soulignerons plusieurs points qui incitent à ne pas le surestimer pour les décennies à venir.

Le premier est l'inégalité des potentiels d'adaptation entre les espèces. Les espèces à forte fécondité et à faible durée de vie, comme la plupart des invertébrés, pourront réaliser en un siècle un grand nombre de générations et soumettre à la sélection naturelle un nombre considérable de génotypes inédits, issus de la recombinaison sexuée. Par contre, les espèces longévives (comme les grands mammifères), ne produiront en un siècle que quelques dizaines d'individus, dont une fraction importante ne pourra être éliminée sans compromettre l'avenir de l'espèce.

La seconde limite est liée à l'interaction entre les espèces de la biocénose, elles aussi soumises à la sélection naturelle. Une modification des traits de vie, croissance, régime alimentaire, précocité sexuelle... d'une espèce peut en effet modifier sa niche au sein de la biocénose de manière défavorable et limiter de fait ses capacités d'adaptation. Ainsi, la réduction

de la taille et de l'âge à la maturation sexuelle des poissons marins soumis à une pêche sélective intensive peut modifier leur place dans le réseau trophique et augmenter leur vulnérabilité à la prédation. Un autre aspect de ces interactions entre espèces est celui des multiples relations de dépendance – symbiose, commensalisme – pouvant associer des espèces et conditionner leur survie. On peut citer les flores digestives originales de très nombreux animaux, les algues symbiotiques des coraux, les insectes pollinisateurs parfois indispensables à la reproduction de certaines plantes... De ce fait, il faudra que puisse se produire une co-évolution de ces associations pour que les espèces concernées puissent se maintenir.

Le troisième niveau d'adaptation est celui des successions écologiques, à savoir le remplacement plus ou moins brutal d'une biocénose par une autre, plus adaptée, à travers la disparition de certaines espèces et le développement d'autres, déjà présentes ou colonisant le milieu. Il ne fait aucun doute que ces successions écologiques confèrent à la biodiversité une capacité d'adaptation quasi illimitée et peut être plus rapide que celle liée à l'adaptation génétique des espèces. L'observation de formes vivantes dans les milieux les plus extrêmes – fond des océans, milieux hyper-salins, glaces polaires, sources chaudes – est là pour nous en convaincre.

La question n'est donc pas « la biodiversité pourra-t-elle s'adapter ? », mais « les systèmes qui se mettront en place seront-ils favorables à la vie humaine ? ». Le basculement rapide du Sahara, il y a environ 6 000 ans, d'un écosystème de type savane abritant des activités pastorales – comme en témoignent les fresques du Tassili – à un écosystème désertique riche en espèces présentant des adaptations remarquables à ce nouvel environnement mais peu propice à la vie humaine, est un exemple de ces successions écologiques défavorables qui pourront advenir (JOUSSAUME, 2000). Un autre exemple est l'évolution que nous avons évoquée des écosystèmes océaniques surexploités vers des réseaux trophiques simplifiés, avec développement des populations de méduses et réduction de la taille et de l'abondance des poissons (PAULY, 1995).

En résumé de ce développement sur les conséquences du changement climatique, on est amené à constater les nombreuses lacunes de notre compréhension des capacités et des modalités d'adaptation de la biodiversité, face à des perturbations qui s'annoncent majeures. Cela peut conduire à des visions très contrastées, allant d'une croyance forte dans la résilience de la biodiversité à des visions beaucoup plus sombres. Ainsi, une étude récente (THOMAS *et al.*, 2004a) prenant en compte la réduction des habitats et les capacités d'adaptation des espèces ont estimé que le taux d'extinction pourrait atteindre, en 2050 et selon les scénarios climatiques, entre 15 à 37 % des espèces pour des groupes comme les papillons, les vertébrés et les plantes terrestres. THOMAS *et al.* (2004b) considèrent d'autre part, en se basant sur des données collectées en Grande-Bretagne au cours des dernières décennies, que l'hypothèse d'une plus grande résistance des insectes à ces phénomènes, comparativement aux plantes et aux oiseaux, ne peut être retenue.

• CONCLUSION

Nous avons évoqué dans cet exposé les principaux enjeux de la biodiversité, à travers des exemples pris principalement dans le règne animal.

S'il faut résumer tous ces enjeux par une formule, nous dirons qu'il faudra, dans le siècle qui commence, « gérer durablement l'inconnu ».

En effet, nous avons montré combien la biodiversité était encore méconnue et combien elle le resterait sans doute dans les décennies à venir. Nous avons également montré combien les activités humaines étaient en train d'éroder, directement ou indirectement, ce capital précieux.

La figure 11 résume cette situation : il nous appartient, dans l'ensemble des écosystèmes et en lien avec les activités humaines qui s'y déroulent, de trouver les solutions permettant de léguer aux générations futures un patrimoine à la fois mieux connu et mieux géré.

REMERCIEMENTS

Je remercie Michèle Nespoulet pour la frappe de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ABADIE L, LATELTIN E, Chapitre IV. Biodiversité des écosystèmes et changements globaux. In : CHEVASSUS B et BARBAULT R (coord). Voir référence.
- ARRHENIUS O (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95-99.
- AUBERTIN C (2000) L'ascension fulgurante d'un concept flou. *La Recherche*, **333**, 84-87.
- AUDOUIN-ROUZEAU F, VIGNE JD (1994) La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiologie*, **13**, 125-145.
- BARBAULT R (1994) *Des baleines, des bactéries et des hommes*, Éd. O. Jacob, Paris.
- BEAUCOURNU JC (1995) À propos du vecteur de la peste en Europe occidentale au cours de la deuxième pandémie. *Bull. Soc. Fr. de Parasitol.*, **13**, 233-252.
- BLANDIN P, BARBAULT R, LECOR-DIER C (1976) Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bulletin d'écologie*, **7** (4), 391-410.
- BLONDEL J (2004) Impact du réchauffement climatique sur les oiseaux : ajustements phénotypiques ou réponses adaptatives. *Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004*, 38-39. disponible sur www.gis-iffb.org
- BOUCHET P (2000). L'insaisissable inventaire des espèces. *La Recherche*, **333**, 40-45.
- BUDDEMEIER RW, GATTUSO JP (2004) Les coraux hissent le drapeau blanc. *Les dossiers de La Recherche*, **17**, 62-67.
- BUTCHARD SHM, STATTERS-FIELD AJ, BENNUM LA, SHUTES SM, AKSAKAYA HR, BAILLIE JEM, STUART SN, HILTON-TAYLOR C, MACE GM

(2004) Measuring Global Trends in the Status of Biodiversity: Red List Indices for Birds. *PLoS Biology*, **2** (12), 1-11.

- CALLOU C (2003) De la garenne au clapier. Étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **189**, 358p.
- CARLTON JT, GELLER JB (1993). Ecological Roulette: the Global Transport of Nonindigenous Marine Organisms. *Science*, **261**, 78-82.
- CARLSON R (1962) *Silent Spring*. Éd. française *Le Printemps Silencieux*, coll. « Le Livre de Poche », 1968.
- CHEVASSUS-au-LOUIS B, BARBAULT R (coord.) (2004). *Biodiversité et changements globaux*. Enjeux de société et défis pour la recherche. Éd. adpf ministère des Affaires Étrangères ISBN 2-914935-27-7. Téléchargeable à : <http://www.adpf.asso.fr/adpf-publi/fo/les/textes/biodiversite.pdf>
- CHEVASSUS-au-LOUIS B, BARBAULT R, BLANDIN P (2004) Chapitre VIII. Que décider ? Comment ? Vers une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité pour un développement durable. In : CHEVASSUS B et BARBAULT R (coord). Voir référence.
- COURTILOT V (2000) La dynamique du globe contrôle-t-elle l'évolution des espèces ? In: *Université de tous les savoirs vol. I : qu'est-ce que la vie ?* Éd. Odile Jacob, Paris. p. 149-162.
- CURY P, MORAND S (2004) Chapitre III. Biodiversité marine et changements globaux : une dynamique d'interactions où l'humain est partie prenante. In : CHEVASSUS B et BARBAULT R (coord). Voir référence.
- DE ROCHAMBEAU H, VERRIER E, BIDANEL JP, MIGNEL L, LABROUE F, TRIBOUT T, PALHIÈRE I, ASTRUC JM, BARILLET F, CHAPUIS H (2003). Mise en place de procédures de suivi de la variabilité génétique des populations animales domestiques sélectionnées et établissement de guides de gestion : application aux ovins laitiers et aux porcs. *Les Actes du BRG*, **4**, 17-34.
- DORST J (1965) *Avant que Nature meure*. Éd. Delachaux et Niestlé, Paris.
- FOOTE M (2001) Inferring temporal patterns of preservation, origination, and extinction from taxonomic survivorship analysis. *Paleobiology*, **27**, 602-630.
- FORD EB (1972) *Génétique écologique* (traduit de l'anglais). Éd. Gauthier-Villars, Paris.
- GENOT JC, BARBAULT R (2004) Chapitre VII. Quelle politique de conservation ? In : CHEVASSUS B et BARBAULT R (coord). Voir référence.
- GERDEAUX D (2004) Impacts des changements globaux sur les communautés lacustres et le fonctionnement des lacs. In : *Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004*, 40-41. disponible sur www.gis-iffb.org
- GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) (2001) Bilan 2001 des changements climatiques : les éléments scientifiques. Disponible sur www.ipcc.ch
- GRIFFIN D, KELLOG C, GARRISON V, SHINN E (2003) La mondialisation des poussières. *Pour la Science*, **309**, 80-85.
- GUEGAN JF., RENAUD F (2004). Chapitre V. Vers une écologie de la santé. In : CHEVASSUS B et BARBAULT R (coord). Voir référence.
- GUYOMARD R (1987) Différenciation génétique des populations de saumon atlantique : revue et interprétation des données électrophorétiques et quantitatives. In : THIBAUT M et BILLARD R, éditeurs. *Restauration des rivières à saumons*. INRA, Paris pp. 297-308. ISBN 2-85340-964-3.
- GUYOMARD R (1989) Diversité génétique de la truite commune. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, **314**, 118-135.
- JACKSON JBC, KIRBY MX, BERGER WH *et al.* (2001) Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science*, **293**, 629-638.
- JANVIER P (2000) D'une extinction à l'autre. *La Recherche*, **333**, 52-56.
- JOUSSAUME S (2000) Climats et paysages de l'ère préhistorique. In : *Université de tous les savoirs, vol. I : qu'est-ce que la vie ?* Éd. Odile Jacob, Paris. p. 163-176.
- HEYWOOD V (2000) Les multiples facettes de la conservation. *La Recherche*, **333**, 97-101.
- HUBBELL SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Ed. Princeton University Press. 375 p.
- HUBY M, GRIFFON L, MOUREAUX S, DE ROCHAMBEAU H, DANCHIN BURGE C, VERRIER E (2003) Genetic variability of six French meat sheep breeds in relation to their genetic management. *Genet. Sel. Evol.*, **35**, 637-655.
- HUGOT JP, BAUJARD P, MORAND S (2001) Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology*, **3**, 199-208.
- LAISSUS Y (2003) *Le Muséum National d'Histoire Naturelle*. Éd. Découvertes Gallimard, 2^e édition, 128 p.
- LAMOTTE M, ROY R (coord.) (2003) Le peuplement animal du mont Nimba (Guinée, Côte-d'Ivoire, Libéria). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **190**, 724 p.
- LAUBIER L, PEREZ T, LEJEUSNE C, GARRABOU J, CHEVALDONNE P, TORRENTS O, BENSOUSSAN N, ROMANO JC, VACELET J, BOURY-ESNAULT N, HARMELIN JG (2004) Changement global et vulnérabilité des écosystèmes marins côtiers. Le cas de la Méditerranée nord-occidentale. In : *Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004*, 76-77. disponible sur www.gis-iffb.org
- LECOINTRE G, LE GUYADER H (2001) *Classification phylogénétique du vivant*. Éd. Belin, Paris.
- LE GUYADER H (2003) *Classification et évolution*. Éd. Le Pommier / Cité des Sciences et de l'Industrie, Paris.
- LE MAHOY (2002) Nature and function. *Nature*, **416**, 21.
- LE MAHOY (1995) Le suivi des animaux dans la nature. In : LEGAY J-M et BARBAULT R., Éditeurs. *La Révolution Technologique en Écologie*. Masson, Paris, chap. 7, pp. 137-153.
- LÉVÊQUE C (2000a) Symptômes de la mondialisation. *La Recherche*, **333**, 63-67.
- LÉVÊQUE C (2000b) L'histoire des milieux modèle les espèces. *La Recherche*, **333**, 57.
- LOEUILLE N, LOREAU M (2004) Nutrient enrichment and food chains : can evolution buffer top-down control ? *Theoretical Population Biology*, **65**, 285-298.
- LOMBARD A, CABANES C, CAZANAVE A, REMY F (2004) 2,8 millimètres par an. *Les dossiers de La Recherche*, **17**, 46-51.
- LOREAU M (2000) L'Europe comme laboratoire. *La Recherche*, **333**, 75-76.
- LOREAU M, BEHERA N (1999) Phenotypic Diversity and Stability of Ecosystem Processes. *Theoretical Population Biology*, **56**, 29-47.

- LOREAU M, NAEM S, INCHAUSTI P, BENGTSSON J, GRIME JP, HECTOR A, HOOPER DU, HUSTON MA., RAFFAELLI D, SCHMID B, TILMAN D, WARDLE DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804-808.
- MAC ARTHUR RH, WILSON EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Ed. Princeton University Press. pp. 1-24.
- MAC GARVIN M (2004) La pêche : des captures à la prise de conscience. In : *Signaux précoces et leçons tardives : le principe de précaution 1896-2000*. pp. 27-48. Rapport de l'Agence européenne de l'Environnement, traduction française de l'IFEN, Orléans. Accessible sur : www.ifen.fr
- MAGURRAN AE, HENDERSON PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, **422**, 714-716.
- MAY RM (1972). What is the chance that a large complex system will be stable? *Nature*, **237**, 413-414.
- MAY RM (1988) How many species are there on Earth ? *Science*, **241**, 1441-1449.
- MAY RM (1992) How many species inhabit the Earth ? *Scientific American*, **267** (4), 18-24.
- MAY RM, LAWTON JH, STORK NE (1995) Assessing extinction rate. In : *Extinction Rates*, Oxford Univ. Press, UK.
- MCKINNEY ML (1997) Extinction Vulnerability and Selectivity: Combining Ecological and Paleontological Views. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **28**, 495-516.
- MEDAIL F (2004) Changement global et invasions biologiques causées par les végétaux terrestres en région méditerranéenne. In : *Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité*, Marseille, juin 2004, 78-80. disponible sur www.gis-ifeb.org
- MOBERG A, SONECHKIN DM, HOLMGREN K, DATSENKO NM, KARLEN W (2005) Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low and high resolution proxy data. *Nature*, **433**, 613-617.
- MOUREAUX S, BOICHARD D, VERRIER E (2001) Bilan démographique et analyse de la variabilité génétique des principales races bovines laitières françaises. *Élevage & Insémination*, **301**, 10-21.
- NAEEM S (2000) Expérimenter sur des écosystèmes. *La Recherche*, **333**, 71-75.
- OLIVIERI I, VITALIS R (2001) La biologie des extinctions. *Médecine / sciences*, **17**, 63-69.
- PASCAL M, BOUJARD T (1987) Essai de typologie de quelques paramètres démographiques et morphologiques de la fraction colonisatrice d'une population de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris scherman* (Shaw)). *Rev. Écol. Terre et Vie*, **42** (4), 357-376.
- PASCAL M, LORVELEC O, VIGNE JD, KEITH P, CLERGEAU P (coordonnateurs) (2003) Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions. INRA, CNRS, MNHN. Rapport au ministère de l'Écologie et du Développement Durable (DNP), Paris, 381p. Accessible sur : www.rennes.inra.fr/scribe/recherche/inventaire.htm
- PAULY D (1995) Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**(10): 430.
- PAULY D, CHRISTENSEN V, GUNETTE G *et al.* (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, **418**, 689-694.
- PENNISI E (2004) Ice Ages May Explain Ancient Bison's Boom-Bust History. *Science*, **306**, 1454.
- PETERSON AP (1997) voir la base de données <http://www.zoomen.net/avtax/birds/html>
- PONSARD S, DEVAUD JM, TABACCHI E (2003) Biodiversité : les espèces tissent leurs réseaux. *Pour la Science*, **314**, 122-126.
- POSTEL-VINAY O (2000) Edward O. Wilson : l'enjeu écologique n°1. *La Recherche*, **333**, 14-16.
- RAUP DM (1991) A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology*, **11**, 37-48.
- REGAN HM, LUPIA RL, DRINMAN AN, BURGMAN MA (2001) The Currency and Tempo of Extinction. *The American Naturalist*, **157**, 1-10.
- ROSENZWEIG ML (2000) La biodiversité en équation. *La Recherche*, **333**, 40-45.
- ROSENZWEIG ML (2001) The four questions : What does the introduction of exotic species do to diversity ? *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 361-367.
- SAX DF, GAINES SD, BROWN JH (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *American Naturalist*, **160**, 766-783.
- SAX DF, GAINES SD (2003). Species diversity : from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 561-566.
- SCHULZE CH, WALTERT M, KESSLER PJA, PITOPANG R, SHAHABUDDIN, VEDDELER D., MUHLBERG M, GRADSTEIN SR, LEUSCHNER C, STEFFAN-DEWENTER I, TSCHARNTKE T (2004) Biodiversity Indicator Groups of Tropical Land-Use Systems: Comparing Plants, Birds, and Insects. *Ecological Applications*, **14**, 1321-1333.
- STANLEY SM (1979) *Macroevolution*. Ed. WH Freeman, NY, 211p.
- STUART CHAPIN III FS, WALKER BH, HOBBS RJ, HOOPER DU, LAWTON JH, SALA OE, TILMAN D (1997) Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science*, **277**, 500-504.
- TEYSSÉDRE A (2004) Chapitre II. Vers une sixième grande crise d'extinction ? In CHEVASSUS et BARBAULT (coord). Voir référence.
- THIBAUT M (1987) Eléments de la problématique du saumon Atlantique en France. In : THIBAUT M et BILLARD R, Éditeurs. *Restauration des rivières à saumons*. INRA, Paris pp. 413-425. ISBN 2-85340-964-3.
- THIBAUT M, GUIRRIEC H, HUET G, KERMARREC JY, NIHOARN A, PENNEC Y, PORCHER JP, TOUZERY H (1987) Le saumon Atlantique en Bretagne. Situation actuelle et perspectives. In : THIBAUT M et BILLARD R, Éditeurs. *Restauration des rivières à saumons*. INRA, Paris pp. 327-334. ISBN 2-85340-964-3.
- THOMAS CD, CAMERON A, GREEN RE, BAKKENES M *et al.* (2004a) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- THOMAS JA, TELFER MG., ROY DB, PRESTON CD *et al.* (2004b) Comparative losses of british butterflies, birds and plants and the global extinction crisis. *Science*, **303**, 1879-1881.
- TYRBERG T (2000) Les oiseaux perdus d'Océanie. *La Recherche*, **333**, 24-27.
- WATSON R, PAULY D (2001) Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature*, **414**, 534-536.
- WCMC (1992) *Global Biodiversity: Status of Earth's Living Resources*. Ed. Chapman et Hall, London. 585 p.
- WILSON DE, REEDER DAM (1993) *Mammals species of the world*. Ed. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.