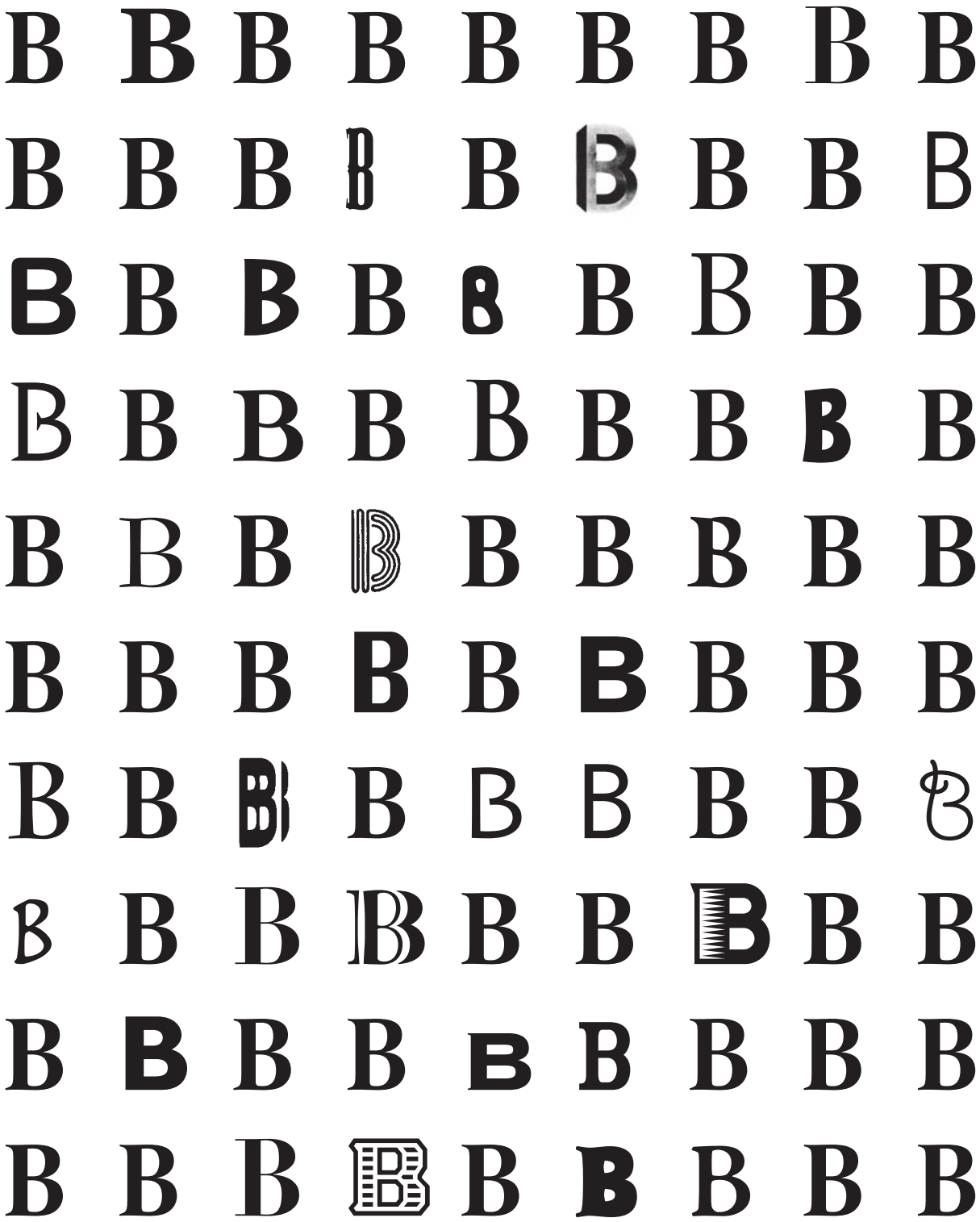


adpf association pour la diffusion de la pensée française●

Ministère des Affaires étrangères
Direction générale de la Coopération internationale et du Développement
Direction de la Coopération scientifique et universitaire

Isbn 2-914935-27-7
adpf association pour la diffusion de la pensée française●
6, rue Ferrus 75014 Paris + ecrire@adpf.asso.fr
© Novembre 2004 **adpf** ministère des Affaires étrangères

Sous la direction
de **Robert Barbault**
& **Bernard Chevassus-au-Louis**
Ouvrage coordonné
par **Anne Teyssèdre**
Chapitres
de **Luc Abbadie**
Robert Barbault
Patrick Blandin
Bernard Chevassus-au-Louis
Philippe Cury
Jean-Claude Génot
Jean-François Guégan
Éric Lateltin
Serge Morand
François Renaud
Anne Teyssèdre
Michel Trommetter
Jacques Weber

Décider aujourd'hui pour vivre demain

Biodiversité
science et gouvernance

Paris 24-28 janvier 2005
www.recherche.gouv.fr/biodiv2005paris

Né de la prise de conscience collective des enjeux que porte la diversité du vivant et des menaces qui pèsent sur elle, le concept de biodiversité s'est imposé au monde à la faveur du Sommet planétaire de Rio de Janeiro, en juin 1992. Dix ans plus tard, à Johannesburg, les exigences d'action étaient rappelées et l'engagement était pris de freiner l'érosion de la biodiversité à l'horizon 2010.

Dans ce débat mondial, la France s'est montrée particulièrement active. Sur le plan national, un programme de recherche sur la dynamique de la biodiversité a été lancé dès 1992. Celui-ci a abouti, huit ans après, à la création, sous l'autorité des ministres en charge des Affaires étrangères, de la Recherche et de l'Environnement, de l'Institut français de la biodiversité, groupement scientifique coordonnant les initiatives de l'ensemble des organismes de recherche concernés.

Sur le plan international, le Président de la République a annoncé au G8 d'Évian, en juin 2003, sa volonté de mobiliser toutes les compétences sur cet objectif et a proposé que la France organise une conférence scientifique mondiale pour appuyer cette initiative.

Le présent ouvrage a précisément été conçu dans cette perspective, sa parution précédant la tenue à Paris de la conférence mondiale « Biodiversité : Science et Gouvernance », qui se tiendra du 24 au 28 janvier 2005 à Paris, au siège de l'Unesco. Son objectif est de présenter, sous la plume de scientifiques français appartenant à des organismes de recherche aussi divers que le Centre national de la recherche scientifique (Cnrs), le Muséum national d'histoire naturelle, l'Institut national de la recherche agronomique (Inra), le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad) ou l'Institut de recherche pour le développement (Ird), l'état des connaissances en matière de biodiversité.

Il se propose aussi de lancer une réflexion stratégique sur les perspectives et les mesures à prendre pour préserver la dynamique de la biodiversité et en permettre une utilisation durable.

Au vu de quelques-unes des questions abordées, on peut apprécier l'ampleur des enjeux pour nos sociétés et des défis scientifiques posés au monde de la recherche. Comment la biodiversité affecte-t-elle les écosystèmes terrestres et marins, les ressources et services écologiques qu'ils garantissent ? Pourquoi les changements planétaires peuvent-ils conduire à l'émergence de nouvelles maladies et comment peut-on y parer ? Est-on entré dans une crise d'extinction majeure et quelle politique faut-il mettre en place pour y répondre, comme le monde s'y est engagé au Sommet de Johannesburg ? Que doit-on faire et combien de temps nous reste-t-il pour agir et assurer un développement durable ? Quelle stratégie de recherche sur la biodiversité ?

L'apport des scientifiques français, tant dans l'analyse des phénomènes en cause que dans la réflexion stratégique, est ici présenté sous une forme largement accessible et doit favoriser le débat entre chercheurs et citoyens. Nous sommes tous concernés par les enjeux que représente la biodiversité. Les mesures à prendre touchent nécessairement au fonctionnement de nos sociétés et à nos propres comportements, qu'il s'agisse de l'énergie, des transports, ou de l'usage parfois inconsidéré des ressources naturelles. Aussi est-il essentiel de dresser un état de la situation et des perspectives qui se dessinent.

Le bilan présenté ici, largement pluridisciplinaire, est une contribution majeure à la stratégie française sur la biodiversité pour un développement durable. Il marque la détermination de notre pays à jouer un rôle d'éclaireur pour informer et alerter la communauté internationale sur des enjeux majeurs pour l'avenir de notre planète.

Michel Barnier
Ministre des Affaires étrangères

Luc Abbadie
est docteur en écologie, directeur de recherche au CNRS et professeur à l'université Pierre et Marie Curie, directeur-adjoint du Laboratoire d'écologie de l'École normale supérieure. Il enseigne l'écologie de la biodiversité, des cycles biogéochimiques et des écosystèmes dans le Master Sciences de l'univers, environnement, écologie de l'université Pierre et Marie Curie. Ses recherches portent principalement sur le cycle du carbone et de l'azote à l'interface sol-plante, dans les milieux herbacés tempérés et tropicaux. Il s'intéresse actuellement aux mécanismes écologiques qui régulent la capacité des sols à produire des nutriments minéraux et à accumuler des composés organiques.

Robert Barbault
est professeur d'écologie à l'université Pierre et Marie Curie. Il dirige le département d'Écologie et Gestion de la biodiversité du Muséum de Paris. Membre de l'Academia Europea et de nombreux comités scientifiques, il préside le Comité français du programme de l'UNESCO ‹L'homme et la biosphère›. Spécialiste de la dynamique des populations et des peuplements de vertébrés, il s'est fortement engagé dans le développement des recherches sur la dynamique de la biodiversité. Il a contribué à la création du premier programme national français sur le domaine, en connexion étroite avec la mise en œuvre du programme international Diversitas, auquel il a participé. Il est l'auteur d'une centaine de publications scientifiques et d'une douzaine d'ouvrages.

Patrick Blandin
agrégé de sciences naturelles, docteur d'État, est professeur du Muséum national d'histoire naturelle depuis 1988. Membre du département Hommes-Natures-Sociétés, il est chargé de mission scientifique à la Direction générale pour la conservation de la nature, le développement durable et l'éthique environnementale. Il a été directeur du laboratoire d'Écologie générale (1988-1998), de la Grande Galerie de l'évolution (1994-2002), du laboratoire d'Entomologie (2000-2002) et du département du Musée de l'Homme (2002-2003). Il a présidé le Comité français pour l'UICN (Union mondiale pour la nature) de 1992 à 1999. Depuis 2003, il anime le Comité scientifique de la Réserve de biosphère du pays de Fontainebleau. Auteur, depuis 1968, de travaux de systématique, d'écologie théorique et appliquée, il a également développé des recherches en histoire et épistémologie de l'écologie et animé des programmes interdisciplinaires en environnement.

Bernard Chevassus-au-Louis
est, depuis janvier 2002, président du Muséum national d'histoire naturelle. Agrégé de sciences naturelles, docteur en sciences de l'université Paris 11, directeur de recherches à l'INRA (Institut national de la recherche agronomique), il a été préalablement chef du département d'Hydrobiologie et Faune sauvage de l'INRA (1984-1989), directeur général de cet organisme (1992-1996) puis, de 1998 à 2002, président du conseil d'administration de l'AFSSA (Agence française de sécurité sanitaire des aliments). Ses travaux scientifiques portent sur la caractérisation et la gestion génétique des populations de poissons. Il a également consacré plusieurs articles à l'expertise et à l'analyse des risques sanitaires et environnementaux.

Philippe Cury
est directeur de recherches à l'IRD (Institut de recherche pour le développement). Ses travaux en écologie marine ont démarré en 1980 et lui ont permis de travailler sur les grands écosystèmes d'upwelling mondiaux (Afrique de l'Ouest, Benguela, Californie, Golfe de Guinée). Il développe l'approche écosystémique des pêches et vient d'organiser en avril dernier à UNESCO-Paris, avec V. Christensen (UBC), le symposium international sur le thème ‹indicateurs écosystémiques pour l'aménagement des pêcheries›. Il a publié plus de 70 articles scientifiques sur les relations entre l'environnement et la dynamique des populations et des écosystèmes marins et plusieurs livres sur les écosystèmes d'upwelling. Il a reçu plusieurs prix scientifiques (prix scientifique national Philip Morris 1991 des sciences de la vie, médaille de la Société d'océanographie de France 1995 et la médaille Gilchrist sud-africaine en 2002).

Jean-Claude Génot
est ingénieur écologue chargé de la protection de la nature au Syndicat de coopération pour le Parc naturel régional des Vosges du Nord, Réserve de biosphère. En tant que professionnel de la conservation de la nature, il coordonne un programme d'études et d'inventaires sur le patrimoine naturel ainsi que l'édition d'annales scientifiques et s'intéresse tout particulièrement à la gestion forestière proche de la nature. Il est membre du bureau du comité français pour le programme Homme et Biosphère (MAB) de l'UNESCO. Il est l'auteur d'un ouvrage *Quelle éthique pour la nature?* paru chez Édisud en 2003.

Jean-François Guégan
est actuellement directeur de recherche à l'Institut de recherche pour le développement (IRD) dans l'unité mixte ‹Génétique et évolution des maladies infectieuses› (UMR 2724 IRD-CNRS) à Montpellier dans une équipe travaillant sur l'épidémiologie intégrative et la génétique évolutive des maladies infectieuses et parasitaires. Ses recherches mettent particulièrement l'accent sur les dynamiques spatiales et temporelles des maladies et sur l'impact des vaccinations sur de telles dynamiques ainsi que sur les facteurs d'émergence de maladies transmissibles. Il est responsable de l'édition de 3 ouvrages scientifiques et de 80 articles scientifiques internationaux, et a donné 45 conférences dans des congrès internationaux. Il appartient à plusieurs groupes d'études et d'expertises nationaux et internationaux.

Éric Lateltin
est docteur en physique de l'atmosphère. Il est chargé de mission à l'Institut national des sciences de l'univers et à l'Institut français de la biodiversité. Ses recherches ont porté sur la physico-chimie de la stratosphère, via la mise au point d'un modèle numérique. Il s'intéresse actuellement aux interactions entre le changement climatique, les écosystèmes et les sociétés humaines, en privilégiant une démarche interdisciplinaire.

Serge Morand
est directeur de recherches au CNRS, actuellement détaché à l'IRD. Il dirige le Centre de biologie et de gestion des populations (CBGP) à Montpellier. Ses travaux portent sur l'écologie et l'évolution des relations hôtes-parasites. Plus récemment, il concentre ses travaux sur la compréhension et les conséquences de la diversification des parasites. Il coordonne l'appel d'offre de l'IFB et du GICC <Biodiversité et Changement global>.

François Renaud
est directeur de recherches au CNRS. Il dirige l'équipe <Évolution des systèmes symbiotiques> au sein de l'unité mixte de recherches IRD/CNRS 2724 <Génétique et évolution des maladies infectieuses>. Après avoir obtenu un DEA en parasitologie et pathologie puis soutenu sa thèse de spécialité fin 1980, il effectue un DEA en écologie et sciences de l'évolution qu'il obtient en 1983. Cette pluri-formation universitaire le conduit à soutenir, en 1988, une thèse de docteur ès sciences sur la biologie et l'évolution d'Helminthes parasites. Ses recherches s'orientent dès lors vers la biologie évolutive et l'écologie des interactions qui lient hôtes et parasites dans les populations et les écosystèmes. Avec Michel Tibayrenc (directeur de recherches IRD), il développe une unité de recherche entre le CNRS et l'IRD, pour allier les compétences scientifiques des deux institutions dans l'axe de <l'écologie de la santé>. Il s'intéresse plus particulièrement à l'écologie et à l'évolution des interactions entre les agents de la malaria et leurs vecteurs dans les populations. Il est l'auteur de plus de 110 publications dans des revues scientifiques internationales.

Anne Teyssèdre
est médiateur scientifique. Docteur en biologie évolutive, elle se consacre principalement à la diffusion des connaissances en écologie, éthologie et autres sciences de l'évolution. Elle a ainsi écrit cinq livres sur le comportement animal, l'écologie et/ou l'évolution, collaboré en tant que rédactrice principale à un CD-ROM sur la biodiversité marine réalisé au Muséum, et rédigé de nombreux articles en sciences de la vie et de la Terre pour des revues de vulgarisation et pour le CNDP. Elle a également réalisé une cinquantaine de dossiers et livrets pédagogiques pour le CNDP en biologie, géologie, technologie et sciences de l'Homme. Elle a collaboré et collabore actuellement, en tant que conseillère scientifique ou auteur, à divers films et expositions sur le comportement animal et la biodiversité.

Michel Trommetter
est chargé de recherche à l'INRA. Ses recherches portent sur les questions de l'accès dans la gestion de la biodiversité et plus particulièrement sur la mise en œuvre d'une propriété intellectuelle dans les biotechnologies. Il réalise ses recherches dans l'UMR GAEL INRA université Pierre Mendès France de Grenoble. Parallèlement, il est chercheur associé au laboratoire d'économétrie de l'École polytechnique à Paris et chercheur associé à l'Institut du développement durable et des relations internationales (IDDRI) à Paris. Au niveau institutionnel, Michel Trommetter est membre de la commission scientifique de l'Institut français de la biodiversité (IFB).

Jacques Weber
est économiste et anthropologue. Chercheur à l'ORSTOM (aujourd'hui IRD) de 1971 à 1983, directeur du département d'économie à l'IFREMER de 1983 à 1992, responsable d'unité de recherche sur la gestion des ressources et de l'environnement au CIRAD à partir de 1993, il a mené et dirigé des recherches dans de nombreux pays tropicaux et en Europe. Il dirige actuellement l'Institut français de la biodiversité. Chargé de conférences à l'École des hautes études en sciences sociales et à l'université de Paris X-Nanterre, il est membre de plusieurs comités scientifiques nationaux et internationaux, et vice-président du Comité français du programme <L'homme et la biosphère> de l'UNESCO. Son domaine principal d'intérêt est relatif aux interactions entre dynamique sociale et dynamique naturelle, dans le domaine de la biodiversité et des ressources renouvelables. Il est l'auteur de 88 publications en revues, ouvrages collectifs et communications à congrès, et de nombreux rapports de recherche et de consultance.

CHAP. I 8
Biodiversité et crise de croissance des sociétés humaines : l'horizon 2010
Robert Barbault et Bernard Chevassus-au-Louis

CONTRIBUTIONS

Jean-Denis Vigne

CHAP. II 24
Vers une sixième grande crise d'extinctions ?
Anne Teyssèdre

Denis Couvet, Frédéric Jiguet, Romain Julliard et Harold Levrel

CHAP. III 50
Biodiversité marine et changements globaux : une dynamique d'interactions où l'humain est partie prenante
Philippe Cury et Serge Morand

Jean-Pierre Féral, Christian Lévêque, Philippe Bouchet, Patrice Cayré et Catherine Gabrier

CHAP. IV 80
Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et changements globaux
Luc Abbadie et Éric Lateltin

Daniel Gerdeaux

CHAP. V 100
Vers une écologie de la santé
Jean-François Guégan et François Renaud

Martine Peeters, Éric Delaporte, Jean-Pierre Hugot, Jean-Paul Gonzalez, Guillaume Constantin de Magny, Marc Choisy, Hélène Broutin et John D. Thompson

CHAP. VI 136
Développement durable et changements globaux : le développement durable l'est-il encore pour longtemps ?
Michel Trommetter et Jacques Weber

Alain Leplaideur

CHAP. VII 162
Quelle politique de conservation ?
Jean-Claude Génot et Robert Barbault

Gérard Largier, Jacques Moret, Catherine Cibien, Anne Teyssèdre, Denis Couvet et Jacques Weber

CHAP. VIII 192
Que décider ? Comment ? Vers une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité pour un développement durable
Bernard Chevassus-au-Louis, Robert Barbault et Patrick Blandin

BIBLIOGRAPHIE COMMENTÉE 224
SITES INTERNET 232
GLOSSAIRE 236

Biodiversité et crise de croissance des sociétés humaines : l'horizon 2010

Robert Barbault & Bernard Chevassus-au-Louis

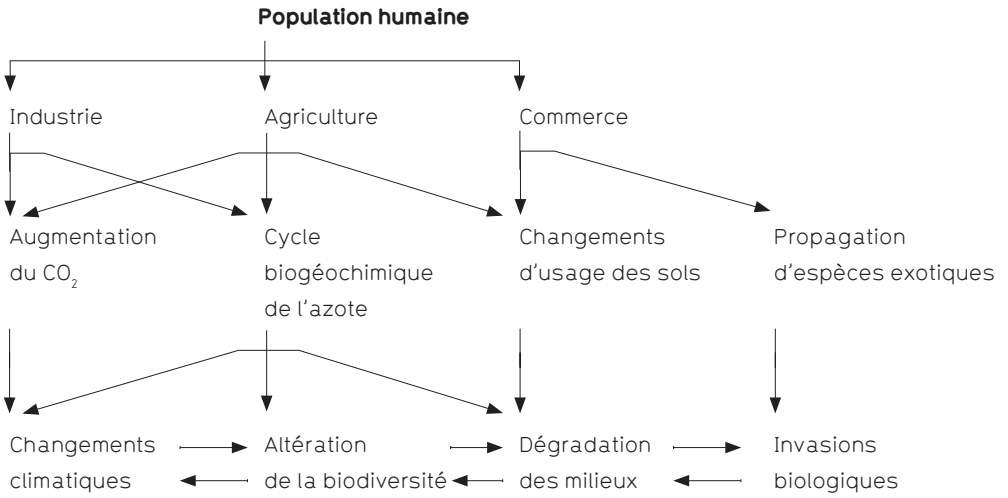
I

1. **Une planète dominée par l'homme.** Le vingtième siècle a marqué une rupture dans l'histoire, sinon des hommes, du moins de notre civilisation. C'est la double prise de conscience d'une part, de notre poids dans la dynamique de la biosphère – c'est-à-dire sur la vie qui anime toute la planète –, d'autre part de notre totale dépendance vis-à-vis de celle-ci. C'est ce que traduit le concept de biodiversité et l'affichage d'un objectif mondial de développement durable.

On pourrait dire, pour simplifier, que tout a basculé au cours de la seconde moitié du vingtième siècle, la seconde guerre mondiale marquant le point de rupture : l'homme devient, avec l'envol de sa démographie et l'amplification de sa puissance technologique et industrielle, une force planétaire majeure. En un demi-siècle la population humaine voit ses effectifs doubler, atteignant six milliards d'individus en 1999. Dans le même temps la plupart de ses consommations sont multipliées par six, qu'il s'agisse d'eau, de bois ou de combustibles fossiles. Trois cents millions d'habitants au début du premier millénaire, six milliards à l'entrée dans le troisième millénaire !

Primate audacieux – et chanceux sans doute – apparu il y a quelque deux millions d'années, *Homo sapiens* a dû surmonter bien des obstacles avant de s'imposer ainsi comme espèce dominante – et menace croissante pour beaucoup d'autres. Longtemps pétri de l'idée qu'il fallait lutter contre la nature pour survivre, ses sociétés occidentales se sont développées dans un esprit d'opposition entre l'homme et la nature, avec le postulat que cette dernière est surpuissante et sans limites. Or, il apparaît clair aujourd'hui que les ressources de la planète sont limitées, que ses mécanismes de régulation sont ébranlés, que nous sommes au moins en partie responsables de cette évolution et… que la qualité de notre avenir dépend de nos capacités à réagir.

Figure 1. Principaux changements écologiques induits par les activités humaines (modifié d'après Vitousek *et al* 1997)



Nous dépendons, pour notre développement et celui des générations futures, de l'ensemble des écosystèmes de la planète – et pas seulement des agrosystèmes, champs, plantations et pâturages dont nous tirons l'essentiel de notre nourriture (Vitousek *et al.*, 1986 ; Lubchenco *et al.*, 1991 ; Daily, 1997). Or l'équilibre de ceux-ci est soumis aux pressions croissantes que nous exerçons sur eux et qui constituent ces « changements globaux » dont on parle de plus en plus, à juste titre, – pollutions, déforestation, érosion, conversion en espaces construits ou cultivés, changements climatiques, etc. – et la diversité du vivant qui en constitue la trame fonctionnelle est menacée Fig. 1.

On parle de sixième crise d'extinction en masse, par référence aux cinq crises majeures d'extinction recensées par les paléontologues au cours des six cents millions d'années écoulés Chap. II.

2. De la diversité du vivant au concept de biodiversité. On n'a pas attendu le sommet planétaire de Rio de Janeiro de juin 1992 – date à partir de laquelle le mot biodiversité (forgé quelques années auparavant) a envahi le monde – pour savoir que le vivant était caractérisé, entre autres, par sa diversité. Pour tout biologiste, systématicien, paléontologue, écologue, généticien, physiologiste, etc., la diversité biologique est un fait bien établi et l'objet même de toute leur attention.

Alors quoi de neuf ? Avec l'émergence de ce que l'on peut appeler le concept de biodiversité, deux ruptures sont introduites, en liaison avec la dynamique scientifique et politique qui a présidé à la préparation du sommet planétaire de Rio et abouti à une grande convention internationale – la Convention sur la diversité biologique, ratifiée aujourd'hui par 188 pays.

La première touche à l'approche scientifique de la diversité du vivant et la seconde à son cadrage socio-économique et politique. Dans les deux cas, sous ces deux aspects, il s'agit d'une *globalisation* de la diversité du vivant. On parlera alors de biodiversité, pour souligner le changement de perspective.

Systématiciens, paléontologues, écologues, biogéographes et généticiens ont toujours été des familiers de la diversité du vivant – mais avec une forte tendance à n'en considérer qu'un aspect, en fonction de leur propre spécialité. Ce n'est que récemment, par exemple, que systématiciens, écologues et paléontologues se sont intéressés à la variabilité génétique – tandis que la grande majorité des généticiens ne se préoccupait guère de la diversité des espèces et a fortiori de la diversité écologique. Même les écologues, qui s'intéresseront dès la fin du dix-neuvième siècle à la diversité des espèces et à ses relations avec le contexte écologique, mirent quelque temps à prendre en compte la variabilité génétique sous-jacente.

Bref, le concept de biodiversité s'applique maintenant à l'ensemble constitué par la diversité génétique, la diversité des espèces et la diversité écologique ainsi qu'à

leurs interactions (Di Castri et Younès, 1995) – du local au planétaire, faut-il ajouter. Et cela, c'est vraiment nouveau pour la grande majorité des biologistes.

La seconde rupture, qui prolonge et oriente la première, est plus décisive encore : elle fait de la biodiversité non plus un simple constat biologique – comme c'est le cas lorsque l'on parle simplement de diversité du vivant – mais bien un concept à cadrage « sociétal », qui en souligne les dimensions sociale, économique et politique (Perrings et Gadgil, 2002). Objet d'une convention internationale, la diversité biologique n'appartient plus aux seuls biologistes ! On parle de « construction sociale de la question de la biodiversité » (Aubertin *et al.*, 1998). Qui plus est, on n'est pas seulement invité à l'analyser, en comprendre la dynamique : il s'agit aussi de la préserver, d'en préconiser des usages durables, de veiller à un partage équitable des bénéfices qu'elle apporte.

3. Inquiétudes et enjeux autour de la biodiversité. La diversité du vivant connaît une érosion sans précédent. Des espèces disparaissent, à un rythme bien supérieur au taux d'extinction « naturel » Chap. II ; beaucoup, y compris parmi les plus communes, voient leurs effectifs décroître d'année en année et leur aire géographique se restreindre ; dans le monde entier on relève la disparition d'une riche diversité de variétés de plantes et d'animaux domestiques. Bref, il n'est pas exagéré de parler de crise d'extinction en masse, et celle-là – à la différence des précédentes – est indiscutablement le fait de l'homme, directement et indirectement :

1/pollution, morcellement et dégradation des écosystèmes, conversion des forêts tropicales en pâturages ou plantations « industrielles » ;

2/invasions biologiques ;

3/surexploitation par récolte, chasse ou pêche ;

4/changements climatiques.

Tels sont les quatre types de processus ou de mécanismes qui expliquent la crise d'extinction observée.

Cela dit, derrière ces facteurs, la cause première est bien l'homme et ses besoins croissants en espace et en ressources, et ses modalités de « développement », encore trop peu respectueuses de l'environnement et de ses processus écologiques.

La biodiversité est donc, de ce fait, l'objet d'enjeux. Car elle constitue un réservoir de ressources essentielles pour le développement et le bien-être des sociétés humaines : ressources alimentaires ; ressources pharmaceutiques ; ressources en matériaux (bois, fibres). Des ressources renouvelables – donc durables à condition d'être exploitées de manière adaptée. Des ressources inégalement distribuées à la surface de la planète, avec les richesses les plus importantes dans les forêts tropicales humides – où pèsent aussi les plus sérieuses menaces (Myers *et al.*, 2000).

4. Des connaissances insuffisantes. Au-delà des éléments qui la composent, gènes ou espèces, la biodiversité est d'abord un tissu de populations en interactions, organisé spatialement en écosystèmes – toundras, steppes, forêts tempérées, savanes, forêts tropicales, lacs et rivières, océans et récifs coralliens – mais aussi champs, prairies et plantations. C'est la biosphère. Ses équilibres, à l'interface du géologique et du climatique, sont la conséquence d'une dynamique incessante où s'entremêlent les fluctuations d'abondance d'une multitude de populations d'espèces différentes et des cycles biogéochimiques, de microsite en microsite, d'écosystème en écosystème jusqu'à la planète tout entière.

Et sur cette toile de fond écologique qui n'a cessé d'évoluer depuis l'apparition de la vie il y a 3,8 milliards d'années, voilà que s'impose une espèce singulière – *Homo sapiens* – avec, depuis deux siècles surtout, un impact de plus en plus considérable, suite à une dynamique démographique, sociale et économique qui se substitue à celle purement écologique du primate qu'il pense avoir cessé d'être.

Bref, si il y a quelque chose de complexe sur cette terre, c'est bien la dynamique de ce système biodiversité/biosphère où se joue l'avenir de l'homme et de ses sociétés. En fait, un système biodiversité/biosphère/sociétés humaines où s'entrecroisent l'économique et l'écologique.

Comprendre tout cela pour mieux s'y adapter, tel est le défi qui nous est posé. Et le déficit de connaissances qui nous sépare de cet objectif doit être souligné et précisé.

Il est commun, en effet, de s'extasier sur le fossé qui sépare le nombre d'espèces vivantes identifiées à ce jour – quelque chose comme 1,7 million – et les 30 millions qui restent à découvrir, selon les estimations dont on dispose (la fourchette va de 5 à 100 millions). À noter toutefois :

1/ que ces entités que l'on appelle des espèces, à peu près claires quand il s'agit d'oiseaux ou de mammifères, d'araignées ou d'insectes, deviennent difficilement cernables quand on s'intéresse aux bactéries ou aux virus ;

2/ que sur les 1,7 million d'espèces identifiées bien peu sont réellement connues (comment elles vivent ; quel rôle elles jouent dans les écosystèmes où on les trouve ; quel intérêt elles pourraient avoir pour nous, humains).

Bref, la part de l'inconnu, dans les constituants élémentaires de la diversité du vivant, est considérable. Que dire alors de nos capacités à accéder à la dynamique de cette biodiversité si mal connue, à la complexité évoquée ci-dessus ? Eh bien ces capacités ne sont pas dérisoires, car on dispose d'une solide compréhension de la structure et de la dynamique profonde de la diversité du vivant : systématiciens et paléontologues ont beaucoup progressé dans l'élucidation de l'arbre du vivant tandis que biogéographes et écologues en établissaient l'organisation fonctionnelle, écologique. Le

cadre théorique apporté par le néodarwinisme, synthèse entre la théorie de l'évolution par sélection naturelle et les apports de la génétique et de l'écologie, est pour beaucoup dans cette capacité à comprendre, prévoir et extrapoler.

Cela dit, il reste encore beaucoup à apprendre et à comprendre… Et cela exige, à la fois, un élargissement des approches propres à chaque discipline mobilisée par les problématiques touchant à la biodiversité, et le développement d'approches interdisciplinaires.

5. Un renouvellement des approches. Le concept de biodiversité tel qu'il vient d'être défini impose le recours à des approches largement pluridisciplinaires, des changements d'échelles, tant spatiales que temporelles, la prise en compte des nécessités d'action et donc un renouvellement des problématiques.

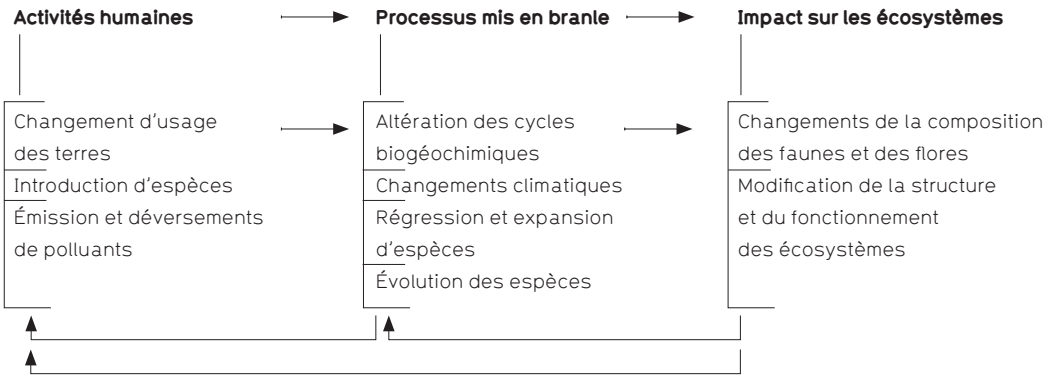
En d'autres termes, il convient de s'inscrire dans la perspective de la mondialisation qui oriente l'évolution des affaires humaines… et celle de la biodiversité. Précisons qu'ici, de ce point de vue, le vocable « mondialisation » conjugue deux acceptions parallèles, celle que lui donnent les économistes mais aussi celle qui s'impose aux écologues. Les échanges économiques et commerciaux, le Marché, se déploient à l'échelle de la planète – comme les flux de matière, d'énergie et d'espèces chers aux écologues. Et ces dynamiques sont étroitement liées depuis très longtemps : on pourrait dire depuis Christophe Colomb, en prenant cela dans sa dimension symbolique.

Pris par les entités biologiques ou écologiques que sont les populations, les peuplements ou les écosystèmes – scientifiquement accessibles à des échelles d'espace et de temps relativement réduites et circonscrites –, les écologues ont eu tendance à perdre de vue et oublier la dimension planétaire des phénomènes qu'ils étudiaient, en dépit de l'élaboration du concept de biosphère au début du vingtième siècle (Vernadsky, 1926) – qui appelait déjà l'attention sur les interactions entre sociétés humaines, géochimie, climats et dynamique du vivant. Lovelock, avec son concept Gaïa, avait relancé ce type d'approche globale – sans parvenir à toucher les écologues, alors profondément engagés dans des recherches expérimentales ou comparatives très inscrites dans le local et le « temporaire ». Il fallut attendre les décennies 1980 et 1990 pour que des courants dissidents – écologie des paysages, écologie industrielle, macroécologie – parviennent à briser enfin ce carcan (Lubchenco *et al.*, 1991). On ne compte plus, aujourd'hui, le nombre des travaux qui montrent combien le local est affecté par le global – tels que les effets des fluctuations climatiques liées aux courants océaniques (Nao ou Enso) sur la dynamique des peuplements animaux et végétaux (Post et Stenseth, 1998, Lima *et al.*, 2002 ; Ogutu et Owen-Smith, 2003 ; Chavez *et al.*, 2003…).
Les chapitres II à V illustrent les différents aspects de cette révolution scientifique.

6. Réponses écologiques aux changements climatiques. Au-delà de la présentation devenue classique des effets des activités humaines sur les cycles biogéochimiques, la biodiversité et le climat[Fig. 1] rappelons ici, dans l'esprit de cet ouvrage, que les conséquences directes et indirectes des activités humaines sur les écosystèmes et leurs composantes biologiques peuvent être classées en quatre principales catégories[Fig. 2] :

1/effets sur les cycles biogéochimiques et sur le climat ;
2/effets sur les espèces, leur physiologie, leur démographie, leur génétique.
3/effets sur la structure des écosystèmes
(notamment composition des faunes et des flores) ;
4/Effets sur le fonctionnement des écosystèmes

Figure 2. Principaux processus mis en branle par les activités humaines et impacts résultants sur les écosystèmes



On insistera ici sur la deuxième catégorie, à savoir, les réponses des espèces aux transformations induites par les activités humaines à l'échelle planétaire – lesquelles influent sur le point 3.

Elles sont de trois types : la régression (éventuellement jusqu'à l'extinction) ; l'expansion (invasions biologiques ou pullulations locales) ; l'évolution intrinsèque.

Les deux premiers phénomènes sont très généralement invoqués sous les expressions d'érosion de la biodiversité et d'invasion biologique. On s'est beaucoup moins intéressé en revanche à l'adaptation des espèces aux changements environnementaux.

Appréhender scientifiquement les réponses des espèces aux actions de l'homme et à leurs effets directs et indirects suppose nécessairement de considérer leur dimension *démographique*. Le sujet est donc vaste, de la problématique des extinctions à celle des invasions biologiques (Canadell & Mooney, 2002). On ciblera donc exclusivement

ici sur le cas particulier des réponses aux changements climatiques. Que les espèces soient influencées, dans leur distribution, leur physiologie ou leur écologie, par les facteurs climatiques – température, vent, précipitations, périodes de gel, etc. – n'est pas une découverte récente pour le biologiste ou l'écologue.

Mais l'essentiel de l'attention s'est longtemps focalisé sur l'action des facteurs climatiques à l'échelle locale, négligeant à peu près totalement la nature holistique du système climatique. *« Récemment, cependant, une attention croissante a été portée aux patterns de variabilité climatique à grande échelle et à impacts écologiques marqués sur des intervalles de temps interannuels ou plus longs »* (Stenseth *et al.*, 2002).

En d'autres termes, les écologues intéressés par les impacts des facteurs climatiques sur la faune ou la flore n'ont pas ignoré le rôle de la variabilité climatique *locale*. Mais c'est seulement depuis peu qu'ils mesurent, par exemple, le rôle déterminant de l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) ou de l'El Niño – Southern Oscillation (ENSO) sur la végétation, les herbivores et les carnivores, comme sur la biologie des océans ou les stocks de poissons (cf. Post & Stenseth, 1999 ; Post & Forchhammer, 2002 ; Peñuelas & Fiella, 2001 ; Stenseth *et al.*, 2002 ; Thompson & Ollason, 2001 ; Walther *et al.*, 2002).

Parmi la diversité des réponses observées, McCarty (2001) et Walther *et al.* (2002) reconnaissent notamment : des *décalages* de rythmes saisonniers ; des *glissements* d'aire géographique ; des *dynamiques complexes*, à l'échelle des peuplements et réseaux trophiques.

Même s'il est clair que la cible première des altérations des conditions climatiques est l'organisme individuel, les réponses observées à l'échelle des populations et des écosystèmes dépendent de cascades d'interactions, intraspécifiques et interspécifiques qui donnent un caractère complexe à la dynamique d'ensemble (Chap. II à V pour de plus amples développements).

Ainsi, les réponses manifestées par des populations végétales peuvent se répercuter sur les populations d'herbivores elles-mêmes éventuellement affectées directement par les variations climatiques, puis celles de carnivores.

Stenseth *et al.* (2002) soulignent que de telles interactions complexes posent un défi majeur pour l'analyse et la prévision des impacts et des fluctuations climatiques à grande échelle. Pour y progresser, ils recommandent l'implication d'écologues, de climatologues, de statisticiens et de modélisateurs – et le développement d'expérimentations adaptées, permettant d'explorer les mécanismes causaux sous-jacents. Les effets des changements climatiques sur les écosystèmes sont restés difficilement prévisibles du fait d'incertitudes majeures concernant la nature des liens et des mécanismes entre les processus physiques et biologiques (Harrington *et al.*, 1999 ; Post *et al.*, 1999 ; Walther *et al.*, 2002). Pour Ferrière *et al.* (2004), il s'agit de déterminer les conditions selon lesquelles la biodiversité pourrait accélérer ou ralentir les changements globaux.

7. L'homme comme force évolutive planétaire. Dans un ouvrage remarqué (*The Evolution explosion. How humans cause rapid evolutionary change*), Palumbi (2001) attire notre attention sur l'homme comme plus grande force évolutive de la planète (titre de son article dans *Science*, 2001) (Chap. II à V pour de plus amples développements).

La survenue de changements évolutifs accélérés est aisée à comprendre : ceux-ci dérivent de la forte sélection naturelle exercée par la technologie humaine et ses produits. L'importance des changements évolutifs induits par l'homme peut être mesurée économiquement, dans nombre de cas, et apparaît notamment dans la vulnérabilité des sociétés à des maladies incontrôlables ou des pullulations de ravageurs.

L'évolution de la résistance aux antibiotiques, comme aux pesticides, est un excellent exemple. Mais on la note aussi dans les traits biologiques des espèces exploitées ou introduites (poissons, moineaux en Amérique), etc.

La diversité et l'ampleur potentielle des conséquences des activités humaines sur les écosystèmes et leurs composantes biologiques, quoiqu'insuffisamment étudiées encore, s'imposent comme une réalité complexe mais appréhendable.

À côté des efforts consentis aujourd'hui à l'étude des invasions biologiques ou à la biologie des extinctions (et là un effort est à faire) il semble urgent de s'attacher :

1/ à l'analyse des réponses démographiques et écosystémiques aux changements climatiques ;

2/ à l'étude des conséquences évolutives des actions anthropiques.

Voir sur ces sujets le récent livre de Ferrière *et al.* : *Evolutionary Conservation Biology* (2004) ainsi que celui de McMichael (2001) qui élargit le champ de réflexion au vaste domaine de la santé humaine.

Enfin, la compréhension des relations entre l'essor de l'espèce humaine et l'évolution des faunes et des flores gagnera à s'appuyer sur les études subtiles développées par des paléoécologues ou archéozoologues Voir ci-contre.

Des faunes modelées par l'homme

Jean-Denis Vigne
Muséum national d'histoire naturelle, Paris

Afin de montrer, à la fois, les modalités et la complexité des impacts de l'homme sur les peuplements animaux, on évoquera l'exemple des faunes de vertébrés terrestres des îles méditerranéennes durant l'holocène (à partir de – 9200 ans avant J.-C.)

La plupart des grandes îles telles que Chypre, la Crète, la Sardaigne, la Corse ou Majorque, sont entourées de fosses marines très profondes, et sont restées séparées du continent depuis au moins 700 000 ans. Cet isolement long est à l'origine d'une situation particulièrement favorable pour l'étude de l'impact de l'anthropisation sur la biodiversité à l'échelle de quelques millénaires. En effet, lorsque les représentants de la lignée humaine se sont répandus sur les pourtours de la Méditerranée, ces îles vraies n'étaient déjà plus accessibles autrement que par bateau. Et, même si quelques incursions de chasseurs néandertaliens ou sapiens ont pu avoir lieu sans laisser de traces archéologiques probantes, l'implantation durable de groupes humains tirant l'essentiel de leur subsistance de l'île ne s'est pas produite avant le début de l'holocène pour Chypre et la Corse, soit vers 9 000 ans avant J.-C.

Il est donc possible de suivre sur ces îles, comme dans autant de laboratoires naturels, les conséquences de cette anthropisation sur la biodiversité, et d'en tirer des enseignements pour notre développement actuel. Cette démarche est d'autant plus intéressante que différents types de sociétés se sont succédé sur ces îles, depuis les derniers piégeurs-pêcheurs du mésolithique, jusqu'aux systèmes économiques modernes fortement marqués par le tourisme, en passant par les premiers éleveurs néolithiques, les premières sociétés étatiques de l'Antiquité et les commerçants et féodaux du Moyen Âge. Les méthodes de la bioarchéologie, modernisées par les techniques de la haute résolution chronologique (datations radiométriques) et de l'analyse quantitative, ont permis, durant les années 1980 et 90, de retracer cette histoire, notamment en ce qui concerne les vertébrés.

L'histoire débute, à la fin des temps glaciaires, avec une faune de vertébrés très marquée par un isolement long : la biodiversité sur chaque île est faible (six espèces de mammifères en Corse contre vingt-six actuellement) mais les espèces y ont évolué en milieu clos, donnant toutes naissance à des formes propres à chacune des îles (espèces endémiques : éléphants, hippopotames, cerfs ou hiboux nains ; mulots, souris ou campagnols géants…). Même pauvres, ces faunes insulaires, comme autant de véritables petits « mondes perdus », contribuaient donc fortement à accroître la biodiversité à l'échelle du bassin méditerranéen.

On a pu montrer que le schéma d'évolution de ces faunes était très comparable d'une île à l'autre, mais différent d'un groupe zoologique à l'autre, en fonction de sa fonction économique et symbolique dans les sociétés humaines concernées.

Pour les mammifères, l'intervention de l'homme s'est soldée, en huit mille ans, par un renouvellement total de la faune endémique de l'ensemble des îles : aucun des taxons du début de l'holocène ne subsiste, et, à l'exception de deux espèces (une musaraigne crétoise et une souris chypriote), tous les mammifères terrestres qui peuplent les îles méditerranéennes aujourd'hui sont d'introduction holocène, à partir du proche continent. Ce renouvellement faunique total comporte cinq composantes.

On enregistre tout d'abord une extinction de la grande faune. La question se pose encore de savoir si les grands mammifères (cervidés, hippopotames, éléphants nains…) ont disparu sous les coups des premiers chasseurs venus sur les îles méditerranéennes ou bien s'ils ont été victimes de la rupture climatique intervenue il y a onze mille ans, la plus violente des cent mille dernières années. Les indices disponibles à ce jour plaident plutôt en faveur de l'extinction climatique.

On note ensuite une extinction différée de la petite faune. En Corse, où le phénomène a été étudié en détail, les musaraignes, rongeurs et lièvres autochtones ont longtemps côtoyé les hommes. Piégés et consommés par les néolithiques, chassés par les canidés nouvellement introduits, soumis à la concurrence des commensaux immigrants, ils ont régressé dès la fin du Néolithique, sans toutefois s'éteindre. Ce n'est qu'au premier millénaire après J.-C. que les

avancées agropastorales massives ont provoqué l'extinction des derniers îlots de populations.

Parallèlement, il y a eu introduction d'animaux domestiques et marronnage. Entre la fin du neuvième millénaire avant J.-C. pour Chypre, le milieu du sixième millénaire pour la Corse et la Sardaigne, les îles ont été touchées en même temps que leurs proches continents, par la vague néolithique de transfert des ongulés domestiques venue du Proche Orient. Outre le fort impact de ces premiers troupeaux de chèvres, moutons, porcs et bovins sur l'environnement, cette introduction massive a provoqué un phénomène bien connu dans les zones nouvellement investies par de petits groupes d'éleveurs : le marronnage. Les mouflons de Chypre, de Sardaigne et de Corse, tout comme les sangliers sont issus du retour à l'état sauvage de moutons ou de porcs néolithiques. Ils en sont donc de véritables « fossiles vivants ».

Des animaux ont été également introduits pour la chasse. Ces îles étant dépourvues de grand gibier, les néolithiques puis leurs descendants ont introduit volontairement des espèces telles que daims, cerfs et renards, mais aussi, au fil des temps historiques, lièvres et lapins.

Enfin, on relève une immigration facilitée d'anthropophiles et de commensaux. L'accroissement des échanges de denrées entre les îles et le continent dès le milieu du Néolithique a facilité l'immigration de nombreux taxons anthropophiles : crocidures (sorte de musaraignes), mulots et lérots, mais aussi souris et rats aux temps historiques. Tous ont contribué à modifier les équilibres biologiques sur ces îles.

Le bilan de ce renouvellement de faune pourrait se résumer à deux chiffres qui traduisent l'impact de l'anthropisation : un taux d'immigration de 9 à 17 taxons/10 000 ans (alors qu'il est en moyenne de 0,48 taxon/10 000 ans pour le pléistocène) et un quintuplement de la richesse spécifique (de 3-6 espèces selon les îles, à 22-29). Cependant, les îles méditerranéennes portent aujourd'hui des faunes mammaliennes très faiblement endémiques et moins riches que des zones continentales de même surface : elle sont composées en majorité d'espèces marronnes (mouflons, sangliers, chèvres sauvages…), gibiers (cerfs, sangliers, lapins…), anthropophiles (mulots, crocidures…) ou commensales (souris, rats), presque toutes généralistes et non différentes de celles du continent. Même si, sur chaque île, on constate une augmentation de la biodiversité, à l'échelle du bassin méditerranéen, l'intervention humaine holocène aura provoqué une forte perte.

La situation est différente lorsqu'on considère les autres groupes de vertébrés terrestres. Pour la Corse, on a pu établir qu'aucune des quatorze espèces autochtones de batraciens et reptiles ne s'est éteinte au fil de l'holocène, et qu'elle ne s'est enrichie que de quatre taxons anthropophiles ou commensaux introduits par l'homme. En forçant le trait, on pourrait presque avancer que les minimes fluctuations climatiques de l'holocène, tel que le Petit Âge Glaciaire (XIIIe-XIXe siècle après J.-C.), ont eu, sur ces faunes peu prisées par l'homme, plus d'effet que l'anthropisation. Pour les oiseaux, comme pour les mammifères, on note l'extinction de quelques taxons à endémisme marqué, tels le grand duc nain de Corse ou la chevêche de Crète, et l'introduction de quelques espèces de chasse (perdrix) ou commensales (moineau), mais près de 60 % des espèces probablement nicheuses en Corse au début de l'holocène le sont encore aujourd'hui. La plus importante modification de l'avifaune liée à l'anthropisation sur cette longue période est l'augmentation des taxons de milieux ouverts, dont l'immigration, facilitée par les défrichements agropastoraux des temps historiques, a augmenté la diversité de 20 à 30 %.

L'histoire des peuplements de vertébrés terrestres des îles méditerranéennes telle qu'elle vient d'être résumée offre en premier lieu une illustration de l'importance du facteur anthropique dans la constitution de communautés biologiques longtemps considérées comme « naturelles ». À ce titre, ces travaux ont contribué, dès la fin des années 1980, à enrichir les modèles biogéographiques en vogue à l'époque, en y introduisant une forte composante anthropogénique. En second lieu, la mise en évidence des différents processus en cause offre, sinon un modèle, du moins une grille d'analyse pour aborder les effets de l'anthropisation sur les communautés de vertébrés continentales.

Références :
Callou, C. (2003) ; Vigne J.- D. (1997 ; 1999 ; 2000)

8. Biodiversité et développement durable. L'évolution de la diversité du vivant s'inscrit donc dans une dynamique planétaire où interagissent étroitement avec la biosphère des sociétés humaines qui en dépendent et des climats que ces dernières affectent indirectement.

Voilà pourquoi, à Rio comme à Johannesburg, on a insisté sur un fait encore sous-estimé, à savoir que le développement économique et social de l'humanité dépend de la santé à long terme de l'environnement – ce dont la biodiversité serait une bonne mesure (Daily, 1997 ; Millenum Ecosystem Assessment, 2003).

Potentiel de ressources alimentaires, pharmaceutiques ou industrielles et machinerie vivante à l'origine des services écologiques assurés par les écosystèmes, la biodiversité est clairement identifiée aujourd'hui comme l'un des atouts du développement durable assigné comme objectif aux sociétés humaines (Barbault *et al.*, 2002).

En même temps, la grande majorité des spécialistes s'accordent à diagnostiquer la venue d'une sixième crise d'extinction en masse (Leakey & Lewin, 1997 ; voir chapitre II) : la biodiversité fout le camp ! Il est urgent d'apprendre à « réconcilier » les habitats au bénéfice des hommes *et* de la biodiversité, selon le terme de Rosenzweig (2003).

Cela dit, les écologues sont peu armés pour apprécier toutes les dimensions qu'impliquent les relations entre biodiversité, sociétés humaines et développement durable : Michel Trommeter et Jacques Weber, dans le chapitre VI, s'y penchent avec le regard de l'anthropologue et de l'économiste.

9. Stopper l'érosion de la biodiversité à l'horizon 2010. Le sommet mondial de Johannesburg sur le développement durable, en novembre 2002, fut l'occasion de revenir sur le rôle central de la biodiversité dans les affaires des hommes et de leur planète, dix ans après le premier sommet, celui de Rio de Janeiro, où fut signé la Convention sur la diversité biologique.

À Johannesburg il fut reconnu que la biodiversité occupait une place centrale en matière de développement durable et d'éradication de la pauvreté. Son caractère essentiel pour le fonctionnement de notre planète, le bien-être, les moyens d'existence et l'intégrité culturelle des hommes fut rappelé : quarante pour cent de l'économie mondiale reposent sur les produits biologiques et les processus écologiques.

Pourtant, fût-il reconnu, de lourdes menaces continuent de peser sur cette précieuse et fragile biodiversité, du fait même des activités humaines.

Aussi, dans le cadre de la Convention sur la diversité biologique – et dans la perspective d'assurer les conditions mêmes d'un développement durable et d'une réduction de la pauvreté, les pays réunis à Johannesburg s'engagèrent à prendre des mesures pour réduire significativement les taux actuels d'érosion de la biodiversité (Eea, 2004).

La communauté européenne et la France affichèrent même un objectif plus ambitieux : stopper les pertes de biodiversité avant 2010 ! – objectif il est vrai peut-être jouable dans ces pays où la flore et la faune actuelles font partie de paysages largement anthropisés depuis longtemps, ce qui n'est pas le cas des régions tropicales où les exigences de développement conjuguées aux appétits de croissance de firmes internationales « prédatrices » affectent dangereusement la biodiversité au point qu'un tel objectif serait illusoire.

Afin, sinon d'atteindre, du moins de tendre vers cet objectif (ce qui est scientifiquement plus crédible), les pays qui s'y sont engagés ont mis en œuvre des stratégies nationales de recherche et de conservation de la biodiversité, lesquelles supposent le développement de connaissances, l'organisation de dispositifs d'inventaires et de suivis des faunes et des flores et des efforts de communication et d'éducation.

On aura avantage à s'appuyer sur les développements récents de la « biologie de la conservation » (Chap. VII ; Babin, 2003 ; Barbault, 1997 ; Soulé & Orians, 2001 ; Western & Pearl, 1989). Dans leur encart sur le « pari de la réconciliation », Anne Teyssèdre, Denis Couvet et Jacques Weber montrent que la conservation de la biodiversité requiert aujourd'hui sa valorisation économique et sociale.

Enfin, nous reviendrons plus longuement, dans le chapitre de conclusion à cet ouvrage Chap. VIII, sur ce qui devrait fonder les stratégies de recherche sur la biodiversité pour un développement durable.

Aubertin C., Boisvert V., Vivien F. D., 1998,
« La construction sociale de la question de la biodiversité », *Natures, Sciences, Sociétés*, n° 1, p. 7-19.

Babin D., 2003,
« Des espaces protégés pour concilier conservation de la biodiversité et développement durable »,
Les cahiers de l'Ifb, Ifb, Paris, 52 p.

Barbault R., 1997,
Biodiversité. Introduction à la biologie de la conservation, Hachette, Paris, 160 p.

Barbault R., 2002,
« La biodiversité : un patrimoine menacé, des ressources convoitées et l'essence même de la vie »,
in **Barbault R., Cornet A., Jouzel., Mégie G., Sachs I. & Weber J.** (eds), *Johannesburg 2002. Sommet mondial du développement durable. Quels enjeux ? Quelle contribution des scientifiques ?*
Ministère des Affaires étrangères – adpf, Paris, p. 53-82.

Barthod C. *et al.*, 2003,
« Bilan de dix ans de débats passionnés sur la gouvernance des espaces naturels protégés en France »,
Revue forestière française, n° 6, p. 495-509.

Callou C., 2003,
De la garenne au clapier, Muséum national d'histoire naturelle (mém. 189), Paris.

Canadell J.-G. & Mooney H. A., 2002,
« Biological and Ecological dimensions of global environmental change », in **Ted Munn** (ed) *Encyclopedia of Global Environmental Change*, vol. 2., John Wiley & Sons, p. 1-9.

Chavez F. P., Ryan J., Lluch-Cota S. E. & Niquen M., 2003,
« From anchovies to sardines and back : multidecadal change in the pacific ocean », *Science*, n° 299, p. 217-221.

Daily G.C. (ed), 1997,
Nature's Services. Societal Dependence on Natural Ecosystems, Island Press, Washington DC, 392 p.

Eea, 2004,
« Halting the loss of biodiversity in Europe », *Eea Briefing*, n° 1 (European Environment Agency, www.eea.eu.int).

Ferrière R., Diekmann U. & Couvet D., 2004,
Evolutionary Conservation Biology. Cambridge University Press, 445 p.

Harrington R., Wolwod I. & Sparks T. H., 1999,
« Climate change and trophic interactions », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14, p. 146-150.

Leakey R. & Lewin R., 1997,
La sixième extinction. Évolution et catastrophes, Flammarion, Paris, 344 p.

Lima M., Stenseth N. C. & Jacksic F. M., 2002,
« Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile », *Ecology Letters*, n° 5, p. 273-284.

Lubchenco J. *et al.*, 1991,
« The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda », *Ecology,* n° 72, p. 371-412.

McCarty J.-P., 2001,
« Ecological consequences of recent climate change », *Conservation Biology*, n° 15, p. 320-331.

McMichael T., 2001,
Human Frontiers, Environments and Disease, Cambridge University Press, Cambridge, 414 p.

Millenium Ecosystem Assessment, 2003,
Ecosystems and Human Well-Being, Island Press, Washington DC, 245 p.

Myers N. *et al.*, 2000,
« Biodiversity hotspots for conservation priorities », *Nature*, n° 403, p. 853-858.

Ogutu J. O. & Owen-Smith N., Enso, 2003,
« Rainfall and temperature influences on extreme population declines among african savanna ungulates », *Ecology Letters,* n° 6, p. 412-419.

Palumbi S. R., 2001,
« Humans as the world's greatest evolutionary force », *Science,* n° 29, p. 1786-1790.

Palumbi S. R., 2001,
The Evolution Explosion. How Humans Cause Rapid Evolutionary Change. W.W. Norton, New York, 278 p.

Peñuelas J. & Filella I., 2001,
« Responses to a warming world », *Science,* n° 294, p. 793-794.

Perrings C., Mäler K.-G., Folke C., Holling C. S., & Jansson P. B.-O. (eds), 1995,
Biodiversity Loss. Economic and Ecological Issues, Cambridge University Press, 332 p.

Perrings C. & Gadgil M., 2002,
Pour une protection efficace et équitable de la biodiversité, Iddri, Paris, 46 p.

Post, E. & Forchhammer M.C., 2002,
« Synchronization of animal population dynamics by large scale climate », *Nature,* n° 420, p. 168-171.

Post E., Peterson R. O., Stenseth N. C. & Mac Laren B. E., 1999,
« Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate », *Nature,* n° 401, p. 905-907.

Post E. & Stenseth N. C., 1999,
« Climatic variability, plant phenology and northern ungulates », *Ecology,* n° 80, p. 1332-1339.

Stenseth, N. C., Mysternd A., Ottersen G., Hurrell J. W., Chan K. S. & Lima M., 2002,
« Ecological effects of climate fluctuations », *Science,* n° 297, p. 1292-1296.

Soulé H. E. & Orians G. H. (ed), 2001,
Conservation Biology. Reseach Priorities for the Next Decade, Island Press, Washington DC, 307 p.

Tompson P. M. & Ollason J.-C., 2001,
« Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics », *Nature,* n° 413, p. 417-420.

Vernadsky W., 1997,
La Biosphère, Diderot Éditeur, Paris, 284 p.

Vigne J.-D. (dir.), 1997,
Îles, vivre entre ciel et mer, Paris, Nathan – Muséum national d'histoire naturelle, 126 p.

Vigne J.-D., 1999,
« The large "true" Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna ? Recent data and new reflections », in **Benecke N.** (éd.), *The Holocene History of the European Vertebrate fauna. Modern aspects of research* (Workshop, 6th-9th April 1998, Berlin), *Archäologie in Eurasien*, n° 6, Deutsches Archäologisches Institut, Eurasien-Abteilung, Berlin, p. 295-322.

Vigne J.-D., 2000,
« Les chasseurs préhistoriques dans les îles méditerranéennes », *Pour la Science*, Dossier Hors série *La valse des espèces*, juillet 2000, p. 132-137.

Vitousek P. M., Erlich P. R., Erlich A. H. & Matson P. A., 1986,
« Human appropriation of the products of photosynthesis », *Bioscience,* n° 36, p. 368-373.

Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenko J. & Melillo J.-M., 1997,
« Human domination of earth's ecosystems », *Science,* n° 277, p. 494-499.

Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. Y. C., Fromentin J.-M., Hoegh-Goldberg O. & Bairlein F., 2002,
« Ecological responses to recent climate change », *Nature,* n° 416, p. 389-395.

Western D. & Pearl M. (ed), 1989,
Conservation for the Twenty-First Century, Oxford University Press, New York, 365 p.

Vers une sixième grande crise d'extinctions ?

Anne Teyssèdre

II

1. **Introduction.** Déforestation à grande échelle, déversement massif de pesticides dans les sols et les cours d'eau, d'hydrocarbures dans les mers, surpêche, émission de gaz à effet de serre… comment ces agressions de l'environnement par notre espèce, forte aujourd'hui de six milliards d'individus, ne pourraient-elles avoir d'impact négatif sur la biodiversité terrestre et marine ?

Quelle est l'ampleur de cet impact ? Faut-il craindre, comme le soutiennent de nombreux écologues, l'extinction massive de plus de 50 % des espèces animales et végétales de la planète ? Il s'agirait alors, après les grandes extinctions marquant la fin de l'Ordovicien (-438 Ma), du Dévonien (-367 Ma), du Permien (-248 Ma), du Trias (-208 Ma) et du Crétacé (-65 Ma), de la 6e extinction massive de cette ampleur depuis le début de l'ère primaire (cf. Sepkoski, 1986). Crise d'extinctions causée cette fois non pas par un bouleversement géologique (volcanisme intensif, collision avec une grande météorite…), comme dans les cas précédents, mais par l'activité destructrice d'une seule espèce, qui plus est dotée de raison : la nôtre. Lourde responsabilité pour *Homo sapiens* !

Les archives paléontologiques attestent l'action destructrice de l'Homme sur les autres espèces dès le Paléolithique. Proies de choix, prédateurs potentiels ou compétiteurs redoutés, de nombreuses espèces de grands vertébrés terrestres – membres de la « mégafaune » – ont selon toute vraisemblance été décimées par notre espèce chasseuse sur les continents et les îles depuis 50 000 ans. Ainsi il y a 46 000 ans, soit moins de 10 000 ans après la colonisation de l'Australie par notre espèce, vingt-trois des vingt-quatre genres de grands mammifères (marsupiaux), oiseaux et reptiles propres à ce continent, pesant plus de 45 kg, avaient entièrement disparu ! Le climat régional étant plutôt stable et favorable à l'époque, il ne peut être la cause première de ces extinctions. Il semble en revanche que les colons humains, par leur pratique – trop – efficace de la chasse et des feux de brousse, sont les responsables de cette hécatombe (Roberts *et al.*, 2001). Plus tard, à la fin de la dernière glaciation (il y a environ 12000 ans), le réchauffement climatique rapide et la chasse ont probablement été coresponsables de la disparition du mammouth, du rhinocéros laineux, du lion des cavernes et d'autres grands mammifères d'Europe et d'Amérique du Nord (Stuart, 2004).

Plus impressionnant encore, peut-être : la colonisation progressive de centaines d'îles polynésiennes par les humains et leurs animaux domestiques – chiens, cochons, poules… –, depuis 30 000 ans, s'est accompagnée de la disparition de plus de la moitié des espèces et sous-espèces d'oiseaux terrestres ou arboricoles endémiques à ces îles, soit peut-être 2000 espèces ! (Steadman, 1995). Libres de prédateurs sur leurs îles depuis des centaines de générations, les grands oiseaux terrestres et limicoles avaient pour nombre d'entre eux perdu leurs ailes ou leur capacité de vol : la plupart ont été incapables de fuir et/ou de défendre leurs couvées face aux hommes et à leurs mammifè-

res domestiques (cf. aussi Teyssèdre, 2003). Beaucoup de petites espèces arboricoles ont quant à elles été privées d'habitat par la déforestation. Incapables de se disperser, fragilisées en outre par leurs faibles effectifs, les espèces et sous-espèces d'oiseaux endémiques de ces îles se sont éteintes par centaines.

Depuis la fin des années 1970, des écologues tentent d'estimer l'ampleur de la crise actuelle de la biodiversité au moyen de diverses méthodes…

2. Estimation des taux actuels d'extinction. Pour mesurer l'érosion actuelle de la biodiversité, des biologistes ont estimé les taux actuels d'extinction et les ont comparés aux taux attendus en l'absence de crise. Le taux d'extinction est la fraction des espèces d'un groupe systématique donné (taxon) qui disparaissent pendant l'intervalle de temps considéré.

Que ce soit en temps de crise ou dans des conditions écologiques « normales », la durée de vie des espèces est limitée : toute espèce qui apparaît est vouée à disparaître. À chaque instant, l'espérance de vie d'une espèce dépend avant tout de son effectif. D'après les archives paléontologiques, David Raup estime entre un et dix millions d'années (Ma) la durée de vie moyenne des espèces animales, selon les groupes zoologiques.

Pour de grands effectifs, le taux d'extinction attendu dans des conditions de stabilité du nombre d'espèces est égal au quotient de ce nombre par leur durée de vie moyenne. Ainsi, pour une durée de vie moyenne de 5 Ma par espèce, le taux « normal » d'extinctions attendues par siècle est de 1/50 000, soit 0,002 %. Ainsi, avec une biodiversité animale estimée aujourd'hui entre 10 et 20 millions d'espèces, on peut attendre, si la biodiversité est stable, entre 200 et 400 extinctions par siècle.

Bien entendu, les taux d'extinction ne peuvent se mesurer que sur des espèces précédemment décrites. Or seule une fraction mineure des espèces totales – peut-être 10 % – l'ont été, pour la plupart au cours du XXe siècle. C'est ainsi qu'un million d'espèces d'insectes seulement sont connues sur 8 à 15 millions au total, 70 000 espèces de champignons sur peut-être deux millions, et 80 000 espèces d'algues et de protistes sur près d'un million. Seuls deux groupes systématiques relativement peu nombreux, et très étudiés, ont été largement inventoriés : les systématiciens ont ainsi décrit environ 95 % des vertébrés (soit 50 000 espèces) et 85 % des plantes vasculaires (soit 270 000 espèces) actuels (cf. Harrison & Pearce, 2000).

Pour estimer les taux d'extinctions selon les taxons, des biologistes ont calculé les fractions des espèces éteintes depuis 400 ans parmi les ensembles d'espèces décrites (Smith *et al.*, 1993a). Mais ces fractions sont d'amples sous-estimations des taux actuels d'extinction parce que la plupart des espèces décrites ne l'ont été que tardivement, au XIXe et au XXe siècle. Seuls les vertébrés et les plantes étaient déjà bien inventoriés au

XVIIIe siècle. Dans ces conditions, les taux d'extinction estimés pour la période 1600-2000 sous-évaluent largement les nombres d'espèces éteintes au cours des trois premiers siècles de cette période.

Pour éviter cet écueil, les estimations des taux actuels d'extinction doivent porter sur une période récente, et sur des groupes bien inventoriés. Dans le tableau ci-dessous, nous présentons les fractions des espèces éteintes au XXe siècle parmi les espèces décrites. Ces valeurs sont de bonnes estimations des taux d'extinction au XXe siècle pour les plantes et les vertébrés. Ce sont en revanche des sous-estimations de ces taux pour les autres groupes systématiques, inventoriés plus tardivement, et particulièrement pour les insectes, décrits en majorité après 1950.

Tableau 1. Taux d'extinctions estimés pour le XXe siècle (d'après Smith *et al.*, 1993a et b, et Harrison & Pearce, 2000).

	Nombre d'espèces décrites	Nombre d'extinctions au XXe siècle		Taux d'extinction au XXe siècle	Rapport nb extincts	Espèces menacées	
		attendu	observé	%	observé/attendu	nb	%
Plantes	270 000	5,4	270	0,1	50	30 000	11
Vertébrés	50 000	1	260	0,6	260	2 300	4,6
Mammifères	4 500	0,09	50	1,1	560	1100	24
Oiseaux	9 500	0,19	40	0,4	200	1110	11
Reptiles	6 300	0,13	8	0,3	60	253	3
Amphib.	4 200	0,08	5	0,12	60	124	3
Poissons	24 000	0,5	150	0,7	300	734	3
Mollusques	70 000	1,4	(140)	(0,2)	(100)	920	1
Insectes	950 000	19	(50)	(0,005)	(2,6)	(537)	(0,05)
Crustacés	40 000	0,8	(8)	(0,02)	(10)	407	1

Comme on le voit, les valeurs fiables obtenues pour les plantes et les vertébrées sont très élevées : entre 50 et 560 fois supérieures aux taux d'extinction attendus pour une biodiversité stable. Les valeurs calculées pour les autres groupes, qui sont comme expliqué plus haut des sous-estimations – cas des insectes, en particulier –, sont elles aussi toutes supérieures aux taux « normaux » attendus. Sans aucun doute, la biodiversité mondiale est en déclin.

3. Estimation de l'érosion actuelle de la biodiversité. Quel que soit leur degré de fiabilité, les taux d'extinction sont une mesure différée de l'érosion de la biodiversité : ils renseignent sur le déclin passé des espèces, et non pas sur leur déclin actuel, ni bien sûr sur les causes de celui-ci. Or les espèces ne s'éteignent pas instantanément en réponse au bouleversement de leurs conditions de vie, mais après une période de déclin qui s'étend sur plusieurs décennies ou plusieurs siècles, voire plusieurs millénaires. Le surcroît d'extinctions observé au XXe siècle ne témoigne donc que très marginalement de l'érosion actuelle de la biodiversité.

Pour cerner de plus près cette érosion, des biologistes ont calculé dans les années 1990, à partir des listes rouges de l'UICN, les taux d'espèces aujourd'hui menacées dans les différents taxons. Les résultats – qui ne tiennent pas compte du réchauffement climatique en cours – sont présentés dans le tableau 1. Ces taux sont supérieurs ou égaux à 1 % dans la quasi-totalité des taxons étudiés, à l'exception des insectes. Le faible taux d'espèces menacées estimé pour ce groupe (0,05 %) est d'ailleurs contesté par de nombreux écologues. Les groupes les plus menacés sont les mammifères (24 % des espèces), les oiseaux (11 %) et les plantes (11 %). Voilà qui suggère fortement une extinction de masse en cours, au moins dans ces trois derniers groupes systématiques !

Les espèces menacées d'extinction aujourd'hui sont des populations de faibles effectifs qui s'approchent dangereusement du terme de leur déclin. Selon les termes crus de David Tilman (1994), elles forment une partie non négligeable de la « dette d'extinction* ». Mais ce ne sont pas pour autant les seules espèces en déclin, loin de là. De nombreuses études longitudinales, réalisées depuis plusieurs décennies, rapportent la diminution progressive de l'étendue spatiale, du nombre de populations ou de l'effectif total de nombreuses espèces ou groupes d'espèces animales et végétales communes.

Au début du XXIe siècle, plusieurs écologues ont pris conscience que les mesures et analyses de l'érosion de la biodiversité doivent se focaliser sur les variations d'abondance d'espèces ou de groupes d'espèces nombreux – groupes systématiques, peuplements et communautés écologiques – pour plusieurs raisons (cf. Balmford *et al.*, 2003). D'une part, parce que la variabilité génétique des populations (mesurée par les taux d'hétérozygotie ou le nombre d'allèles) augmente linéairement avec leurs effectifs (cf. Maynard Smith, 1989). D'autre part, parce que l'ampleur des services écologiques fournis par les espèces, tels que le stockage du carbone ou la dispersion des graines, augmente également avec leurs effectifs (cf. Daily, 1997). En bref, les espèces rares et les populations isolées ont une faible diversité génétique, une courte durée de vie et ne contribuent pas significativement aux services écologiques rendus par les écosystèmes. [Ainsi, la diversité génétique et l'impact écologique des mille à deux mille espèces d'oiseaux insulaires endémiques disparues du fait de la colonisation progressive des îles polynésiennes par les humains (cf. Steadman, *op. cit.*) étaient comparables à celles

d'une dizaine de populations ou espèces continentales apparentées, totalisant le même nombre d'individus.]

En outre, les variations d'abondance d'espèces ou groupes d'espèces nombreux sont des réponses rapides et fiables aux pressions de l'environnement, qui se prêtent aux analyses spatio-temporelles en temps réel du déclin de la biodiversité. Contrairement aux taux d'extinction, elles ne souffrent ni d'imprécision ni d'inertie, et contrairement aux variations d'espèces rares, leur stochasticité (composante due au hasard) est négligeable. Or l'identification des causes actuelles d'érosion de la biodiversité est indispensable si l'on veut les supprimer, c'est-à-dire modifier efficacement les pressions environnementales sur la biodiversité pour enrayer son déclin.

Ces études n'en sont qu'à leurs débuts, mais les premiers résultats sont très alarmants. À l'échelle mondiale, J. Jenkins *et al.* (2002) estiment à 15 %, 35 % et 51 % les nombres de populations de vertébrés respectivement forestiers, marins et d'eau douce disparues depuis 30 ans ! Parmi les vertébrés, les amphibiens sont en déclin rapide au niveau mondial : selon J. E. Houlahan *et al.* (2000), 80 % de leurs populations ont disparu depuis 1950. Bien entendu, puisque la viabilité des populations augmente avec leur effectif, la plupart des populations aujourd'hui disparues comptaient peu d'individus il y a 30 ou 50 ans. C'est pourquoi les taux de populations disparues n'estiment pas ceux des individus perdus : pour calculer ces derniers, il faut en outre connaître les courbes de distribution d'abondance des populations.

Les variations d'effectifs ou d'occupation spatiale reflètent de plus près celles de la biodiversité. Là encore, les premiers résultats sont inquiétants. Ainsi l'Angleterre et la France ont perdu entre 10 et 15 % de leur avifaune au cours des quinze dernières années (Donald *et al.* 2001 ; Julliard *et al.* 2004). Moins étudiés, les insectes soufrent également du changement global actuel : selon J.A. Thomas *et al.* (2004), l'aire de répartition en Angleterre des papillons indigènes (58 espèces) a diminué en moyenne de 13 % depuis 20 ans.

La réduction de certains habitats est également très préoccupante. Ainsi, la superficie des forêts tropicales a diminué de 7 % depuis 10 ans, et celle des mangroves de 35 % depuis 20 ans (revue par Jenkins *et al.* 2003). On peut considérer que les effectifs de toutes les espèces non exploitées inféodées à ces habitats (c'est-à-dire introuvables ailleurs), et dotées de bonnes capacités de dispersion, ont diminué dans la même proportion. Les espèces exploitées ou peu capables de se disperser dans un habitat fragmenté ont quant à elles souffert d'une plus ample érosion, variable d'une espèce à l'autre.

Les résultats ne sont pas tous négatifs, heureusement. Par exemple, la superficie des forêts tempérées et boréales s'est accrue de 1 % depuis 10 ans. Ou encore, selon l'étude citée plus haut de J. A. Thomas *et al.* (2004), l'aire de répartition en Angleterre des plantes indigènes, comptant 1 254 espèces, a augmenté en moyenne de 7 % depuis 40 ans.

Pour estimer le déclin actuel de la biodiversité, mais aussi en analyser les causes et vérifier l'impact des mesures de conservation entreprises au niveau régional ou mondial, les écologues utilisent depuis peu des « indicateurs de biodiversité », échantillons d'espèces communes dont les variations reflètent celles de la biodiversité Encart (2).

4. Quelle érosion depuis le Néolithique ? Clairement, le déclin actuel de la biodiversité mondiale résulte de l'expansion démographique de notre espèce aux fortes exigences énergétiques et spatiales. Comptant sans doute quelques millions d'individus au début du Néolithique, il y a 10 000 ans, la population mondiale s'élevait à 300 millions il y a 2000 ans, un milliard vers 1800, deux milliards vers 1920, trois milliards en 1960 et six milliards en 1999 ! (Harrison & Pearce, 2000). Autorisée par les progrès de l'agriculture et des technologies, l'expansion démographique spectaculaire des humains s'est accompagnée de la réduction et/ou de la dégradation progressive d'habitats variés : forêts, prairies, zones humides, cours d'eau, littoral…

Depuis le Néolithique, les humains ont largement transformé les écosystèmes terrestres et marins pour s'y nourrir et éventuellement y habiter, tout en y déversant des quantités croissantes de déchets. Sur terre, ils ont principalement converti environ la moitié des forêts et des prairies du globe en terres cultivées et en pâturages, deux habitats beaucoup moins accueillants pour la biodiversité. En toute logique, cette conversion doit s'être soldée par une réduction nette de la biodiversité en nombre de populations, d'espèces et d'individus. Peut-on évaluer cette réduction ?

Dans une étude bibliographique récente, K. J. Gaston *et al.* (2003) ont tenté d'estimer la réduction de l'effectif total de l'avifaune terrestre liée à l'expansion de l'agriculture depuis le Néolithique. À partir de travaux antérieurs sur la conversion des habitats, ils ont calculé la surface actuelle de seize principaux habitats terrestres et estimé celle de ces mêmes habitats au Néolithique. Puis, connaissant les densités moyennes actuelles d'oiseaux dans les seize habitats considérés, ils ont estimé l'effectif total de l'avifaune actuelle à 87 milliards d'individus, et celui de l'avifaune préagricole à 112 milliards, ce qui correspond à une réduction globale de 20 à 25 % des effectifs d'oiseaux depuis le Néolithique.

Bien qu'élevée dans l'absolu, cette valeur de 20 % estimée à l'échelle mondiale pour une période de 10 000 ans met en relief la rapidité actuelle de l'érosion de l'avifaune dans les zones agricoles liée à la dégradation des habitats : - 25 % depuis 15 ans en France, selon le CRBPO ! Encart (2).Cette dégradation récente, due à l'intensification de l'agriculture (Tilman *et al.* 2001), prolonge et amplifie les effets de la conversion des habitats « naturels » en terres agricoles.

[Notons qu'en nombre d'individus, l'impact de l'expansion de l'agriculture sur l'avifaune outrepasse considérablement, d'un facteur 10^4, celui de la colonisation des

îles par les hommes depuis le Paléolithique. Comme vu plus haut, cette colonisation s'est soldée par une hécatombe en nombre d'espèces (voir Steadman, 1995), mais pas en nombre d'individus : toutes les espèces insulaires qui se sont éteintes en Polynésie et ailleurs étaient en effet des espèces endémiques rares, aux effectifs très faibles – quelques centaines à quelques milliers d'individus chacune – et à l'espérance de vie courte (quelques milliers d'années). L'expansion mondiale de l'agriculture, en revanche, a touché principalement et touche encore des espèces communes, dont les effectifs mondiaux se comptent non pas en centaines mais en millions d'individus, et dont l'espérance de vie avant l'agriculture se chiffrait en millions d'années.]

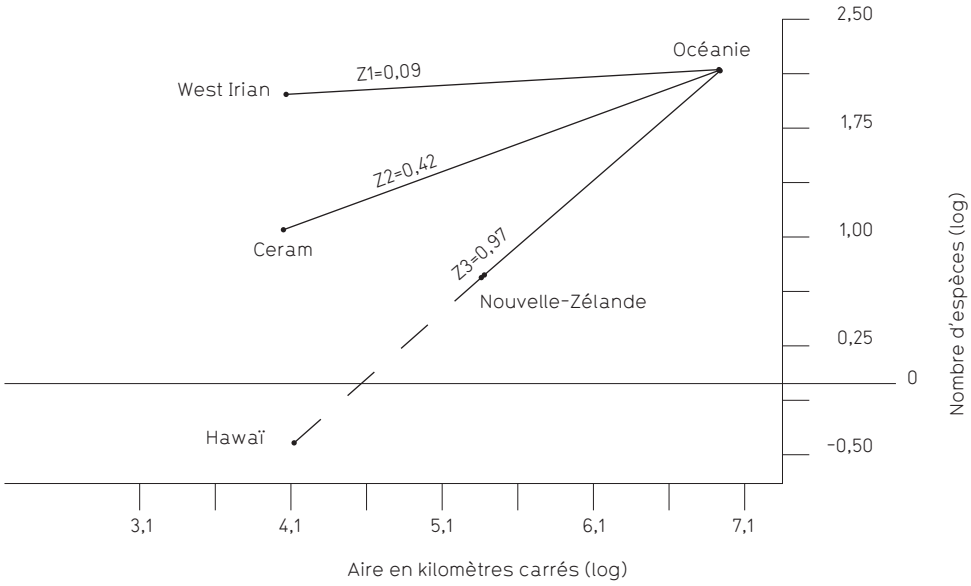
L'impact du changement d'usage des terres sur la biodiversité, depuis le Néolithique, pourrait être évalué en nombre d'espèces (voir plus loin), et étudié dans d'autres groupes systématiques. Concernant les écosystèmes marins et les rivières, le problème est un peu différent : il ne s'agit en général pas de conversion fonctionnelle, mais « seulement » de dégradation et de surexploitation. À l'échelle planétaire, cette perturbation est récente. Négligeable jusqu'à l'ère industrielle, la pollution des rivières, estuaires et mers a été forte au XXe siècle, tandis que de nombreuses espèces pêchées sont surexploitées depuis quelques décennies. Comme cités plus haut, Jenkins *et al.* (2002) estiment à respectivement 35 % et 51 % les taux de populations de vertébrés marins et d'eau douce disparues depuis 30 ans. Des taux très élevés, à traduire en nombres d'individus et taux d'effectifs perdus.

5. Quel est l'impact de la disparition des habitats sur la biodiversité ? Le grand problème actuel en conservation est la réduction et/ou la dégradation massive des habitats par notre propre espèce en expansion (Wilson, 1988 ; Tilman *et al.*, 2001 ; Rosenzweig, 2003). En théorie, cette destruction se solde par une diminution de la biodiversité, tout d'abord en nombre d'individus (par population), puis de populations, puis d'espèces. À terme, le nombre d'espèces présentes dans chaque habitat dépendra bien sûr de la capacité de charge de cet habitat, mais selon quelle relation ?

À la fin du XXe siècle, assimilant les espaces protégés (ou réserves) à des îles perdues dans un océan d'habitats humains inhospitaliers, les écologues supposaient que le nombre d'espèces protégées à terme par ces réserves diminuait lentement avec leur surface, selon une relation aire-espèces hyperbolique de faible exposant ($z < 0{,}5$) caractéristique des îles (cf. Mac Arthur & Wilson, 1967). De même, ils supposaient que le nombre d'espèces présentes dans n'importe quel habitat réduit ou fragmenté diminue lentement avec la surface totale de cet habitat, selon une semblable courbe hyperbolique. Mais la grande majorité des espèces présentes sur les îles sont issues du continent voisin, qui joue le rôle de réservoir de biodiversité. Rien de tel pour les espaces protégés ou pour les habitats fragmentés : privés de réservoir extérieur – si les terres

alentour sont inhospitalières -, leur biodiversité est exclusivement d'origine interne. Dans ce cas, comme l'a montré Michael Rosenzweig en 2001, le nombre total d'espèces que ces espaces peuvent héberger à terme varie linéairement avec leur surface totale (exposant z ≈ 1), tout comme varie la biodiversité des continents Fig. 1. Ainsi, la mise en place d'un réseau d'espaces protégés couvrant 10 % des terres du globe, conformément à la décision prise par l'Union mondiale pour la conservation à Caracas en 1993, ne peut sécuriser au mieux, à terme, que 10 % des espèces actuelles !

Figure 1. Les trois relations aire-espèces, illustrées par le nombre d'espèces de fourmis présentes dans les différentes régions indiquées (d'après Rosenzweig, 2003). Droite 1 (West Irian) : relation régionale (la biodiversité régionale, qui résulte de l'équilibre entre immigration, spéciation et extinctions, comporte des espèces sources et puits, la plupart issues des régions alentours. Exposant z≈0.1). Droite 2 (Ceram) : relation insulaire (la biodiversité insulaire, résultant du même équilibre, comporte également une vaste majorité d'espèces immigrées, mais peu ou pas d'espèces-puits. L'exposant z varie avec l'éloignement du continent : 0.2 < z < 0.8). Droite 3 (Nouvelle-Zélande) : relation « continentale » (Privée de réservoir extérieur, la biodiversité continentale est endogène : elle évolue avec le quotient du taux de spéciation sur celui d'extinctions. Exposant z≈1).



Mais ce n'est pas tout. La loi linéaire de type « continental » qui relie le nombre d'espèces endémiques présentes à terme dans un habitat à sa surface totale assume que cet habitat est stable en qualité, et uniformément peuplé. Elle ignore les effets négatifs de la dégradation et de la fragmentation des habitats qui accompagnent leur réduction actuelle. Or clairement, la capacité de charge des habitats varie inversement avec ces deux facteurs. Ainsi, selon Donald *et al.* (2001, cf. aussi Julliard *et al.*, 2004), la réduction de l'avifaune en zone agricole excède actuellement 1 % des effectifs par an en Europe occidentale, sans modification de surface des terres agricoles !

Les oiseaux (ailés) étant des espèces mobiles par excellence, leur déclin actuel rapide en région agricole témoigne probablement surtout de la dégradation des habitats : la nourriture et les abris se font rares pour de nombreuses espèces dans nos campagnes ! Mais la fragmentation peut jouer un rôle important dans la dynamique d'autres organismes. Selon G. Daily *et al.* (2003), les populations de nombreuses espèces de mammifères désertent les parcelles de forêts isolées dans les régions cultivées du Costa Rica. En outre, comme évoqué plus haut, la fragmentation des habitats réduit les possibilités d'adaptation des espèces aux changements climatiques en cours, en entravant le déplacement des populations locales vers des sites plus favorables. Une étude prospective récente de C. Thomas *et al.* (2004) montre combien les effets combinés de la fragmentation des habitats et du changement climatique global peuvent être catastrophiques voir ci-dessous.

Bref, en réduisant l'abondance des populations et peuplements régionaux, la dégradation et la fragmentation des habitats ajoutent leurs effets à ceux de leur réduction en surface. Or on le sait, les taux d'extinction des espèces varient inversement avec leurs effectifs. Pour tenir compte des effets multiples de la destruction des habitats, on peut en première analyse élargir les lois aire-espèces (de type régional, insulaire ou continental) à des relations capacité totale-espèces, dans lesquelles la capacité totale d'un habitat intègre tout à la fois sa surface et sa capacité moyenne de charge pour le groupe d'espèces considéré. Quoi qu'il en soit, si rien n'est fait pour éviter la dégradation et la fragmentation des habitats, le nombre d'espèces endémiques qu'ils hébergeront à terme sera nettement inférieur à celui prédit par la loi aire-espèces linéaire de Rosenzweig !

Pour freiner la crise d'extinctions actuelle, il est depuis peu évident que l'écologie de la conservation doit élargir son champ d'action aux terres habitées par les humains, et œuvrer à l'aménagement des territoires Encart (16), Chap. VII.

6. Bilan de notre impact sur la biodiversité : quelles projections à moyen terme ? Quel que soit le bilan actuel de notre impact sur la biodiversité, l'érosion des espèces se poursuit. Elle s'accélère même beaucoup depuis quelques décennies, en

région agricole et ailleurs. Peut-on dès aujourd'hui évaluer l'impact total de notre espèce sur la biodiversité à moyen terme, selon les taxons, en proportion d'individus ou d'espèces perdus ?

L'impact du réchauffement climatique actuel sur la biodiversité a récemment fait l'objet d'une vaste étude prospective. Selon C. Thomas *et al.* (2004), un réchauffement global de 0,8 °C à 2,2 °C en 2050 devrait se solder à terme par l'extinction de 15 % à 37 % des espèces de papillons, vertébrés et plantes terrestres peuplant les diverses grandes régions considérées. L'ampleur de l'effet estimé varie largement avec l'intensité du réchauffement, bien sûr, mais aussi avec les possibilités de migration des espèces, puisque ces deux facteurs agissent en synergie : l'incapacité à migrer vers des sites distants multiplie environ par deux les taux d'extinction prévus. Seules les espèces très mobiles ou disposant de « couloirs de migration » pourront coloniser des habitats distants au climat plus favorable.

Bien qu'alarmantes, ces prévisions ne tiennent pas compte de la réduction et de la dégradation en cours des habitats due à l'expansion des sociétés humaines, et notamment de l'agriculture. Comment évaluer l'impact global de notre espèce sur la biodiversité terrestre, résultant de notre expansion géographique totale, depuis le Néolithique jusqu'à 2100 ?

Selon les projections de l'AAAS (Harrison & Pearce, 2000), les humains devraient atteindre environ 9 milliards d'individus en 2050, pour se stabiliser aux alentours de 10 milliards en 2100. Selon Tilman *et al.* (2001), cette expansion pourrait s'accompagner d'une augmentation de 20 % des terres agricoles en 2050, soit environ 10^7 km^2, principalement en région tropicale et au détriment des forêts.

Reprenant la méthode et les données de Gaston *et al.* (2003), si l'on admet que sept millions de kilomètres carrés de forêts tropicales et trois millions de kilomètres carrés de brousse, hébergeant aujourd'hui respectivement 2000 et 1 000 oiseaux en moyenne par kilomètre carré, seront convertis vers 2050 en dix millions de kilomètres carrés de terres agricoles hébergeant seulement 350 oiseaux en moyenne par kilomètre carré, cette conversion devrait se solder par la perte d'environ 13,5 milliards d'oiseaux, soit 16 % de l'avifaune actuelle.

Mais ce nombre est vraisemblablement une large sous-estimation de la réduction totale de l'avifaune à prévoir pour 2050, parce qu'il ne tient pas compte :

— de la dégradation et de la fragmentation actuelles et à venir des habitats, notamment en région agricole,

— du réchauffement climatique en cours, qui perturbe (souvent dégrade ou réduit) les habitats, et accentue les effets de la fragmentation.

Les oiseaux, on le sait, sont pour la plupart très mobiles et donc peu sensibles à la fragmentation de leur habitat. Mais ils sont en revanche vulnérables à sa dégrada-

tion et au réchauffement climatique (voir Donald *et al.* 2001, Julliard *et al.* 2004, C. Thomas *et al.* 2004). En assumant un impact global faible à modéré de ces trois facteurs, inférieur ou tout au plus égal à celui de la conversion « propre » des habitats (*i.e. : minimisant leur dégradation*), ce n'est pas à une baisse de 16 % mais plutôt de 20 à 30 % de l'abondance de l'avifaune mondiale que l'on doit s'attendre d'ici à 2050. Si l'on ajoute cette réduction future à celle de 20 à 25 % estimée par Gaston *et al.* (*op. cit.)* depuis le Néolithique, on obtient une diminution globale de 35 à 50 % des effectifs mondiaux d'oiseaux causée par l'expansion de l'agriculture depuis ses débuts jusqu'à son apogée, vers 2050.

Comment traduire cette réduction d'effectifs en taux d'extinction, attendus à terme ? Le calcul est possible si l'on assume que la réduction globale estimée de l'avifaune, du Néolithique à 2050, mesure la diminution de la capacité de charge de l'ensemble des habitats terrestres pour les oiseaux, liée à l'expansion de notre espèce. Dans ce cas, si l'on assimile cette diminution de la capacité de charge des habitats, due à leur réduction et à leur dégradation, à une « simple » réduction en surface de même ampleur (soit 35 à 50 %), on peut appliquer la loi aire-espèces continentale de Rosenzweig pour déterminer le nombre d'espèces hébergées à terme dans ces habitats. Résultat : l'expansion de l'humanité du Néolithique jusqu'en 2050 pourrait se traduire, à terme, par la perte de 35 à 50 % des espèces d'oiseaux depuis le début de cette période – auxquelles il faut ajouter quelque 5 à 10 % d'espèces rares peu mobiles et sans défense, endémiques des îles, victimes de la colonisation. Un impact considérable, d'autant plus qu'une bonne fraction de ces espèces, communes avant l'agriculture, avaient au début du Néolithique une espérance de vie de plusieurs millions d'années !

Selon cette estimation, 20 à 25 % des espèces d'oiseaux auront disparu du fait de l'expansion passée de l'agriculture, du Néolithique à 2000, et 20 à 30 % du fait de son expansion future, de 2000 à 2050. La première fraction se compose des espèces déjà disparues et de la « dette » actuelle d'extinction, qui comprend notamment les 11 % d'espèces rares désignées comme menacées aujourd'hui Tableau 1. En admettant que ces 11 % forment l'essentiel de la dette d'extinction, on peut estimer la fraction d'espèces d'oiseaux d'ores et déjà disparues depuis 10 000 ans à environ 10 % (auxquelles on peut ajouter 5 à 10 % d'espèces insulaires rares), et donc la fraction d'espèces à disparaître d'ici quelques siècles entre 25 et 40 %. Il est évident que l'érosion des espèces s'accélère depuis quelques siècles avec la conversion et la dégradation croissante des habitats !

Il semble difficile d'extrapoler ces résultats à d'autres groupes systématiques, plus ou moins sensibles à la conversion, à la dégradation et à la fragmentation des habitats. Des analyses comparables pourraient être entreprises pour d'autres taxons. Quoi qu'il en soit, les données actuelles concernant les effets combinés sur la biodiversité de la réduction, dégradation, fragmentation des habitats et du réchauffement cli-

matique sont plus qu'alarmantes. Pour éviter une crise d'extinction catastrophique, voire une 6e grande crise d'extinctions, il est urgent de changer de stratégie de conservation !

En conclusion, le futur de la biodiversité est entre nos mains. Il dépend principalement :

— de l'aménagement des terres et mers « anthropisées », qui doit permettre à bien d'autres espèces que l'Homme d'y prospérer et de se déplacer le long des gradients climatiques ;

— de la réduction des émissions de gaz à effet de serre, gaz carbonique principalement.

En mer, il faut en outre réduire l'effort de pêche et utiliser des techniques de pêche sélectives Chap. III. Partout enfin, il faut réduire les flux d'espèces exotiques potentiellement nuisibles.

En bref, il s'agit aujourd'hui pour les hommes d'exploiter les écosystèmes terrestres et marins de façon durable, tout en freinant le réchauffement climatique. De « réconcilier » les habitats sur l'ensemble du globe, selon le terme de Michael Rosenzweig (2001, 2003). Un pari difficile, qui implique un changement total des politiques habituelles d'aménagement des territoires et de conservation, mais que nous devons absolument gagner pour éviter une crise d'extinctions catastrophique.

Je remercie Denis Couvet pour sa précieuse collaboration à ce chapitre : pour sa lecture critique, ses suggestions judicieuses et ses conseils avisés.

Les quatre grandes menaces sur la biodiversité

{1} Classiquement, depuis les années 1980, les écologues reconnaissent trois grandes causes actuelles de perturbation des écosystèmes et d'érosion de la biodiversité – toutes trois principalement d'origine humaine (ou « anthropique ») :

— la réduction et/ou la dégradation des habitats,

— la prédation en excès d'espèces, exploitées ou non,

— les invasions d'espèces exotiques.

Plus récemment, au début du XXIe siècle, un quatrième facteur de déstabilisation des écosystèmes actuels a été mis en évidence : le réchauffement climatique global de la planète, dû à l'émission massive par les hommes de gaz à effet de serre (CO_2 principalement, issu de la combustion d'hydrocarbures fossiles) (cf. Luterbacher *et al.*, 2004).

Les extinctions en chaîne d'espèces, lourde menace pesant sur la biodiversité locale et régionale, sont une manifestation de la désorganisation des écosystèmes résultant de l'une ou l'autre de ces quatre causes primaires.

Malheureusement pour la biodiversité, les quatre grandes causes de perturbation des écosystèmes agissent en synergie :

— la réduction et la dégradation de leurs habitats favorisent la surexploitation des espèces prélevées, en réduisant leurs effectifs et leurs défenses ;

— la dégradation des écosystèmes réduit leur résistance aux invasions d'espèces exotiques (Tilman, 1997, Kennedy *et al.* 2002) ;

— la fragmentation des habitats, qui accompagne généralement leur réduction, diminue la capacité des populations à s'adapter aux changements climatiques régionaux en entravant leurs déplacements vers d'autres sites au climat plus favorable.

Ces multiples interactions devront être prises en compte dans les politiques d'aménagement des territoires et de conservation à venir.

Les analyses du déclin actuel de la biodiversité montrent que l'extension de l'agriculture et le réchauffement climatique global sont les deux principales menaces actuelles sur les écosystèmes et la biodiversité terrestre, d'eau douce et littorale.

Les excès de l'agriculture ont pour effet de dégrader et de réduire considérablement les habitats (voir par exemple Sala *et al.*, 2000, ou Tilman *et al.*, 2001). Selon Tilman et ses collaborateurs, les principales causes actuelles de dégradation sont le déversement massif croissant d'engrais synthétiques (nitrates et phosphates) et de pesticides dans les terres cultivées, qui génèrent la pollution des sols, des nappes phréatiques et des cours d'eau ainsi

que, pour les engrais, l'eutrophisation des cours d'eau et du littoral. En outre, même sans pollution, la conversion de forêts et prairies en terres cultivées se solde généralement par une diminution de la capacité totale de charge des habitats, en nombre d'espèces comme d'individus (cf. notamment Gaston *et al.*, 2003).

La fragmentation des habitats, liée à leur réduction et à leur dégradation actuelle, est en elle-même une source d'érosion de la biodiversité parce qu'elle limite les mouvements des populations et leurs échanges génétiques. Victimes de leur stochasticité génétique et démographique, les petites populations isolées ne sont en effet pas viables. Quelle que soit la surface des parcelles en outre, les populations isolées d'espèces peu mobiles sont à la merci des changements rapides de leur environnement : incapables de migrer vers des sites plus favorables, elles devront s'adapter localement ou s'éteindre en réponse aux changements climatiques en cours.

[Variant avec les exigences spatiales et avec la mobilité des espèces, l'impact de la fragmentation des habitats peut être très différent d'un taxon à l'autre. Clairement, les exigences spatiales des populations varient avec les besoins énergétiques des individus qui les composent. Ainsi, les grandes espèces animales à sang chaud, mammifères et oiseaux, ont un domaine vital plus étendu que les espèces plus petites et/ou exothermes, qui dépend également de leur niveau dans la chaîne trophique (consommateurs primaires ou secondaires). Leurs populations ont donc de plus grandes exigences spatiales. Si la plupart des oiseaux, très mobiles, peuvent satisfaire ces exigences dans un habitat fragmenté, les mammifères sont généralement moins doués pour se disperser – c'est d'ailleurs la raison pour laquelle les petites îles de l'Atlantique et du Pacifique ne comportaient pas de grands mammifères prédateurs avant l'arrivée de l'Homme.]

Clairement, la destruction et la dégradation d'un habitat réduisent rapidement l'abondance des espèces qui lui sont inféodées, en nombre d'individus. Mais elles réduisent également le nombre d'espèces locales ou régionales. En effet, la dégradation et/ou la réduction de leur habitat transforment de nombreuses populations sources, abondantes et prospères, en populations puits et/ou en petites populations. Sans populations sources dans les environs (réservoirs de diversité), les populations puits tout comme les petites populations sont vouées à l'extinction. À terme donc, la disparition des habitats se traduit par une réduction du nombre d'espèces. L'impact global de la destruction des habitats sur la biodiversité a été considérablement réévalué par Rosenzweig en 2001 : une certaine fraction d'habitats « intacts » pourra tout au plus sécuriser la même fraction d'espèces inféodées à ces habitats ! La menace prend tout son sens lorsqu'on sait que le réseau actuel d'espaces « protégés » couvre 11,5 % des terres non gelées de la planète…

La rapidité du changement climatique actuel est telle qu'une fraction significative de la biodiversité actuelle ne pourra vraisemblablement pas s'y

adapter (C. Thomas *et al.*, 2004), fraction d'autant plus large que les habitats sont dégradés et morcelés. Le réchauffement actuel des eaux de surface, combiné à leur pollution, favorise en outre l'émergence de maladies infectieuses chez de nombreuses espèces marines et chez l'Homme Chap. III et V.

La surexploitation d'espèces cibles est un autre fléau. Avec les grands progrès technologiques du XXe siècle, mais aussi sa mauvaise gestion collective, la pêche épuise de nombreuses espèces marines et fragilise les écosystèmes marins sur l'ensemble du globe (cf. Pauly *et al.*, 1998 et Chap. III). Il est aujourd'hui important, d'une part d'utiliser des techniques de pêche à la fois sélectives et peu agressives pour les habitats, d'autre part de réglementer strictement les droits d'accès aux ressources collectives Encart {16}, Chap. VII, mais aussi de réduire le subventionnement de la pêche (cf. Pauly *et al.*, 2003).

Les flux élevés d'espèces entre provinces biogéographiques, qui accompagnent la mondialisation actuelle, constituent une autre menace non négligeable. Dénuées de prédateurs, de parasites ou de compétiteurs valides dans leur nouvel habitat, certaines espèces exotiques peuvent se révéler invasives et désorganiser les écosystèmes en place : on connaît les importants dégâts environnementaux causés par l'introduction de la crépidule (un gastéropode marin) en Europe, de la fourmi argentine en Amérique du Nord, de la jacinthe d'eau en Asie ou du lapin de garenne en Australie. En outre, la mise en contact d'espèces hôtes ou réservoirs de pathogènes apparentés autorise non seulement la transmission de pathogènes entre espèces-hôtes mais aussi les échanges de gènes entre pathogènes (bactéries et virus en particulier), propices à l'émergence de maladies infectieuses graves. Potentiellement déstabilisantes pour les écosystèmes, les nouvelles épidémies résultant de ces contacts entre espèces d'origine géographique – ou écologique – distincte peuvent causer de graves problèmes de santé publique lorsqu'elles impliquent l'Homme Chap. V. C'est pourquoi il est nécessaire de lutter contre les invasions biologiques, et notamment de détecter au plus tôt ces invasions au moyen d'observatoires de biodiversité et de santé publique. Soulignons ici cependant que les espèces étrangères ne sont pas par essence destructrices.

Rappelons en effet que les migrations sont, avec les mutations et la sélection naturelle, l'un des principaux artisans de l'évolution. Depuis les débuts de la vie, chaque espèce naît d'une population locale ou régionale, quelque part sur le globe, puis se déplace, s'étend ou colonise d'autres habitats, en compétition avec d'autres espèces, et donne éventuellement naissance elle-même à de nouvelles espèces avant de s'éteindre. La distribution géographique actuelle de toutes les espèces terrestres et marines résulte de milliards d'événements de migration et d'invasions passés. C'est ainsi que les mammifères, qui occupent aujourd'hui l'ensemble des terres et mers non gelées du globe, descendent tous d'une même espèce née il y a environ 220 millions d'années quelque part au sud du Gondwana (grand continent de l'hémisphère Sud).

Bref, si certaines espèces exotiques invasives peuvent causer de grands dégâts écologiques ou sanitaires, l'origine étrangère d'une espèce n'est pas en soi un critère de nocivité. [Des recherches récentes sur l'impact des invasions en masse montrent en outre que, si celles-ci réduisent temporairement la biodiversité mondiale, elles augmentent en revanche couramment la biodiversité locale et régionale (Rosenzweig, 2001b ; Sax *et al.*, 2002, 2004)]. C'est pourquoi, autant il est légitime de vouloir réduire les flux actuels élevés d'espèces exotiques, parce que certaines de ces espèces sont potentiellement destructrices, autant il serait absurde de vouloir cantonner toutes les espèces dans leur site d'origine : cela reviendrait à vouloir figer l'évolution de la vie sur Terre.

Les indicateurs de biodiversité

Denis Couvet, Frédéric Jiguet, Romain Julliard & Harold Levrel,
UMR 5173 MNHN-CNRS « Biologie de la Conservation », Paris.

{2} Un indicateur est un résumé d'une information complexe qui permet à différents acteurs de dialoguer. C'est donc avant tout un outil de communication doté d'une forme facilement interprétable pour les acteurs. Le rôle du scientifique est d'assurer la robustesse de l'indicateur, c'est-à-dire que les variations de celui-ci reflètent effectivement les variations de l'ensemble qu'il est censé représenter, et qu'il réduise mais ne déforme pas la complexité de la réalité. La construction d'un indicateur doit être transparente et réfutable, ce qui doit lui offrir, *in fine*, une certaine légitimité aux yeux des utilisateurs potentiels. La construction d'un indicateur suppose ainsi de faire un compromis entre trois tensions fondamentales : ses dimensions contextuelle et universelle, scientifique et politique, arbitraire et pragmatique. Ces tensions nécessitent des arbitrages qui vont représenter les bases scientifiques et politiques de l'indicateur. Ainsi, les bons indicateurs n'existent pas d'emblée, mais résultent d'un processus d'apprentissage grâce auquel les techniques, les connaissances et les représentations co-évoluent. Il doit permettre d'intégrer les contraintes de faisabilité – notamment en termes de coûts. Enfin, un indicateur se construit par rapport à un objectif, étroitement relié à la manière dont les acteurs concernés vont l'utiliser.

1.

Quelques généralités sur les indicateurs de biodiversité. La fonction générale d'un indicateur de biodiversité est d'évaluer l'état de santé de la biodiversité (sa viabilité, sa durabilité, sa résilience, sa productivité, etc.), afin de permettre aux utilisateurs de prendre des décisions et d'en évaluer les conséquences. Un indicateur de biodiversité se construit à partir de données qui

ne sont elles-mêmes qu'un échantillon de la biodiversité représentée. Il faut donc distinguer la question de la représentativité des données, qui dépend du plan d'échantillonnage mis en œuvre, de la question de la construction de l'indicateur proprement dit à partir de ces données.

Rareté des indicateurs de biodiversité. Lorsque l'on consulte le rapport de l'IFEN *État de l'environnement en France 2002*, on ne peut que constater la rareté des indicateurs de biodiversité. Cette rareté contraste avec la profusion des indicateurs environnementaux, notamment physico-chimiques (qualité de l'eau, de l'air…) ou d'occupation des sols, et souligne la nécessité de disposer d'indicateurs de biodiversité.

Bio-indicateurs, espèces indicatrices, indicateurs pluri-spécifiques. La notion d'indicateur de biodiversité est souvent réduite à celle d'espèce(s) indicatrice(s) (aussi appelée bio-indicateur). La présence de ces espèces est utilisée pour caractériser la « qualité » d'un milieu qui n'est pas forcément fonction de la biodiversité. Si on peut parler d'indicateur à leur propos, la notion d'espèce indicatrice ne couvre qu'une petite part des fonctions attendues d'un indicateur de biodiversité. En particulier, la complexité des dynamiques qui animent la biodiversité n'est pas ou est mal prise en compte par les données de présence-absence d'espèces indicatrices : l'inverse supposerait l'hypothèse difficilement défendable que la dynamique d'une espèce indicatrice reflète la dynamique de la biodiversité dans l'habitat considéré.

Identifier une dynamique particulière à un habitat nécessite d'une part la prise en compte d'une large gamme d'espèces inféodées à cet habitat de manière à dépasser le cas d'espèce et à restituer la complexité du système étudié, et d'autre part la comparaison avec des indicateurs dans d'autres habitats pour bien mettre en évidence le caractère particulier de la dynamique de l'indicateur dans l'habitat considéré.

Groupes fonctionnels. Dans un tel indicateur pluri-spécifique, il ne s'agira pas nécessairement d'additionner les données d'un maximum d'espèces mais de les sélectionner et de les regrouper en leur donnant un poids particulier en fonction des objectifs de l'indicateur. L'idée est qu'une espèce peut être remplacée par une autre du même groupe, sans que ce remplacement soit significatif en termes de dynamique de la biodiversité, le groupe gardant ses propriétés fonctionnelles (contrôle des herbivores par les carnivores par exemple). Le regroupement doit être pertinent à la lumière du fonctionnement des écosystèmes si l'on veut bénéficier de l'outil conceptuel apporté par la biologie des populations et l'écologie des communautés. Dans cette perspective, l'agrégation des espèces selon leur niveau trophique pourrait s'imposer.

Métrique utilisée : abondance versus diversité spécifique. Idéalement, l'indicateur devrait refléter la viabilité de la partie de la biodiversité considérée. En pratique, la viabilité d'un groupe fonctionnel, et *a fortiori* d'une communauté ou d'un écosystème, demande une connaissance trop exhaus-

tive du système. Ainsi, on se contente de caractéristiques plus directement mesurables de l'état du système. Deux paramètres apparaissent pour caractériser l'état d'un groupe fonctionnel : l'abondance, en nombre d'individus, et la diversité spécifique. Il n'est pas toujours évident de décider lequel est le plus pertinent. Ainsi, le service rendu par les pollinisateurs dépendrait préférentiellement, selon les conditions, de l'une de ces deux mesures.

Trois arguments plaident en faveur d'un suivi de la biodiversité basé sur une estimation des variations d'abondance :

1/outil conceptuel solide, la biologie des populations permet d'interpréter les variations d'abondance des espèces en intégrant les différents mécanismes régissant leur devenir ;

2/ces variations sont plus rapides et plus continues que les variations de diversité spécifique ;

3/on peut en dériver les variations de diversité spécifique, mais l'inverse n'est pas vrai.

À partir de ces variations d'abondance, on peut tirer un indice d'état de l'écosystème en calculant un indice global pondéré selon le niveau trophique (Pauly *et al.* 1998). On peut aussi aller plus loin en distinguant les individus (selon leur âge, taille)…, ou en estimant des paramètres démographiques (survie, succès de la reproduction) ou génétiques (consanguinité), ce qui permet d'affiner le diagnostic sur le devenir de ces populations. Ainsi, on constate juste avant l'effondrement des stocks de morue à Terre-Neuve, que les individus sont de plus en plus petits et précoces sexuellement, et cette évolution accélérée aurait pu être un indicateur de l'état de santé de ces stocks (Olsen *et al.* 2004).

Le rôle des réseaux naturalistes. Pour développer ces suivis pluri-spécifiques, les réseaux naturalistes, ornithologues, herpétologistes, entomologistes, botanistes, sont des partenaires essentiels, car la biodiversité est dispersée dans l'espace. Dès lors les réseaux naturalistes offrent l'opportunité de réduire considérablement le temps et les coûts liés à la collecte d'informations du fait de leurs connaissances spécifiques sur la biodiversité. Pour cela, il est nécessaire de développer des protocoles simples aux ambitions clairement affichées, de centraliser les informations recueillies, et de produire des synthèses à destination du plus grand nombre. Un tel observatoire peut s'organiser spontanément autour d'une coordination nationale et d'un réseau de coordinateurs locaux, dès lors que les avantages d'y participer sont effectifs : mise en perspective des observations locales par rapport aux observations à plus larges échelles spatiales, mise à disposition de la base de données nationale ainsi constituée pour produire des indicateurs nationaux, diffusion des résultats…

Un tel observatoire mis en place, ce sont alors les réseaux d'espaces particuliers intéressés par le devenir de la biodiversité (espaces naturels protégés, espaces dédiés à la production dans le contexte de mesures agro-environnementales ou de développement durable, espaces verts récréatifs) qui instau-

reront des suivis comparables, participant de fait à l'observatoire national sur le même principe d'échange de services.

Indicateurs et suivis d'abondance pluri-spécifique : mode d'emploi. Le suivi de l'abondance d'un nombre suffisant d'espèces dans un grand nombre d'habitats ressemble à un couteau suisse, dont les lames sont notamment les indicateurs. Si le protocole est rigoureux, notamment lorsque le plan d'échantillonnage est bien fait, les résultats permettent de dériver toute une série d'indicateurs, que l'on peut classer selon trois objectifs :

1/décrire la dynamique de la biodiversité (érosion, état stable…), selon différents habitats (agricoles, forestiers, Natura 2000…), différents groupes d'espèces (selon leur statut conservatoire, niveau trophique, aire d'origine…), mais aussi selon différents services écologiques (en regroupant les espèces fournissant chacun de ces services – stockage du carbone, fertilité des sols, pollinisation, contrôle des perturbations…);

2/quantifier les pressions pesant sur la biodiversité et l'efficacité des réponses apportées (modèle Per, cf. Ocde 1994). En comparant la dynamique des groupes fonctionnels selon les habitats, on peut tenter d'estimer l'impact de différentes pressions (homogénéisation des paysages agricoles, urbanisation, effet de différentes pratiques agraires ou modes de gestion des forêts, réchauffement climatique…), et identifier les réponses les plus pertinentes (Natura 2000, mesures agri-environnementales, différents niveaux de protection des espaces…);

3/mesurer la proximité de différents objectifs (arrêter l'érosion de la biodiversité en 2010, maintenir les espèces de l'annexe 1 de la directive « oiseaux »…).

2.

Deux types d'indicateurs de la biodiversité. Indicateurs liés aux espèces menacées. Les données documentant de tels indicateurs existent à profusion (liste rouge de l'Uicn, suivis Natura 2000 et espaces protégés, plans de gestion d'espèces menacées…), et il serait dommage de ne pas les utiliser ! Ces indicateurs sont incontournables pour juger de l'atteinte des objectifs définis par rapport aux espèces menacées.

Indicateurs liés aux espèces communes. Si l'on veut aller plus loin dans la compréhension des mécanismes, les indicateurs associés aux espèces communes semblent importants à développer. Ces espèces présentent certains atouts méthodologiques :

— Elles ont une large distribution, ce qui permet d'échantillonner une grande diversité d'habitats, et de séparer les effets des habitats et des mesures de protection, en échantillonnant à la fois espaces protégés et non protégés.

— Les variations de leurs effectifs, par définition élevés, sont plus facilement interprétables que celles des espèces rares, sujettes à des variations aléatoires.

Surtout, le devenir de ces espèces est important en soi, car elles sont indispensables au bon fonctionnement de tout écosystème, donc à la fourniture de nombreux services écologiques.

Intégration des indicateurs espèces communes et espèces menacées : porter un diagnostic sur les politiques de conservation de la nature. Le devenir des espèces communes fournit un état de référence, permettant de juger, par comparaison, de l'efficacité des politiques de conservation de la nature, notamment de la gestion d'espaces protégés (ou d'espèces menacées) – à travers une comparaison intra et extra espaces protégés (ou avec des espèces communes d'écologie comparable). Ceci sera très utile par exemple lors de l'évaluation de la qualité du réseau Natura 2000, en identifiant les sites où la gestion pourrait être améliorée, et les espèces pour lesquelles le dispositif n'est pas adéquat.

Cette comparaison permet surtout de préciser les objectifs en cas de discordance : s'agit-il par exemple de maintenir des métapopulations viables d'espèces menacées, même dans un contexte de déclin d'espèces communes qui les entourent ? La réponse semble évidente. La présence d'espèces ponctuelles peut être trompeuse : en cas de dégradation de l'écosystème, une amélioration temporaire de l'état de telle espèce peut résulter du déclin de ses compétiteurs ou de ses prédateurs. En revanche, le déclin d'un groupe d'espèces communes reflète nécessairement une gestion non durable de la biodiversité.

La prise en compte du devenir des espèces en interaction, dont certaines sont communes, semble donc nécessaire si l'on veut porter un diagnostic raisonné.

3.

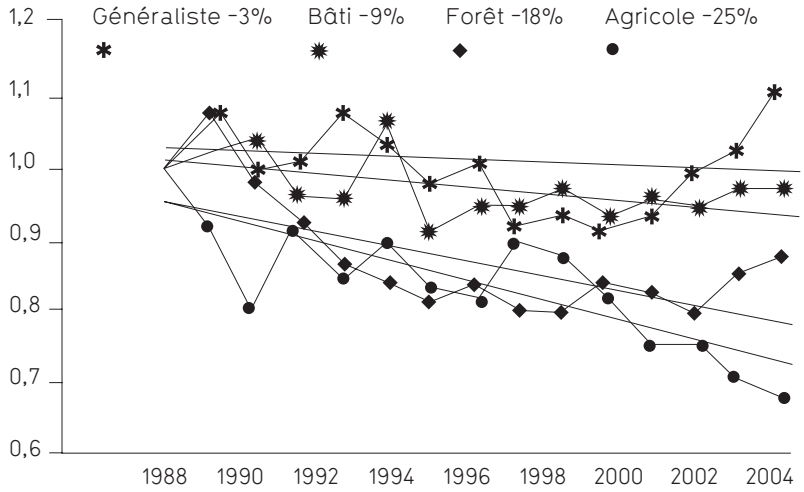
Exemple : indicateurs basés sur les oiseaux communs. Le suivi des populations d'oiseaux communs à l'échelle de la France permet de déterminer pour une centaine d'espèces nicheuses en France la tendance au déclin, à la stabilité ou à la croissance sur le long terme des populations. Jusqu'à maintenant, ces données ont permis de construire deux types d'indicateurs :

— un indicateur générique, qui fait simplement la moyenne de l'ensemble des données disponibles. Compte tenu du nombre et de la diversité des espèces d'oiseaux concernés, cet indicateur est censé représenter l'ensemble de la biodiversité des habitats fréquentés par les oiseaux. Ainsi, de 1989 à 2003, l'indicateur oiseaux communs a diminué de 10 % ;

— des indicateurs par habitat. L'indicateur est censé mesurer dans ce cas l'évolution de la biodiversité soumise à des pressions spécifiques à l'habitat concerné. La pertinence de tels indicateurs dépend étroitement de la manière dont sont sélectionnées les espèces qui les forment. Nous faisons l'hypothèse que les espèces qui sont le plus sous la dépendance de pressions spécifiques à un habitat sont celles qui sont le plus caractéristiques de cet habitat. Ce

niveau de spécialisation peut se mesurer objectivement par l'abondance des différentes espèces dans les différents habitats. Nous avons retenu comme espèce spécialiste à un habitat donné, toute espèce dont l'abondance est au moins deux fois supérieure à son abondance moyenne dans les autres habitats. Comme point de comparaison, nous proposons de définir les espèces généralistes comme celles dont l'abondance varie peu d'un habitat à l'autre. Cette procédure est mise en pratique pour trois habitats très généraux que sont les milieux agricoles, les milieux forestiers, et les milieux bâtis.

Les premiers résultats des indicateurs « oiseaux »



On constate un fort déclin dans les espaces agricoles. Le réchauffement climatique aurait un rôle majeur quant à la différence entre espèces, de même que la fragmentation des espaces, ainsi que le révèle le déclin préoccupant des espèces septentrionales et des espèces spécialistes (Julliard *et al.*, 2004).

Perspectives d'analyse et d'expertise. Grâce aux nombreux points d'observation, il sera possible d'analyser les variations selon différents milieux, en étudiant les différences selon les régions, selon les types d'agriculture, – prairies versus plaines céréalières –, le type de gestion forestière, ou encore selon le type d'espaces protégés (parcs nationaux, PNR, RN…).

Dans un deuxième temps, il s'agira de déterminer les causes de ces variations, notamment en les comparant entre centres et marges des aires de distribution, et en différenciant espèces généralistes et espèces spécialistes.

Ces travaux devraient déboucher sur des scénarios, servant d'aide à la décision, en couplant les résultats liés à ces indicateurs à des modèles de modification d'occupation des sols. Ceci permettra par exemple d'exami-

ner les variations de l'impact de différentes mesures agri-environnementales selon leur distribution dans l'espace.

4.

Perspectives : indicateurs et biologie de la conservation évolutive. Parce que les modifications anthropogéniques s'accélèrent et se propagent sur l'ensemble de la biosphère, toute gestion de la biodiversité doit analyser la dynamique de la biodiversité à des échelles spatiales de plus en plus larges, où processus écologiques et évolutifs sont imbriqués, affectant aussi bien les espèces communes dans les espaces anthropisés que et/ou les espèces menacées dans les espaces protégés.

Il est alors nécessaire d'avoir une approche intégrative de gestion des espèces tenant compte des relations inter-spécifiques et des processus évolutifs. Il s'agit d'identifier des stratégies de gestion assurant la pérennité du processus adaptatif des systèmes naturels dans un contexte de modifications environnementales accélérées, ce qui pourrait être l'objet d'une « Biologie de la conservation évolutive ».

L'information apportée par les indicateurs de biodiversité, considérant à la fois les espèces communes dans les espaces anthropisés et/ou les espèces menacées dans les espaces protégés, pourrait permettre à la fois :

— la description de ces dynamiques aux différentes échelles, de la population à la méta-communauté,

— l'analyse des mécanismes intervenant à ces différentes échelles.

Par conséquent, au-delà d'une évaluation de l'état de santé de la biodiversité, les indicateurs liés aux variations d'abondance des espèces communes pourraient permettre d'avancer dans l'analyse des mécanismes de déclin et de réponse des espèces. En cela, ces indicateurs pourraient constituer un outil privilégié pour identifier ces stratégies de gestion de la biodiversité à moyen terme.

Balmford A., Green R. E. & Jenkins M., 2003,
« Measuring the changing state of nature », *Trends in Ecology and Evolution,* n° 18, p. 326-330.

Daily G. (ed.), 1997,
Nature Services. Social Dependence on Natural Ecosystems, Island Press, Washington D.C., 393 p., ISBN 1-55963-475-8.

Daily G. C., Ceballos G., Pacheco J., Suzan G. & Sanchez-Azofeifa A., 2003,
« Countryside biogeography of neotropical mammals : conservation opportunities in agricultural landscapes
of Costa Rica », *Conservation Biology*, n° 17, p. 1814-1826.

Donald P. F., Green R. E. & Heath M. F., 2001,
« Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations », *Royal Society for the Protection of Birds, London*, n° 268, p. 25-29.

Ferriere R., Diekmann U., & Couvet D., 2004,
Evolutionary Conservation Biology, Cambridge University Press, 445 p.

Gaston K. J., Blackburn T. M. & Klein Goldewijk K., 2003,
« Habitat conversion and global avian biodiversity loss », *Royal Society for the Protection of Birds, London*, n° 270, p. 1293-1300.

Harrison P. & Pearce F., 2000,
AAAS Atlas of Population and Environment, University of California Press, Berkeley, 206 p., ISBN 0-520-23084.

Houlahan J. E., Findlay C. S., Schmidt B. R., Meyer A. H. & Kuzmin S. L., 2000,
« Quantitative evidence for global amphibian population declines », *Nature,* n° 404, p. 752-755.

Jenkins M., Jakubowska J., Gaillard V. & Groombridge B., 2002,
« Living Planet Index », *Living Planet Report* (J. Loh ed.), WWWF International.

Jenkins M., Green R. E. & Madden J., 2003,
« The challenge of measuring global change in wild nature : are things getting better or worse ? »,
Conservation Biology, n° 17, p. 20-23.

Julliard R., Jiguet F. & Couvet D., 2004,
« Common birds facing global changes : what makes a species at risk ? », *Global Change Biology*, n° 10, p. 148-154.

Luterbacher J., Diestrich D., Xoplaki E., Grosjean M. & Wanner H., 2004,
« European seasonal and annual temperature variability, trends and extremes since 1500 »,
Science n° 303, p. 1499-1503.

Kennedy T. A., Naeem S., Howe K.M. *et al.*, 2002,
« Biodiversity as a barrier to ecological invasion », *Nature,* n° 417, p. 636-638.

MacArthur R. H. & Wilson E. O., 1967,
The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Maynard Smith J., 1989, *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, Oxford – New York – Tokyo, 325 p., ISBN 0-19-854215-1.

Ocde, 1994,
Indicateurs d'environnement : Corps central de l'Ocde, Ocde, Paris.

Olsen E. M., Heino M., Lilly G. R., Morgan M. J. *et al.*, 2004,
« Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod »,
Nature, n° 428, p. 932-936.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. & Torres F., 1998,
« Fishing down marine food webs », *Science*, n° 279, p. 860-862.

Pauly D., Christensen V., Guenette G. *et al.*, 2003,
« Towards sustainability in world fisheries », *Nature, n°* 418, p.689-694.

Roberts R. G., Flannery T. F., Ayliffe L. K. *et al.*, 2001,
« New ages for the last Australian megafauna : continent-wide extinction about 46.000 years ago », *Science*, n° 292, p. 1888-1 892.

Rosenzweig M. L., 2001a,
« Loss of speciation rate will impoverish future diversity », *Proceedings of National Academy of Sciences of the Usa*, n° 98, 2001, p. 5404-5410.

Rosenzweig M. L., 2001b,
« The four questions : What does the introduction of exotic species do to diversity ? », *Evolutionary Ecology Research*, n° 3, p. 361-367.

Rosenzweig M. L., 2003,
Win-Win Ecology. Oxford University Press, Oxford – New York, 211 p., isbn 0-19-515604-8.

Sala O. E., Chapin Ill F. S, Armesto J.- J., Berlow E. *et al.*, 2000,
« Global diversity scenarios for the year 2100 », *Science* n° 287, p. 1770-1 774.

Sax D. F., Gaines S. D. & Brown J. H., 2002,
« Species invasions exceed extinctions on islands worldwide : a comparative study of plants and birds », *American Naturalist,* n° 160, p. 766-783.

Sax D. F. & Gaines S. D., 2004,
« Species diversity : from global decreases to local increases », *Trends in Ecology and Evolution*.

Sepkoski J.-J. Jr, 1986,
« Phanerozoic Overview of mass extinctions », in **Raup D. M. & Jablonsky D.** (eds.), *Patterns and processes in the history of life*, p. 276-295.

Smith F. D. M., May R. M., Pellew R., Johnson T. H. & Walter K. R., 1993a.,
« Estimating extinction rates », *Nature*, n° 494, p. 494-496.

Smith F. D. M., May R. M., Pellew R, Johnson T. H. & Walter K. R., 1993 b,
« How much do we know about the current extinction rate ? », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10, p. 375-378.

Steadman D. W., 1995,
« Prehistoric extinctions of Pacific island birds : biodiversity meets zooarchology », *Science* n° 267, p. 1123-1 131.

Stuart A., 2004,
« L'extinction des grands mammifères », *Pour La Science Dossiers,* n° 43, p. 64-69.

Teyssèdre A., 2003,
Pourquoi les oiseaux ont-ils des ailes ?, Éd. Le Pommier, coll. « Les pommes du savoir », Paris, 64 p.

Tilman D., 1997,
« Community invasability, recruitment limitation, and grassland biodiversity », *Ecology*, n° 78, p. 81-92.

Tilman D., May R. M., Lehman C. L. & Nowak M. A., 1994,
« Habitat destruction and the extinction debt », *Nature*, n° 371, p. 65-66.

Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'antonio C. *et al.*, 2001,
« Forecasting agriculturally driven global environmental change », *Science*, n° 292, p. 281-284.

Thomas C. D., Cameron A., Green R. E., Bakkenes M. *et al.*, 2004,
« Extinction risk from climate change », *Nature*, n° 427, p. 145-148.

Thomas J. A., Telfer M. G., Roy D. B., Preston C. D., *et al.*, 2004,
« Comparative losses of british butterflies, birds and plants and the global extinction crisis »,
Science, n° 303, p. 1879-1 881.

Wilson E. O., 1988,
Biodiversity, National Academic Press, Washington D.C., 521 p.

Biodiversité marine et changements globaux : une dynamique d'interactions où l'humain est partie prenante

Philippe Cury & Serge Morand

III

L'interaction entre les changements d'usage (fragmentation des habitats, circulation des espèces, pollution, surexploitation), des cycles géochimiques et du climat constitue une situation que n'a jamais connue notre planète. La biodiversité est particulièrement affectée par l'ensemble de ces changements regroupés sous le vocable de changements globaux (« global change » pour les Anglo-Saxons). Il est vrai que notre planète a déjà subi lors de sa longue histoire des modifications importantes concernant tant la structure des terres émergées (dérive des continents) que son climat (glaciations et périodes interglaciaires). Ces modifications bien que de grande ampleur se sont déroulées souvent sur des pas de temps importants permettant le déplacement ou l'adaptation des populations et des espèces, et pouvant conduire à une augmentation de la diversité biologique. Des grandes crises ont eu lieu, probablement liées à des chutes de météorites, entraînant des extinctions massives auxquelles ont succédé des périodes de cicatrisation et de nouvelles radiations spécifiques. Cependant, comme le souligne S. J. Gould, des pans entiers d'organisation du vivant ont disparu lors de ces crises limitant ainsi le matériau même permettant l'innovation biologique. Certains groupes ont pu ainsi bénéficier de ces crises, comme les mammifères. Nous héritons aujourd'hui d'une grande diversité spécifique, majoritairement constituée d'arthropodes et plus particulièrement d'insectes. Ce qui a fait dire à l'évolutionniste Haldane dans une célèbre boutade que Dieu aimait particulièrement les coléoptères. Chaque grande crise a eu donc comme conséquence de transformer qualitativement la biodiversité.

On peut se demander en quoi le changement global actuel peut affecter la biodiversité d'une manière différente. Finalement 99 % des espèces ont disparu de la surface de la Terre au cours des temps géologiques et des accidents climatiques passés. Le changement fait partie de l'histoire de la Terre et nos activités ne modifieraient pas en profondeur ces trajectoires qui peuvent être perçues comme étant inéluctables. À cette vision fataliste s'oppose celle d'une activité humaine qui expérimente à l'échelle globale et qui n'en maîtrise pas les conséquences, souvent perçues comme négatives pour notre propre développement. Les extinctions ou les déplacements d'espèces que l'on peut observer ou quantifier ont-ils une ampleur suffisante pour que nous puissions nous en inquiéter sur le temps écologique (dizaine d'années) si ce n'est sur le temps évolutif (millions d'années) ? Les conséquences potentielles justifient-elles que l'on considère ce problème comme étant important pour nos activités, notamment l'exploitation des ressources renouvelables ?

Ce chapitre a pour objet d'illustrer les effets actuels et potentiels du changement global sur la biodiversité marine, d'en quantifier l'ampleur ainsi que les retombées sur l'exploitation des ressources marines.

1. L'empreinte écologique. Les changements globaux sont la résultante d'une activité humaine en pleine expansion économique et qui extrait ses besoins à partir de ressources renouvelables (agriculture, pêche) et non-renouvelables (énergie). La principale différence par rapport aux crises du passé est donc liée à cette activité humaine dont on peut essayer de quantifier les prélèvements sur ces ressources par la notion d'empreinte écologique. L'empreinte écologique est une mesure du poids imposé par une population humaine donnée sur l'environnement. Elle est représentée en unité d'hectare de surface terrestre par habitant nécessaire pour produire les ressources et recevoir les déchets. L'empreinte écologique humaine est considérable, ainsi 22 millions de tonnes de pétrole sont consommées chaque jour par l 'économie mondiale alors que l'on estime à 10 000 jours le temps nécessaire à la planète pour créer cette énergie.

Une autre mesure a été plus spécifiquement proposée pour le milieu marin, il s'agit de l'empreinte écologique marine (EEM) qui mesure l'appropriation des ressources alimentaires et des services rendus par les écosystèmes marins. L'EEM peut s'estimer à différentes échelles (globale, régionale, locale) pour des activités spécifiques (mariculture, pêcheries) et s'exprime en terme de ratios ou d'aires spatiales (par exemple en km^2 de récifs coralliens).

Cette empreinte écologique a pour conséquence une érosion considérable de la biodiversité. On pourrait penser que c'est la rançon d'un progrès économique et social, que l'espèce humaine de par son succès évolutif maîtrise à son profit et à son bénéfice l'exploitation de la planète. Pourtant à regarder plus attentivement, la dégradation des habitats et la perte de biodiversité est directement reliée à une dégradation des conditions matérielles, de santé et spirituelles de nombreux groupes humains. Ainsi, en 1965, les 20 % les plus riches de la population mondiale accaparaient 69,5 % du revenu mondial tandis que les 20 % les plus pauvres en détenaient 2,3 %. En 1990, les premiers accaparaient 83,4 % de ce même revenu et les derniers 1,4 %. Cette inégalité ne cesse de croître avec 86 % du PIB mondial concentré chez 20 % de la population mondiale dans les pays aux plus hauts revenus pour 1 % de ce même PIB mondial chez les 20 % de la population mondiale dans les pays aux plus bas revenus (PNUD, Human Development Report, 1999, Oxford University Press). Le niveau de vie d'un Français moyen nécessite 5,1 hectares globaux, alors que la planète ne peut assurer que 1,8 hectare.

2. Une expérimentation à l'échelle globale : le futur ne sera pas ce qu'il a été. Le changement climatique et la surexploitation des ressources marines sont considérés comme les principaux changements globaux qui affectent la vaste majorité des écosystèmes marins. La surexploitation apparaît comme étant la principale cause passée et présente des bouleversements observés dans les écosystèmes marins. D'autres facteurs tels la pollution, la destruction des habitats, les introductions d'espèces, ou le change-

ment climatique modifient eux aussi les écosystèmes et leurs impacts peuvent se superposer ou bien se combiner à ceux de l'exploitation Fig. 1.

Un contexte apparaît nouveau, où les activités humaines engendrent des bouleversements qui ne peuvent être maîtrisés. Il s'agit d'une expérience à l'échelle de la planète qui n'a encore jamais été « expérimentée ». Nous réalisons que nous vivons dans un monde où les connections sont fortes, multiples, indirectes et souvent complexes. Dans ce contexte, il paraît légitime de s'interroger sur les conséquences des changements globaux sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, mais aussi sur la biodiversité qu'ils renferment. La difficulté réside bien évidemment sur le manque d'expérience que nous avons pour aborder ce problème du changement global puisque les 'possibles' ne peuvent être établis en analysant uniquement des situations antérieures. Quelle est la vitesse du changement ? Quelle est la réversibilité des phénomènes observés ? S'agit-il d'une simple superposition d'effets ou bien ces effets peuvent-ils se combiner de manière synergique et précipiter certaines dynamiques ? Ce sont des questions qui retiennent aujourd'hui toute l'attention des chercheurs et des gestionnaires.

Figure 1A. Réchauffement global simulé
Projections des élévations de température en milieux terrestre et marin obtenues par simulation (d'après Geophysical Fluid Dynamics Laboratory).

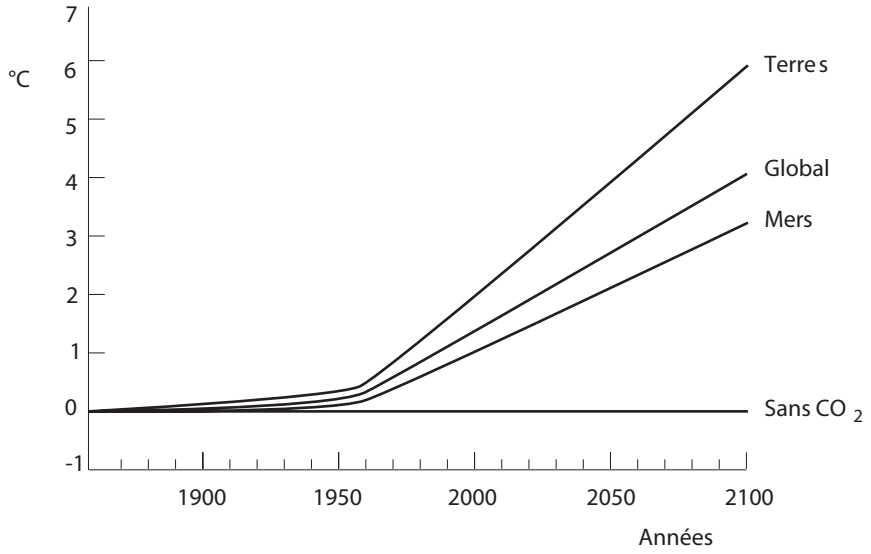
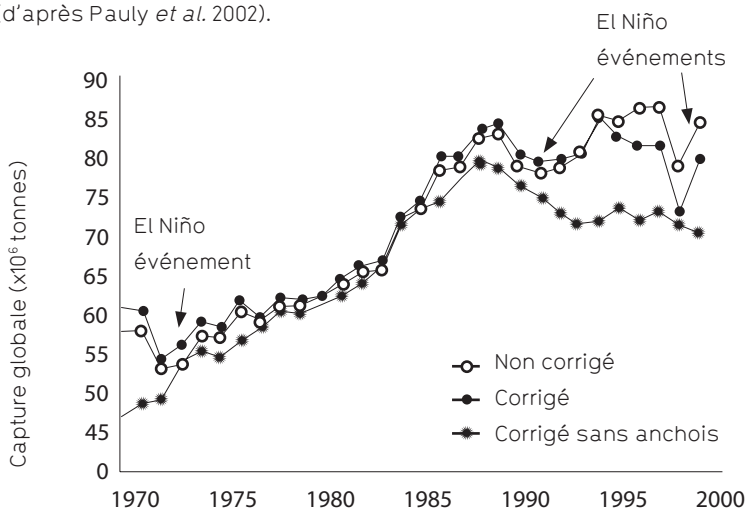


Figure 1B. Changements globaux qui affectent le milieu marin.

Captures des pêcheries mondiales sur les trois dernières décennies (avec et sans anchois du Pérou) : les captures globales décroissent depuis le début des années quatre-vingt-dix malgré une exploitation de plus en plus profonde, constituée de captures réalisées de plus en plus bas dans la chaîne trophique, et une efficacité de pêche en constante augmentation (d'après Pauly *et al.* 2002).



Les cinq dernières décennies et le développement des pêcheries et des technologies de pêches semblent avoir mis un terme à une vision illimitée de l'exploitation des ressources marines. Plus de la moitié de la population mondiale vit désormais à moins de 60 kilomètres des côtes et ce chiffre pourrait facilement atteindre 75 % d'ici 2020. Plus des trois quarts des stocks de poissons pêchés sont aujourd'hui considérés comme pleinement exploités ou surexploités (www.fao.org). La vitesse et l'intensité de l'exploitation à l'échelle mondiale laissent peu de chances aux adaptations si ce n'est de façon marginale et non toujours favorable à la durabilité des exploitations. Le plus souvent la perte d'espèces, perte de gènes, perte d'interactions (rupture des co-adaptations) sont le fait de la surexploitation.

2.1. Une quantification des changements globaux peut nous aider à mieux cerner l'ampleur des transformations. ***Le changement climatique.*** Le changement climatique est une réalité qui ne peut plus être matière à discussion (Ippc, www.ipcc.ch). L'élévation du taux de CO_2 et des autres gaz à effet de serre (méthane CH_4, oxyde nitrique N_2O) ont pour conséquence une élévation de la température globale de la planète. Les rejets de CO_2 proviennent pour majeure partie des activités industrielles (pays du

Nord), mais les émissions de CO_2 dues aux usages (feux) dans les pays du Sud y contribuent également. Tout indique qu'en raison de l'inertie des grands systèmes climatiques à l'échelle du globe, l'amplification des effets devrait s'accélérer au cours du XXIe siècle avec un réchauffement global de l'ordre de 1,4 à 5,8 °C et une élévation du niveau marin compris entre 20 cm et 80 cm. L'impact de l'élévation du niveau marin sur un État comme le Bangladesh n'est pas anodin. Ainsi, les surfaces émergées actuelles totalisent 134 000 km² pour 112 millions d'habitants et une augmentation de 1,5 m du niveau de la mer affecterait directement 15 % de la population pour 16 % des terres (Unep). Les récifs coralliens, les deltas, les mangroves, autant de zones riches en biodiversité ou présentant des services écologiques importants, seront gravement affectés.

Du fait de l'inertie des systèmes océaniques, l'augmentation de l'élévation du niveau de la mer devrait s'accroître des siècles après un arrêt de l'accroissement du taux de CO_2 atmosphérique. Ainsi, l'équilibre final obtenu au bout de 500 ans devrait être de 1,9 mètre si le taux de CO_2 après avoir doublé se stabilisait en 140 ans. Il faut se rappeler que le volume de glace recouvrant le Groenland et l'Antarctique est équivalent à une montée du niveau de la mer est de 7 et 73 mètres respectivement (Ipcc, 1995). Les projections montrent une modification des eaux thermohalines, une altération des régimes de perturbation (Enso), et un accroissement des crises anorexiques. La circulation thermohaline globale (« conveyor belt » pour les Anglo-Saxons) est importante car elle est responsable d'une large partie du transport de chaleur des tropiques vers les hautes latitudes actuellement (exemple du Gulf Stream responsable de la douceur du climat de l'Europe de l'Ouest en dépit de sa position latitudinale). Les données paléoclimatiques suggèrent que la circulation océanique a déjà été affectée dans le passé et que ces changements se sont effectués sur des périodes courtes (quelques décennies). Les modèles climatiques projettent une décroissance de la circulation thermohaline globale en fonction de l'intensité des émissions des gaz à effets de serre. Une augmentation par un facteur quatre du taux de CO_2 atmosphérique aboutirait à une disparition de la circulation thermohaline. Tout accroissement de la vitesse d'augmentation d'émission de CO_2 accroît l'effet sur la circulation thermohaline et sur sa stabilisation. L'adaptation des populations végétales, animales et humaines est posée. Le point essentiel à souligner réside dans les différences des constantes de temps impliquées. Ainsi la modification de la circulation thermohaline s'effectue sur une période de 1 000 ans alors qu'une seule décennie suffit à affecter un stock de poissons.

En plus des variations annuelles des dynamiques océan-atmosphère, existent des processus plus complexes et moins prédictibles de variations climatiques. Les plus connues d'entres-elles sont les épisodes El Niño (El Niño Southern Oscillation, Enso) et North Atlantic Oscillation (Nao). L'Enso est causé par des oscillations naturelles des pressions atmosphériques au-dessus du Pacifique Est qui diminuent les alizés (« trade-

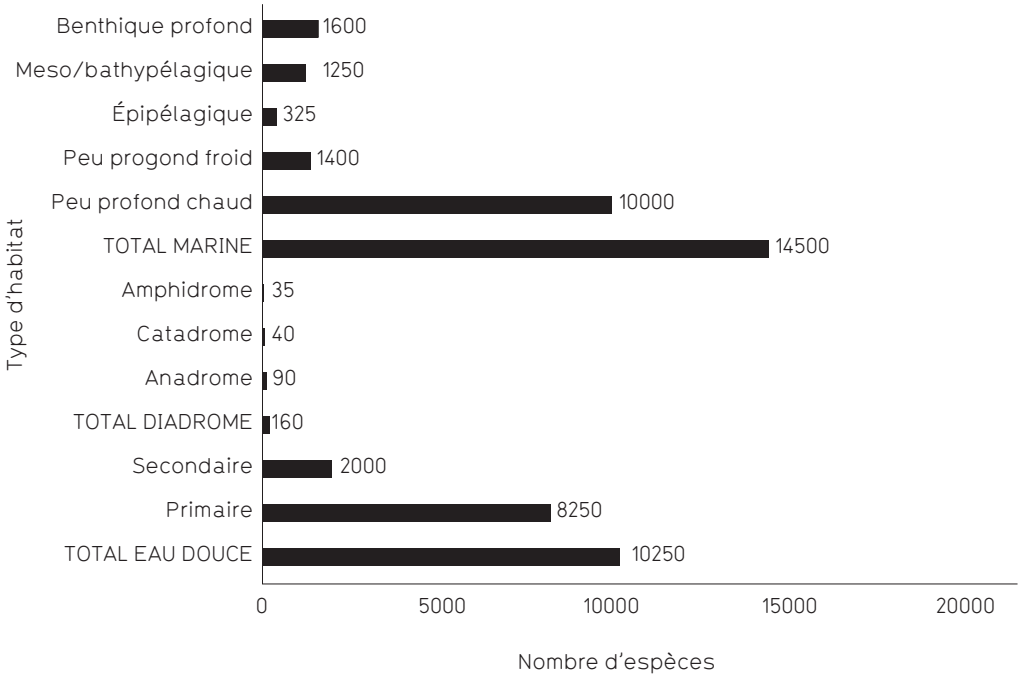
winds »). Ces alizés déplacent les eaux chaudes du Pacifique oriental, créant des upwellings. Durant les phases ENSO, les eaux chaudes restent au niveau de l'Équateur et affectent les concentrations de nutriments. Les épisodes ENSO apparaissent tous les 2 à 8 ans et ce depuis plusieurs milliers d'années. La fréquence et la durée de ces épisodes se sont accrues ces dernières années et les modèles suggèrent que cette tendance va s'accentuer d'année en année avec des variations devenant encore plus importantes. Le NAO semble aussi affecté, avec comme conséquence une augmentation des tempêtes hivernales.

Les efforts de simulation et de projection des effets de ce changement climatique peuvent permettre de prévoir les changements dans les aires de distribution des espèces. Cependant, et c'est là une grande différence avec le passé, l'empreinte écologique humaine risque d'être trop importante pour permettre tout déplacement des écosystèmes en raison de l'urbanisation ou de l'usage des espaces côtiers pour des fonctions de production agricole. Les implications pour les espèces migratrices seront importantes. La diminution de la surface émergée des îles océaniques accroîtra les demandes humaines sur les habitats terrestres restants. Les modifications du climat et le réchauffement des eaux entraînent des changements dans la distribution des espèces avec une remontée d'espèces tropicales vers les eaux tempérées. L'augmentation de la température peut avoir des conséquences sur l'émergence de pathologies (exemple du choléra) soit par l'arrivée conjointe avec l'extension de distribution des espèces tropicales ou par l'augmentation directe de la température perturbant les systèmes de défense des organismes (situation de stress).

3. Exploitation des ressources et diversité.

3.1. ***Diversité en poissons du milieu marin.*** La diversité des poissons est remarquable avec plus de 25 000 espèces décrites au niveau mondial (www.fishbase.org). Cette diversité est étudiée à l'aide de différentes techniques Encart 3. À eux seuls les poissons représentent plus de la moitié de toutes les espèces de vertébrés vivants qui totalisent 48 000 espèces. En termes de répartition 58 % des espèces de poissons sont marins, 41 % sont des poissons d'eaux douces et 1 % partagent les deux milieux. Sur les 10 250 espèces de poissons d'eaux douces Encart 4, 80 % sont des espèces qui ne tolèrent pas la salinité. Des 14 500 espèces de poissons marins, la vaste majorité (69 %) vivent dans des zones de faibles profondeurs comme les zones coralliennes. Seulement 2 % des espèces vivent près de la surface dans le vaste milieu pélagique hauturier (poissons pélagiques principalement). La répartition mondiale de la diversité en poissons par grand type d'habitat est présentée sur la figure 2. La biodiversité marine est ainsi inégalement répartie dans les océans : elle est plus forte dans le milieu benthique que dans le milieu pélagique, en d'autres termes, cette diversité s'exprime plus près des côtes qu'au large, bien qu'il y ait de notables exceptions avec les faunes associées aux monts sous-marins et les récifs coralliens Encart 5.

Figure 2. Biodiversité mondiale des poissons marins, diadromes et d'eau douce. Le nombre d'espèces est donné pour chaque type d'habitat et ses subdivisions (d'après Lewins 2002).

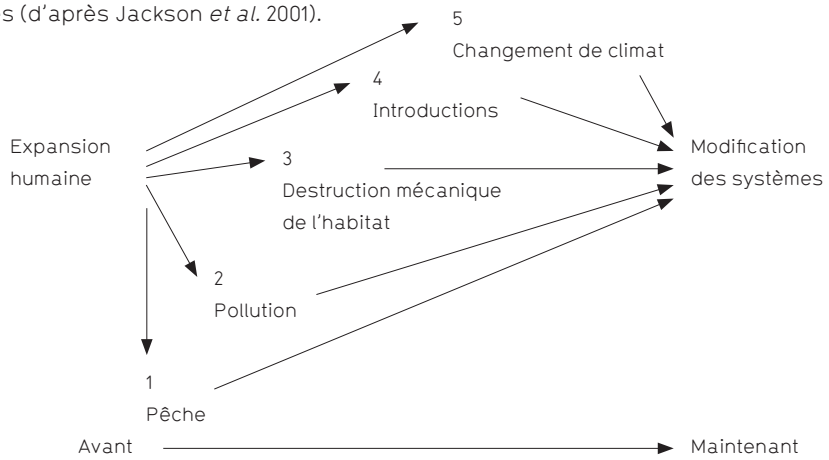


3.2. ***Diversité et fonctionnement des écosystèmes.*** Utilisant des données paléoécologiques, archéologiques, historiques et écologiques, Jackson *et al.* (2001) ont exploré les changements apparus dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes coralliens, estuariens, et côtiers. Plusieurs espèces de mammifères marins ou espèces de grandes tailles (baleines, dugongs, vaches de mer, crocodiles, tortues marines, morues, espadons, requins, raies, etc) sont en effet maintenant fonctionnellement éteintes dans de nombreux écosystèmes, provoquant de nombreuses perturbations. Des changements de régime (« regime shifts » pour les Anglo-Saxons) interviennent et la production des écosystèmes est alors durablement modifiée. Les bas niveaux trophiques (éponges, macroalgues, détritus, méduses, microbes, oursins etc) sont alors favorisés et deviennent très abondants voire dominants dans les écosystèmes. Les écosystèmes côtiers exploités sont dominés par des espèces à vie courte (poissons pélagiques, crevettes, poulpes par exemple) au détriment d'espèces à vie longue et de grande taille (poissons démersaux tels les merlus, mérous, morues, etc.). L'exploitation à grande échelle d'animaux filtreurs, brouteurs ou encore de prédateurs rendent les écosystèmes beaucoup plus vulnérables aux

invasions. Avec l'expansion de l'activité humaine il ressort que la surexploitation est le principal facteur de détérioration des écosystèmes et souvent est une condition pour que les autres facteurs (introduction d'espèces, eutrophisation, hypoxie ou encore le changement environnemental) s'expriment Fig. 3. Les effets qui perturbent les écosystèmes apparaissent synergiques : la réponse dynamique est amplifiée par rapport à la somme des réponses qui auraient été produites si chaque facteur avait agi indépendamment.

Enfin l'élimination de refuges inexploités par la pêche contribue aussi largement à l'effondrement des populations de poissons. La surexploitation par la pêche entraîne de profondes modifications des écosystèmes qui ne sont pas toujours réversibles, et diminue leur productivité globale. Ces dynamiques d'effondrement qui mènent parfois à l'extinction avaient besoin d'être quantifiées. Dans le milieu marin, cette quantification par les scientifiques a remis en cause notre perception des espèces marines et de leur vulnérabilité.

Figure 3. Perturbations dues aux activités humaines sur la dynamique des écosystèmes côtiers. Il apparaît dans tous les cas étudiés que la surexploitation par la pêche est le principal facteur de la modification des écosystèmes, l'ordre des autres facteurs (pollution, destruction de l'habitat, introductions, changement climatique) varie selon les écosystèmes étudiés (d'après Jackson *et al.* 2001).



4. Vulnérabilité et extinction des espèces marines.

4.1. ***Évolution de la perception de la vulnérabilité des espèces.*** Jean-Baptiste de Lamarck et Thomas Huxley (grand mentor de Darwin) furent deux grands esprits des XVIIIe et XIXe siècles. Leurs opinions convergeaient notablement quant au caractère inépuisable des ressources qu'héberge le milieu marin. Les océans étaient perçus comme source d'aliments et de diversité dont on ne pouvait épuiser les richesses. Un monde sans limites en quelque sorte.

4.2. ***Des débarquements sélectifs mais des prélèvements souvent trop aveugles.*** L'industrie mondiale de la pêche débarque un nombre remarquablement faible d'espèce de poissons (par exemple pour les pêcheries pélagiques environ 186 espèces sont représentées et seulement 6 espèces produisent la moitié des captures mondiales de poissons pélagiques). Un petit nombre d'espèces sont abondantes dans le milieu marin et permettent une viabilité des exploitations, ainsi 35 % des captures mondiales sont composées de seulement 12 espèces de poissons. Cela veut-il dire que finalement les pêcheries exploitent majoritairement certaines espèces abondantes de l'écosystème en ignorant les autres espèces peu abondantes ? Si les statistiques de pêche laissent penser que l'exploitation est ciblée sur certaines espèces en préservant les autres, la réalité est beaucoup plus complexe.

Les pêcheries ciblent effectivement des espèces qui sont intéressantes économiquement, c'est-à-dire en exploitant une espèce particulière dans l'écosystème à l'aide d'engins adaptés et/ou par l'exploitation de zones ou de strates temporelles adaptées. Les pêcheries comme celles des petits (sardine, harengs, maquereaux), des grands poissons pélagiques (thons) ou encore des poulpes sont la plupart du temps sélectives et monospécifiques. Cependant il n'en est pas de même pour les autres pêcheries. L'exploitation des poissons démersaux (merlus, dorades, mérous…) est peu sélective et prélève de nombreuses espèces, dîtes accessoires, qui sont rejetées, par conséquent qui n'apparaissent pas dans la déclaration des captures. Les pêcheries de crevettes ou de crabes prélèvent environ trois à dix fois leur volume en espèces non désirables commercialement (juvéniles de poissons démersaux, espèces benthiques, etc.). Pour un kilogramme de crevettes pêchées, il faudra rejeter en moyenne cinq à dix kilogrammes de prises accessoires.

4.3. ***Des captures dites accessoires.*** Certaines méthodes de pêches, comme le chalutage, contribuent à la destruction des habitats et capturent également des espèces non désirées. La Commission baleinière internationale estime entre 65 000 et 80 000 le nombre de dauphins, phoques et autres mammifères qui périssent ainsi chaque année. Les palangres pélagiques détruisent des milliers d'individus d'espèces d'oiseaux marins venus se nourrir des appâts. Environ 40 000 tortues marines en danger ou menacées d'extinction sont prises dans des filets ou autres engins non sélectifs. Globalement les rejets constituent environ 20 à 27 millions de tonnes sur un total des prises d'environ 85 millions de tonnes. Ces pratiques d'exploitation des ressources marines sont de plus en plus condamnables dans un contexte de principe de précaution et le monde de la pêche s'attache aujourd'hui à corriger des habitudes et des techniques de prélèvements des ressources qui n'apparaissent plus adaptées aux exigences de conservation. Cela prendra du temps. La perception de la pêche comme une activité destructive mais sur-

tout qui est inutilement gâcheuse de ressources est réelle. Ryman *et al.* (1995) n'hésitent pas à comparer l'activité de pêche à celle de la chasse en milieu terrestre où on accepterait de tuer tous les animaux dans une forêt, par exemple à l'aide d'une bombe ou de poison (pratique qui serait condamnée en milieu terrestre !), et qui consisterait ensuite à prélever uniquement les espèces économiquement intéressantes. Ce problème de captures accessoires est bien évidemment au cœur de nombreuses controverses et de nombreux problèmes de conservation d'espèces. Une absence de quantification qualitative et quantitative de ces rejets et de leur incidence sur la dynamique des espèces est au centre des débats. Aujourd'hui tout le monde s'accorde à reconnaître le problème de la surexploitation comme étant crucial pour le devenir des pêcheries et le fait que la pêche devrait réduire les prises accessoires. Mais beaucoup, à l'instar de Lamarck ou bien d'Huxley, pensent que l'exploitation, les pollutions, la destruction des habitats ne peuvent venir à bout des espèces, c'est-à-dire causer leur extinction. Le milieu marin est dispersif et les poissons sont tellement féconds que l'adversité de l'environnement naturel ou de l'exploitation ne peut que difficilement éliminer une espèce du milieu marin. Dans cet état d'esprit Roberts et Hawkins ont mené une enquête en 1999 qui révèle des surprises. Ils ont demandé à 235 scientifiques, experts en biodiversité et écologistes du monde marin, d'apprécier les probabilités d'extinction dans la mer. Sur les 45 réponses reçues (on peut s'étonner au passage du faible retour des réponses : manque d'intérêt ? inaptitude à répondre à la question ?), 14 répondirent que les espèces marines n'étaient pas en danger d'extinction. Si la surexploitation des ressources marines est un fait avéré, celui des risques d'extinction des espèces marines n'est pas unanime. Il y a de multiples raisons à cela.

4.4. ***Une difficulté d'observation en milieu marin.*** La première est bien évidemment liée à la difficulté d'observation et de détection de ces extinctions en milieu marin. Comme le soulignent Roberts et Hawkins (1999) le dernier pigeon voyageur américain (*Ectopistes migratorius*) a pu être observé au zoo de Cincinnati. Ce n'est qu'au travers de la disparition des captures de la raie commune (*Raja batis*) dans les années soixante dans les pêcheries françaises, suivie de la disparition dans les années quatre-vingt dans la mer d'Irlande et dans la plupart des zones de pêche de la mer du Nord que l'on a pu commencer à accumuler des indices sur les probabilités d'extinction de cette espèce qui a été observée occasionnellement dans des zones refuges difficiles à chaluter. La deuxième raison est que souvent notre perception est biaisée par notre expérience qui tend à ignorer, d'une génération de chercheurs à l'autre, les répartitions et abondances passées des populations (syndrome du changement de point de référence, « shifting-baseline » pour les Anglo-Saxons). Déclarer qu'une espèce est éteinte en milieu marin est un exercice délicat pour ne pas dire périlleux. Devant cette difficulté l'idée de relier

les caractéristiques des espèces, tels leur fécondité, leur taille, leur extension géographique et leurs habitats, à leur risque d'extinction a été imaginée. Cette approche permettrait de quantifier la vulnérabilité à l'extinction des espèces. Roberts & Hawkins (1999) nous proposent de caractériser cette vulnérabilité en considérant les traits de vie et l'écologie des espèces. Est-il possible de fonder uniquement nos avis sur de tels critères théoriques ? Là aussi notre perception des organismes marins a changé, la Nature nous surprend.

4.5. ***Les espèces marines survivent-elles mieux aux crises ?*** Les organismes marins ont longtemps été perçus comme moins vulnérables à l'extinction que les espèces terrestres, mais les arguments qui sont régulièrement utilisés pour illustrer la résilience des espèces marines sont aujourd'hui remis en question. Il a été suggéré que les animaux marins seraient moins vulnérables aux extinctions que les animaux terrestres car ils sont en général présents plus longtemps dans les enregistrements fossiles. Bien qu'aucune étude quantifiée n'ait été menée qui comparerait les différences phylogénétiques, il faut noter que le cœlacanthe (*Latimera chalumnae*) ou encore plusieurs espèces de tortues marines qui sont en danger ne semblent confirmer cette hypothèse. Un autre argument qui est souvent utilisé est celui de la grande fécondité des espèces marines, particulièrement les poissons, qui leur permettrait de reconstituer facilement leurs effectifs lorsque le niveau d'abondance est faible. De nombreux auteurs remettent en cause cette analyse d'un point de vue évolutif (si les poissons produisent de nombreux œufs c'est finalement parce qu'il est difficile de survivre dans un milieu dispersif comme l'océan) ou bien d'un point de vue écologique (les taux de reproduction maximums sont indépendants de la fécondité pour une large gamme d'espèces marines différentes). Les espèces de poissons dont la fécondité est grande ne seraient pas vraiment moins vulnérables que les autres !

4.6. ***Le milieu marin : un milieu homogène et dispersif ?*** La fragmentation et destruction de l'habitat est un thème majeur en écologie terrestre (métapopulations), moindre en écologie marine, même s'il devrait être central pour le thème de la conservation. La perte d'habitat peut concerner un habitat essentiel à une espèce nécessaire pour boucler son cycle de vie, comme les zones de pontes ou de nurseries pour les espèces de saumons ou d'esturgeons. La taille de ces habitats est souvent réduite, donc sensible, même si la taille de l'habitat de l'espèce est vaste. Ainsi des destructions d'habitat qui pourraient paraître insignifiantes au regard de la taille de répartition peuvent affecter certaines espèces. Le chalutage est une des causes de destruction de l'habitat benthique. Annuellement les surfaces couvertes par le chalutage sont estimées à la moitié de la surface des plateaux continentaux. Cette surface représente 150 fois la surface de déforestation annuelle en milieu terrestre et illustre l'ampleur de l'impact

potentiel sur les nombreuses espèces sédentaires. L'activité de pêche peut parfois avoir une intensité préoccupante, ainsi certaines zones de pêche en mer du Nord sont chalutées en moyenne 8 fois par an et entre 25 à 141 fois pour certaines zones d'estuaires. Si les effets négatifs du chalutage sur les habitats benthiques et les populations marines ont été mis en évidence (les effets positifs étant très marginaux sur la productivité des milieux), il reste difficile de connaître la contribution des modifications des habitats benthiques marins aux extinctions. Les espèces occupent parfois un habitat restreint, par exemple 24 % des poissons coralliens sont distribués sur une surface inférieure à 80 000 km² et 9 % sur une surface de 50 000 km². Les mangroves qui sont colonisées par de nombreuses espèces pour la reproduction ont été réduites de 30 % à 60 % en Asie du Sud-Est. Elles sont en outre fragilisées par des événements naturels comme les violents orages et ouragans, les tremblements de terre et bien évidemment l'accroissement de températures des eaux marines observées en surface.

4.7. ***Des populations marines homogènes ?*** D'autre part, l'hétérogénéité populationnelle liée à l'existence de populations « locales » est révélée par les analyses génétiques de nombreuses espèces exploitées (morue, hareng, saumons, thon rouge…). Les habitats des populations sont souvent très restreints, notamment les zones de ponte où se concentrent les activités de pêche. Chaque stock est en fait constitué dans de nombreux cas de nombreuses populations qui ont leur zone de reproduction respective, qui effectuent des migrations alimentaires et qui ont parfois des caractéristiques démographiques et des « habitudes » (NB : ce que Darwin appelait « habits ») propres. La surexploitation et l'extinction (en anglais « extirpation ») de ces populations restent la plupart du temps ignorées par les pêches qui ne peuvent savoir si tel poisson vient de telle zone de reproduction particulière. Cependant l'érosion de la diversité intraspécifique provoque sur le long terme un déclin non réversible de la productivité des ressources marines.

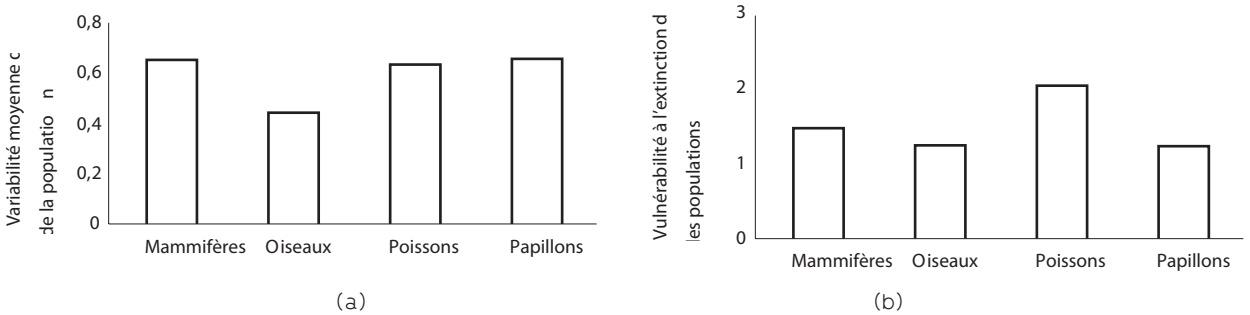
4.8. ***L'extinction économique précède-t-elle l'extinction écologique ?*** Il est souvent admis que les pêcheries arrêteront d'exploiter une espèce devenue trop rare dans le milieu pour des raisons de profitabilité économique. Cette hypothèse est validée par de nombreux modèles théoriques. Malheureusement la réalité est tout autre. D'une part, comme nous l'avons souligné précédemment, les pêcheries sont rarement monospécifiques et il existe de nombreuses prises accessoires, ces espèces sont alors prises « par accident ». Même si la pêcherie arrête de cibler l'espèce en danger, les prélèvements continueront. Cela fut le cas pour la raie commune, dont l'arrêt de la pêche n'a pas signifié arrêt des prélèvements et a conduit à l'extinction. D'autres espèces deviennent de plus en plus chères lorsqu'elles sont rares. De nombreux poissons démersaux

de grandes taille comme les mérous en sont des illustrations. Plusieurs espèces sont maintenant considérées comme des « articles de luxe », pour la consommation alimentaire, tels certains gros poissons des récifs coralliens (*Napoleon wrasse, southern bluefin tuna…*) ou en tant que médicaments comme les hippocampes (*Syngnathidae*). La rareté aiguise les envies et modifie en conséquence l'attractivité, donc le prix. La vessie natatoire du Bahaba chinois (poisson Scianidae de grande taille) atteint 64 000 US$/kg, le prix d'un thon rouge d'environ 200 kg atteint 145000 US$ sur le marché japonais en 2001 et celui du caviar dépasse 3 500 £/kg à l'aéroport de Londres en 2004. La même dynamique s'applique aux poissons exotiques recherchés pour l'aquariophilie où certaines espèces prisées pour leur couleur, leur forme et leur rareté sont activement recherchées. L'extinction écologique semble donc plutôt précéder l'extinction économique des pêcheries. La rareté confère une plus grande valeur, principe généralement admis en économie, mais qui met du temps à être reconnu en conservation.

4.9. ***La grande résilience des stocks de poissons marins ?*** Enfin une des grandes idées reçues est celle du recouvrement des stocks qui se sont effondrés. La théorie des pêches postule que la diminution ou l'arrêt de l'effort de pêche permettra aux stocks de se reconstituer plus ou moins rapidement, les espèces ayant des potentiels d'accroissement forts. Les mammifères et oiseaux marins possèdent cette faculté (malgré une faible fécondité) de pouvoir accroître leur niveau de populations depuis des niveaux très bas. On assiste à une remontée progressive du nombre de certaines espèces de baleines, phoques et oiseaux marins lorsqu'elles celles-ci sont protégées. Ce n'est pas apparemment aussi simple pour les populations de poissons. Malgré l'arrêt de la pêche à la morue dans l'Atlantique nord-ouest, suite à l'effondrement du stock en 1992, le niveau de biomasse est aujourd'hui encore plus faible qu'il y a vingt ans et aucune récupération n'est constatée. Seulement 7 % des stocks qui se sont effondrés ont vu une récupération de leurs effectifs après une génération. L'absence de résilience des stocks effondrés est imputée au fait qu'il existe de nombreux facteurs négatifs qui affectent le taux de croissance de la population lorsque celle-ci est rendue à faible effectif, l'entraînant inexorablement alors vers l'extinction (processus connu sous le nom d'effet Allee). Les mécanismes responsables de cet effet sont de l'ordre de trois : effort reproductif réduit des populations résiduelles, saturation par les prédateurs et effets accrus de l'environnement. L'autre phénomène évoqué pour expliquer l'absence de résilience est celui, de plus en plus observé, des changements de régime observés dans les écosystèmes marins suite à la disparition d'une espèce clé de voûte ou bien de la raréfaction d'un ensemble d'espèces. Cette reconfiguration de l'ensemble de la structure et du fonctionnement de l'écosystème ne permet pas à l'espèce qui est devenue rare de recouvrer des niveaux de biomasses antérieurs.

La variabilité naturelle des ressources marines est un thème récurrent en halieutique et pour la conservation. Ce critère est jugé essentiel pour définir les critères de classement sur la liste rouge de l'IUCN des espèces marines. Une étude comparative menée par Dulvy *et al.* (2003) conclut que la variabilité des populations et la vulnérabilité à l'extinction des poissons est finalement peu différente de celle des mammifères, des oiseaux ou des papillons Fig. 4. Il n'existerait donc pas de différences notables entre la vulnérabilité des animaux terrestres et aquatiques. Ce résultat semble pour le moins contre intuitif. Est-ce que cette perception fondée sur des critères scientifiques mais souvent empiriques est validée par le nombre d'extinctions réellement observées en milieu marin ?

Figure 4. Comparaisons des variabilités populationnelles (a) et des vulnérabilités à l'extinction (b) pour les mammifères, les oiseaux, les poissons et les papillons (d'après Dulvy et al. 2003).



4.10. ***Les extinctions en milieu marin.*** Seules quelques espèces marines ont disparu de la profondeur des océans au cours des 300 dernières années. Il n'y a aucune disparition avérée d'espèces de poissons, ce qui peut paraître surprenant étant donné l'importance des prélèvements par les pêcheries. Tel était le bilan dressé par Carlton *et al.* en 1999 et qui confortait finalement les prédictions de Lamarck et Huxley. Récemment un débat important a été soulevé suite à l'apparition sur la liste des espèces vulnérables ou en danger d'extinction (liste rouge des animaux menacés de l'IUCN) de plusieurs espèces de poissons comme la morue de l'Atlantique (*Gadus Morhua*), le haddock de mer du Nord (*Melnogrammus aeglefinus*) et les thons rouge du Sud (*Thunnus maccoyii*). Cette candidature sur la liste rouge faisait suite à des déclins prononcés de l'abondance de ces populations. Des débats importants ont suivi pour savoir si réellement ces espèces étaient menacées ou non d'extinction. Aujourd'hui la liste rouge comporte plus de 100 espèces de poissons marins qui ont vu un important déclin de leur abondance ou dont les populations locales se sont éteintes. La controverse importante pour la gestion de la biodiversité marine nécessitait une quantification.

Dulvy *et al.* (2003) ont produit le travail le plus abouti qui permet aujourd'hui de dresser un panorama des espèces marines éteintes à un niveau local, régional ou bien global. Utilisant des méthodes directes ou indirectes d'étude faites en histoire comparative (80 % des cas), cette équipe a documenté 133 exemples d'extinction d'espèces animales et végétales (mammifères, oiseaux, poissons, chondrichtyens, échinodermes, mollusques, arthropodes, annélides, cœlentérés et algues). Ce chiffre est considéré, au regard des techniques d'études utilisées, comme une hypothèse basse du nombre d'extinction. Le délai est long (53 ans) entre le moment où un organisme est vu pour la dernière fois et le moment où il est déclaré éteint. Ainsi même si les détections des extinctions semblent s'améliorer dans la période récente, la situation reste très médiocre quant à notre pouvoir de détection des extinctions. L'exploitation apparaît comme étant la principale cause des extinctions (55 %) à toutes les échelles d'analyse, suivie par la perte ou la dégradation des habitats (37 %), le reste étant attribué aux espèces invasives, au changement climatique, aux pollutions ou aux maladies. Les extinctions locales et régionales suite à une surexploitation concernent les loutres de mer, les éléphants de mer, les dugongs, plusieurs espèces de raies, de requins et des poissons coralliens.

La disparition de quelques espèces de poissons ou de mollusques a aussi été le fait de la surexploitation comme la population de hareng islandais qui pond au printemps, les ormeaux du nord-est pacifique. Plusieurs poissons tropicaux marins ont suivi le même destin suite à la surexploitation et leur capture en tant que prises accessoires (*Epinephelus spp.* par exemple).

Le changement climatique accroît la fréquence d'événements comme les El Niño ou La Niña, associés à la fréquence d'événements climatiques extrêmes qui fragilisent certaines espèces. Dans les tropiques, les événements ENSO sont associés à une élévation de la température des eaux et des conditions de stabilité hydrodynamiques anormales. Ces conditions ont des conséquences sur le blanchiment et la disparition des coraux sur de vastes régions océaniques. Des anomalies de températures de 1 °C au-dessus des moyennes maximales durant quelques semaines engendrent des mortalités massives des coraux. Le El-Niño de 1998-1999 associé à des températures dont les anomalies positives n'avaient pas été enregistrées depuis 150 ans, a provoqué la disparition de coraux vieux de 700 ans et la perte de 4 % des coraux mondiaux (s'ajoutant ainsi à la perte des 11 % durant la décennie précédente). Deux espèces de coraux ont disparu (*Siderastrea glynni* et *Millepora boschmai*) qui constituaient l'habitat de plusieurs espèces de poissons.

La quantification des extinctions en milieu marin est un processus laborieux, indirect et différé dans le temps. La méconnaissance mais aussi les nombreux a priori concernant les risques d'extinctions des espèces marines constituent de sérieux freins

à une évaluation approfondie de la situation. C'est finalement un thème de recherche qui a reçu relativement peu d'attention de la part des chercheurs au regard des enjeux. De ce fait les estimations qui sont produites sont largement sous-estimées bien que les résultats déjà obtenus laissent entrevoir les prémices de dynamiques d'extinction qui se rapprochent de celles des milieux terrestres et qui semblent s'accélérer.

4.11. ***Bio-invasions marines.*** Les bio-invasions font référence à l'introduction d'organismes étrangers dans les écosystèmes. Dans son environnement d'origine, le bio-invasif est contrôlé par les interactions avec les autres espèces de son écosystème au travers de la prédation, du parasitisme ou de la compétition. L'organisme introduit dans un nouvel environnement se retrouve libéré de ces interactions et de ces mécanismes de régulation, devenant potentiellement un danger pour les espèces natives et/ou la santé (y compris la santé humaine). L'introduction volontaire par l'aquaculture ou par le transport maritime sont les deux principales voies d'introduction d'organismes étrangers. Les invasions d'espèces dans le milieu marin ont certainement été beaucoup plus tardives que dans le milieu terrestre et sont le fait principalement du délestage des navires. Les introductions involontaires avec les ballasts des bateaux sont des sources importantes avec 12 milliards de tonnes d'eau transportées chaque année sur la planète. On estime que 3 000 espèces sont ainsi déplacées par jour dans les eaux de ballast des bateaux de commerce. L'augmentation du commerce maritime international entraîne donc une augmentation des introductions d'espèces allochtones et à terme une homogénéisation de la diversité mondiale couplée à sa diminution. Si de nombreuses introductions s'avèrent vouées à l'échec, de nombreux exemples montrent les effets négatifs sur les écosystèmes et la santé humaine. Ainsi l'introduction de la méduse *Mnemiopsis leidyi* en mer Noire dans les années 1980 à partir des eaux de ballast d'un bateau provenant des États-Unis a conduit, suite à son acclimatation et à sa prolifération, à une diminution de 90 % des captures de poissons en 6 ans. Le clam asiatique *Potamocurbula amurensis* a été introduit également par l'intermédiaire d'eaux de ballast dans la baie de San Francisco en 1986. Cette espèce a atteint des densités de près de 2000 individus au mètre carré et à cause d'un déclin important des abondances de nombreuses espèces de phytoplancton. Une étude récente montre la présence de 298 espèces indigènes sur les côtes Nord américaine. À Hawaï, on a ainsi identifié 101 invasions marines depuis le début du siècle, la plupart étant des crustacés et des mollusques, mais l'étendue taxonomique des invasions s'étale des dinoflagellés aux poissons. Dans la mer de Wadden 40 espèces ont été introduites, mais elles ne semblent pas responsables des 42 extinctions qui ont été documentées au cours des 2000 dernières années. Des expérimentations faites sur ces espèces invasives montrent qu'elles peuvent être à l'origine des extinctions mais qu'il est difficile de les détecter. En Cali-

fornie, les modèles démographiques prédisent le remplacement de l'escargot marin natif (*Cerithidea californica*) par un escargot japonais importé (*Batillaria attramentaria*). Les conséquences des risques d'invasion sur les populations marines ne semblent pas le plus souvent correctement évaluées étant donné l'ampleur des phénomènes de transfert d'espèces.

4.12. ***Maladies émergentes.*** Les changements globaux favorisent l'émergence et la prévalence des parasites et pathogènes tant des animaux, des plantes et des humains. L'élévation des températures de surface de l'eau océanique contribue à l'accroissement des maladies tant dans les mers tropicales que tempérées.

Les coraux sont des organismes photosynthétiques qui demandent la présence d'algues symbiotiques dans les tissus. Les coraux produisent plus d'oxygène qu'ils n'en consomment et leur survie dépend d'une balance sensible entre la production et la respiration. Une élévation de température de 2,7 °C détruit les algues symbiotiques, un phénomène appelé blanchiment. Une période trop longue d'absence de la symbiose conduit à la mort du corail. Le réchauffement climatique semble être la cause des mortalités importantes du corail. Ainsi, l'année 1998 qui fut une année très chaude serait la cause de la mortalité de 70 % des coraux de l'océan Indien. En raison de l'élévation des taux de CO_2 (Ipcc) et des projections (335 ppm à 700 ppm au milieu du siècle), les coraux perdront de 30 à 40 % de leur capacité de calcification. Les fréquences des maladies des coraux ont significativement augmenté durant les vingt dernières années entraînant des mortalités importantes. La synergie de facteurs stressants (qualité des eaux, pollutions) et de l'élévation des températures associés aux épisodes El Niño ont pour effet de faire émerger et d'accroître un certain nombre de pathologies infectieuses (*Black-band disease, Coral Bleaching, Dark Spots Disease, Red-Bank Disease, White-Band Disease, White Pleague, White Pox Disease, Yellow Blotch Disease*).

La santé humaine peut également être affectée par les changements climatiques. L'agent du cholera (*Vibrio cholerae*) est une bactérie capable de former des associations avec les organismes planctoniques comme les copépodes. Sa survie du fait de ses associations facilite son transport dans les eaux de ballast des navires. De plus, des arguments épidémiologiques montrent des liens entre les épidémies de choléra et le climat.

5. ***Des recherches pour une écologie intégrative.*** Les difficultés inhérentes aux évaluations des taux d'extinction et à l'étude de la vulnérabilité des espèces ne doivent pas être un argument pour reconnaître les problèmes liés à la conservation des espèces dans les écosystèmes marins. La meilleure façon de conserver la diversité marine est d'inclure cette perspective au sein d'une approche intégrée de l'aménagement du milieu côtier avec comme un des objectifs prioritaires celui d'une exploitation durable

de la biodiversité. Le rôle et le développement souhaité des réserves marines font partie intégrante de cette approche Encart 5. Le Code de Conduite pour des pêches responsables établi par la FAO en 1995 contribue à cette approche précautionneuse de l'exploitation. Une dimension nouvelle apparaît avec le principe de précaution appliqué aux pêcheries. Il s'agit en l'occurrence d'une tentative affichée de réconcilier conservation et exploitation, il ne s'agit pas de rejeter la pêche en tant que telle mais de responsabiliser les pêcheurs et autres intervenants et responsables, *sensu lato*, dans l'exploitation des ressources renouvelables marines. Les activités de l'exploitation ne sont alors plus considérées comme isolées de leur contexte qu'est l'écosystème. La déclaration de Reykjavik en 2001[1], qui a ensuite été avalisée durant le Sommet Mondial sur le Développement Durable à Johannesburg en 2002[2], demande aux États de fonder leur politique d'exploitation des ressources marines sur des approches écosystémiques. Un cadre international et un agenda sont désormais fixés pour lequel des objectifs de la conservation et de l'exploitation existent. Reste à atteindre ces objectifs.

Pour cela nous avons besoin d'une stratégie qui reconnaîtra la complexité des écosystèmes marins, couplée avec une recherche innovante qui jettera des ponts entre les résultats scientifiques, les besoins socio-économiques et une gestion pragmatique des écosystèmes. L'approche écosystémique des pêches est aujourd'hui requise et reconnue au niveau international mais les recherches, en écologie marine notamment, mettent du temps pour se structurer autour de ce challenge pluridisciplinaire.

Utilisant l'analogie avec les termes télescope et microscope, le terme ‹ ecoscope › fut proposé par Ulanowicz en 1993 pour aborder la complexité des écosystèmes marins. Repris par Cury (2004), il permet aujourd'hui, dans un contexte de développement considérable des connaissances et des outils, de réaffirmer et structurer des recherches intégratives pour le développement d'une approche écosystémique des pêches.

Aujourd'hui les études empiriques et des processus nécessitent d'être fermement connectées au sein d'un cadre de travail pour comprendre la variété des structures et des dynamiques d'interaction dans les écosystèmes. Cette approche pluridisciplinaire peut nous aider à identifier les éléments clés qui induisent le changement, qu'il soit d'ordre anthropique ou environnemental. Nous sommes en mesure de construire de véritables ‹ ecoscopes › qui seront à même de résoudre les difficultés liées à la compréhension, au suivi et à la gestion des interactions entre les différentes composantes d'un écosystème. En assemblant le savoir biologique, écologique, en modélisation et en utilisant les outils les plus récents (systèmes d'information géoréférencés, indicateurs écosystémiques) autour de questions scientifiques clés, comme celles des changements globaux, nous pouvons fédérer une ‹ spirale d'apprentissage › autour de la description, de la compréhension et de la gestion des écosystèmes Chap. VIII.

Construire des ‹ ecoscopes ›, véritables systèmes d'apprentissage, nous permettra d'intégrer nos connaissances scientifiques pluridisciplinaires et fournira les outils et les indicateurs pour l'aménagement. Réconcilier conservation et exploitation est de l'ordre du possible, mais il faudra structurer nos recherches autour de ce challenge et s'en donner les moyens. Nos sociétés semblent plus intéressées, pour ne pas dire fascinées, pour développer des télescopes que construire des ‹ ecoscopes ›. Les contraintes actuelles du développement nous ramènent cependant à la réalité : les écosystèmes marins et leur biodiversité constituent le support de notre vie terrestre.

1. La Déclaration de Reykjavik sur les pêches responsables dans les écosystèmes marins inclut la déclaration suivante « … that, in an effort to reinforce responsible and sustainable fisheries in the marine ecosystem, we will individually and collectively work on incorporating ecosystem considerations into that management to that aim. »
2 Le plan d'implémentation du Sommet Mondial inclut la déclaration suivante « Encourage the application by 2010 of the ecosystem approach, noting the Reykjavik Declaration on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem and decision 5/6 of the Conference of Parties to the Convention on Biological Diversity »
(Paragraph 29 d).

Comment suivre la biodiversité marine

Jean-Pierre Féral

{3} Le nombre d'espèces marines actuellement décrites est de l'ordre de 200 000 ; la biodiversité marine est donc de ce point de vue très inférieure à la biodiversité continentale. En revanche, on compte 28 phylums animaux (dont 14 exclusivement marins et 2 découverts depuis 1980) contre 11 en milieu continental (dont un seul est actuellement exclusivement continental). On ne sait presque rien des virus, des bactéries, des protozoaires, des champignons marins. La situation est semblable en ce qui concerne les parasites.

Force est de constater que la composition et l'organisation de la faune, de la flore et des habitats des océans changent sous l'influence, en particulier, du climat et de l'activité humaine. Il est reconnu que cette dernière est à l'origine de la détérioration de nombreux environnements et que depuis les 60 dernières années, la rapidité et l'extension de cette détérioration sont sans précédent, non plus que les conséquences de ces changements sur la diversité biologique. On distingue parmi les causes de la perte et de la dégradation de la biodiversité marine des menaces directes (fragmentation et perte d'habitats, surexploitation, pollutions diverses) et indirectes (aménagement des fleuves et du littoral, augmentation de la population humaine à la côte, difficultés économiques de certains pays, non-reconnaissance ou sous-évaluation de la diversité marine et des ressources naturelles en termes économiques, faiblesses des institutions et des systèmes législatifs, absence d'une connaissance scientifique et transmission peu efficace de l'information). Cette situation exige l'évaluation de la biodiversité marine et son suivi, particulièrement dans les zones où l'activité humaine est forte ou va croissante.

Évaluer et suivre la biodiversité marine est une nécessité au même titre que dans les autres milieux naturels (*Mandat de Jakarta* sur la diversité marine et côtière, 1995), mais la difficulté de pénétration du milieu marin rend cela encore plus difficile. Une technique d'évaluation comme l'inventaire de la biodiversité par les taxons (ATBI : *all taxa biodiversity inventory*) qui vise à fournir une description complète de toutes les espèces présentes dans une zone donnée, en ayant recours à des systématiciens expérimentés, ne peut s'envisager qu'à certains points des côtes, déjà bien connus, comme la proximité des grandes stations marines. L'ATBI est de toute façon une technique qui se limite à un site particulier, elle est coûteuse et implique des délais très longs, ceci en faisant abstraction de la diminution rapide du nombre d'experts capables de produire les résultats. De plus, la biodiversité doit être considérée non seulement à divers niveaux d'organisation biologique (du gène à l'écosystème et au paysage) mais aussi sur toute une gamme d'échelles spatiales et temporelles. Les mesures de richesse spécifique ne sont pas adéquates pour effectuer des comparaisons de la biodiversité à de vastes échelles régionales. L'uti-

lisation d'un certain nombre d'indices a donc été proposée. Différents critères sont pris en compte incluant non seulement le nombre d'espèces, mais aussi le regroupement des individus, la position taxinomique, le statut trophique ou bien la taille corporelle.

Le terme « indicateur » étant largement utilisé en écologie et en élaboration des décisions, sa définition varie considérablement selon la perspective adoptée. Employé par des écologistes, des biologistes de la conservation et des gestionnaires de ressources naturelles dans le contexte de la diversité biologique, il désigne en général des attributs environnementaux, souvent des espèces ou groupes d'espèces, qui peuvent être échantillonnés et dont le changement dans le temps ou dans l'espace serait le reflet d'un changement de la diversité biologique dans son ensemble. On notera que par rapport à la définition d'indicateur de la qualité de l'environnement, celle d'indicateur de la biodiversité est beaucoup plus difficile. Une espèce, si elle peut être considérée comme « sentinelle » de telle ou telle dégradation écologique, ne peut pas représenter la diversité, même locale. On ne pourra se servir d'espèces que par groupes et en choisissant des caractéristiques signifiantes en terme de diversité. Ainsi les espèces candidates vont être en premier lieu celles qui sont de véritables habitats (coraux récifaux ou grandes macrophytes telles les Posidonies ou le maërl auxquelles sont associées des centaines d'autres espèces). On considérera aussi les espèces ingénieurs (*p.e.* stabilisatrices du sédiment) ou ayant une position trophique clé. Le suivi d'espèces invasives pourra aussi être informatif, mais nécessite encore des mises au point. D'autres types d'espèces peuvent être considérés comme des candidats potentiellement utiles dans le suivi de la biodiversité, mais doivent d'abord être sérieusement évalués. Ce sont les espèces pionnières, les espèces dont l'aire de répartition change sous l'influence des changements de climat (« remontée » vers le nord pour l'hémisphère Nord), les espèces rares ou endémiques, certaines espèces commerciales.

L'échelle de l'espèce (voire de la population locale) n'est pas adaptée pour donner une alarme précoce d'un danger menaçant la biodiversité. Les grilles d'indicateurs utilisés dans les suivis de la biodiversité devront donc prendre en compte des phénomènes se situant à l'échelle physiologique ou cellulaire, voire moléculaire, beaucoup plus précoces. On admettra alors que si le niveau de réponse le plus élevé (*p.e.* population, communauté) est calibré de façon appropriée, les niveaux de réponse les plus bas (*p.e.* variations du métabolisme) peuvent être utilisés pour l'évaluation d'un risque écologique.

La majorité des techniques utilisées pour les suivis en milieu marin ont été compilées par Davies (2001). Un point de la situation de l'indication de la biodiversité marine en Europe a récemment été fait par Féral *et al.* (2003). Le système adopté est basé sur le modèle PSR (*pressure-state-response)* de Friend et Rapport (1979) dont des variantes sont recommandées par l'OCDE (Organisation de coopération et de développement économiques) ou l'EEA *(European Environmental Agency).*

La diversité biologique des eaux continentales
Christian Lévêque

{4} Les écosystèmes aquatiques continentaux occupent seulement 1 % des terres émergées, une superficie « négligeable » quand on la compare aux milieux marins. Pourtant on y a recensé environ 100 000 espèces de métazoaires dont la moitié sont des insectes. En outre, 40 % des quelque 25 000 espèces de poissons actuellement connues vivent en eau douce, et on estime que 25-30 % des vertébrés (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères) sont étroitement inféodés aux écosystèmes aquatiques continentaux. Cette situation paradoxale s'explique pour partie par le caractère insulaire de ces écosystèmes. Certains groupes, tels les mollusques, les macrocrustacés et les poissons, ne peuvent franchir naturellement les limites des bassins hydrographiques en l'absence de connexion physique. Il en résulte que :

— des populations d'une même espèce géographiquement isolées sont en général génétiquement différenciées (nombreuses illustrations en milieu aquatique continental du concept de métapopulations) ;

— le taux d'endémisme est élevé dans les milieux suffisamment anciens pour que les espèces aient pu évoluer. C'est le cas en particulier des lacs tels le lac Baïkal, ou les lacs Malawi et Tanganyika, qui sont des lacs profonds occupant des bassins de subsidence et hébergeant une riche faune endémique, produit d'une co-évolution de plusieurs millions d'années entre la variabilité et l'hétérogénéité du système et la faune qu'il héberge. Une situation similaire existe également pour les bassins fluviaux.

Une autre caractéristique des systèmes aquatiques continentaux, notamment les milieux peu profonds, est leur grande variabilité dans le temps et dans l'espace, en fonction notamment des changements climatiques et de la pluviométrie. Ainsi, la grande majorité des lacs actuels (environ 10 000 lacs ont plus de 1 km^2) sont des lacs jeunes sur le plan géologique. Ils occupent des bassins creusés par les glaciers durant les périodes glaciaires. La plupart sont situés dans les zones tempérées de l'hémisphère Nord et datent du retrait des glaciers, il y a environ 10 000 ans. La situation est un peu similaire en ce qui concerne les rivières, mais les grandes rivières (Danube, Mississipi, Nil, Amazone) ont rarement disparu, même si leur cours a pu être profondément modifié par le climat et les événements géologiques. Pour repeupler les bassins libérés par les glaces ou qui se sont asséchés pour des raisons climatiques, ou pour coloniser des bassins nouvellement créés par des événements géologiques, il faut pour un certain nombre de groupes zoologiques que des communications physiques s'établissent avec des bassins qui sont restés en eau et ont pu conserver ainsi une partie de leur faune. Le Danube en Europe et le Mississipi en Amérique du Nord ont joué ce rôle de zones refuges lors des dernières glaciations.

La diversité biologique des eaux continentales est particulièrement fragilisée par le développement des activités humaines. Avec la croissance démographique, l'eau douce fait en effet l'objet d'une demande de plus en plus considérable que ce soit pour les besoins domestiques, industriels, énergétiques ou agricoles. Les conséquences sur les systèmes aquatiques continentaux sont nombreuses et variées :

— fragmentation des habitats suite à la construction de barrages pour l'hydroélectricité ou pour l'irrigation ;

— modification des cours des fleuves pour la navigation, et contrôle des crues avec réduction des zones inondables ;

— pollution d'origines diverses (métaux lourds, pesticides, mimétiques hormonaux, etc.) sans oublier les rejets domestiques et agricoles d'éléments nutritifs (phosphore, azote) qui sont à l'origine de la mondialisation du phénomène d'eutrophisation ;

— introduction d'espèces d'origine étrangère, dont certaines peuvent proliférer et modifier radicalement le fonctionnement des systèmes aquatiques (moule zébrée, jacinthe d'eau, etc.) ;

— pêche trop intensive des espèces d'intérêt alimentaire, voire utilisation de méthodes prohibées (dynamite, insecticides).

Toutes ces pressions conjuguées expliquent que les récentes estimations sont particulièrement alarmistes quant au devenir de la biodiversité des écosystèmes aquatiques continentaux. On estime que 20 % des espèces de poissons ont disparu ou sont en danger d'extinction dans les prochaines décennies, et la situation est tout aussi préoccupante pour les macrocrustacés et les grands lamellibranches.

La conservation de la diversité biologique en milieu aquatique continental constitue un véritable enjeu, car elle pose des questions difficiles à résoudre. Il faut tout à la fois veiller au maintien de la quantité et de la qualité des eaux, préserver les habitats tels les zones inondables et les zones humides, éviter le développement des espèces invasives, contrôler l'eutrophisation. Car protéger un bassin hydrographique c'est également se préoccuper de l'utilisation des terres dans ce bassin, et des conséquences de l'urbanisation. Une politique globale de la gestion de l'eau et des systèmes aquatiques est donc la seule issue possible pour protéger la faune aquatique. Mais les mesures qu'il faudrait prendre entrent en concurrence avec de nombreux intérêts économiques et sociaux. Et, jusqu'à présent, on s'est le plus souvent contenté d'établir des notices nécrologiques.

Richesse et fragilité de la biodiversité marine : monts sous-marins et récifs coralliens

Philippe Bouchet & Patrice Cayré

{5} Comparé aux espaces continentaux, fragmentés et hétérogènes à toutes les échelles spatiales, le milieu marin est souvent perçu par les personnes non averties comme un milieu plus continu et homogène et cela sur de très grands espaces.

Les océans occupent 67 % de la superficie de la planète, mais n'abritent après tout que 275 000 espèces, soit 15 % des 1,8 million d'espèces décrites à ce jour. Certes, certains auteurs ont spéculé sur l'existence de 10 millions d'espèces dans l'océan profond (Grassle & Maciolek, 1992), mais au petit jeu de la spéculation, les insectes des forêts tropicales sortent toujours gagnants, et certains auteurs estiment que le nombre total d'espèces de notre planète pourrait aller de 7 à 90 millions (Stork, 1990). En termes de comparaison globale les océans se distinguent des continents moins par le nombre absolu d'espèces, que par la diversité des grands types d'organisations que l'on y rencontre : tous les phylums animaux sauf un y sont représentés, et pas moins de 14 sont même exclusivement marins. En termes de richesse relative et de fragilité, deux habitats brillent cependant plus fort au firmament de la biodiversité marine : les récifs coralliens et les monts sous-marins.

On compare souvent les récifs coralliens aux forêts tropicales, et la comparaison vaut aussi bien en terme de complexité des relations entre les organismes, qu'en termes de fragilité et donc de menaces sur ces écosystèmes.

Avec 600 000 km², les environnements récifaux occupent à peine 0,2 % de la superficie des océans, mais ils sont l'habitat de 93 000 espèces, soit un tiers de toutes les espèces marines ! De toutes les provinces biogéographiques, la région Indo-Ouest Pacifique est de loin la plus riche – mais aussi la plus étendue –, avec un centre maximum de richesse où « point chaud » situé en Asie du Sud-Est et un gradient d'appauvrissement quand on va vers l'est et le Pacifique central. Le foisonnement d'espèces des milieux récifaux est tout bonnement stupéfiant : on a recensé à Lifou (Iles Loyauté, Nouvelle-Calédonie), sur 5 000 hectares, 2 500 espèces de mollusques, c'est-à-dire 40 % de plus que dans toute la Méditerranée (1 800 espèces), qui s'étend sur 300 millions d'hectares. Avec les mangroves, les récifs coralliens font aujourd'hui partie des habitats marins les plus menacés : des pressions directes (pêche, extraction de matériaux, envasement) et indirectes (réchauffement global, eutrophisation et pollutions diverses depuis la terre) conjuguent leurs effets ; on estime que 40 % des récifs coralliens sont significativement endommagés. Le caractère très ouvert du milieu marin rend difficilement transposables les stratégies de conservation pensées pour les milieux terrestres. Ainsi, lorsqu'on compare le site de Lifou avec deux sites proches de la Nouvelle-Calédonie, pourtant distante de 150 km seulement, on constate qu'un quart seulement des

espèces est commun aux trois sites, tandis que 50 % des espèces sont présentes sur un seul des trois sites. En termes de gestion des espaces naturels et de conservation de la biodiversité, cela veut dire que, même à l'échelle régionale, un site de 5 000 hectares n'est pas « représentatif », ce qui souligne l'intérêt d'une approche en réseau et le bien-fondé de la notion de « Large Marine Ecosystem ».

Les monts sous-marins constituent encore à l'échelle mondiale, avec les grands fonds, une des dernières directions envisagées pour le développement des pêcheries, en même temps qu'un des grands gisements pour l'exploration de la biodiversité marine. Les monts sous-marins constituent des îlots de vie peu ou pas exploités au milieu d'étendues océaniques faiblement productives et/ou déjà fortement pêchées. Le Japon, l'Australie, la Nouvelle-Zélande s'intéressent déjà aux monts sous-marins et aux marges continentales de leurs zones économiques.

Au plan biologique, de nombreuses espèces qui peuplent ces milieux ont une croissance très lente et une grande longévité : de plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'années pour certaines gorgones, éponges et poissons. Le passage du chalut benthique sur les monts sous-marins entraîne de véritables ravages écologiques ; et même des engins de pêche mieux adaptés ne procurent en général que des résultats peu viables ou durables en termes d'exploitation.

Au plan de l'inventaire de la biodiversité, les monts sous-marins regorgent encore d'espèces inconnues, dont la répartition mondiale est souvent restreinte à un seul mont ou à un petit archipel de monts, tout comme, à terre, les îles regorgent d'espèces endémiques étroitement localisées. Dans le Pacifique Sud, les zones économiques de la Nouvelle-Calédonie, de Wallis & Futuna et de Polynésie Française sont encore très imparfaitement explorées. Les monts sous-marins de la Ride de Norfolk, découverts et cartographiés depuis 15 ans à peine, sont étudiés de manière approfondie par les chercheurs de l'IRD et du Muséum, qui y ont découvert un extraordinaire bestiaire de centaines d'espèces inconnues, depuis des sélaciens (requins) mesurant un bon mètre jusqu'à d'improbables crevettes-cibles (*Plesionika*), en passant par des crinoïdes « patte-de-poulet » (*Gymnocrinus*), des sphinctozoaires (*Vaceletia*) et des pleurotomaires (*Bayerotrochus*) paraissant tout droit sortis de Jurassic Park. L'exiguïté de ces monts sous-marins et leur fragilité écologique les rendent particulièrement vulnérables à toute forme d'exploitation impliquant l'utilisation d'engins traînants.

À la différence des récifs coralliens, cette biodiversité des monts sous-marins est loin de tout regard « écologiste », et largement étrangère à toute réglementation ou contrôle : sa préservation constitue donc un véritable défi pour les décideurs et les scientifiques.

Les aires marines protégées et la biodiversité
Catherine Gabrier

{6} Les aires marines protégées figurent aujourd'hui parmi les outils les plus pertinents en matière de conservation de la biodiversité marine et de gestion durable des ressources naturelles, vitales aux populations côtières.

L'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) définit l'aire protégée comme « *une portion de terre, de milieu aquatique ou de milieu marin, géographiquement délimitée, vouée spécialement à la protection et au maintien de la diversité biologique, aux ressources naturelles et culturelles associées ; pour ces fins, cet espace géographique doit être légalement désigné, réglementé et administré par des moyens efficaces, juridiques ou autres* ».

Il existe plusieurs types d'aires protégées, en fonction des objectifs que l'on se fixe, et l'UICN en définit 6 grandes catégories : les réserves intégrales où toute forme d'activité est interdite, destinées à maintenir le caractère naturel du site ou à vocation scientifique ; les parcs nationaux marins, où des activités de tourisme ou de pêche sont autorisées mais réglementées et organisées dans l'espace ; les aires de gestion d'un habitat et/ou d'une espèce menacée ; les paysages marins protégés ; et enfin les aires de ressources naturelles gérées, qui permettent le développement durable d'activités liées à la mer. Dans les pays en développement, et notamment dans le Pacifique, on assiste de plus en plus au développement de zones marines cogérées ou même gérées directement par les communautés locales, sur la base de modes de gestion souvent empruntés aux modes coutumiers.

La dernière liste mondiale d'aires marines protégées des Nations unies compte 4 116 aires protégées, entièrement ou pour partie marines. La surface marine protégée est estimée à 1,64 millions de kilomètres carrés. Cela ne représente que 0,5 % des mers et océans ce qui est bien insuffisant pour assurer la protection des habitats et des espèces au niveau global. La plus grande aire marine protégée est le parc marin du récif de la Grande-Barrière en Australie (345 000 km²). Lors du dernier Congrès Mondial sur les Parcs (WPC) qui s'est tenu à Durban en juillet 2003, l'enjeu retenu a été de porter à 12 % le pourcentage d'aires marine protégées d'ici 10 ans, notamment par la création de 20 grands écosystèmes marins et de 400 nouvelles aires marines protégées.

La mise en place d'aires marines protégées répond aux objectifs généraux de conservation de la diversité biologique, à savoir :

— la représentation de toutes les communautés naturelles distinctes ;

— le maintien des processus écologiques qui créent et maintiennent la diversité biologique ;

— le maintien des populations viables d'espèces et de leurs habitats essentiels (zones de reproduction, zones de nurseries, zones de nourrissage, zones de migration,…);

— la conservation d'habitats naturels suffisamment larges pour résister aux perturbations à grande échelle et aux changements à long terme, comme les épisodes de blanchissement du corail, les cyclones et contre l'impact des activités anthropiques.

Des résultats récents montrent que les bénéfices des AMP sont évidents; celles-ci conduisent en effet à accroître la densité, la biomasse, la taille et la diversité de l'ensemble des groupes d'espèces (invertébrés, poissons). La diversité et la taille moyenne des organismes sont d'environ 20 à 30 % supérieures à celles des zones non protégées; la densité est environ du double et la biomasse du triple.

Au-delà de la protection de la biodiversité marine, les aires marines protégées et notamment les réserves intégralement protégées de la pêche (« no-take zones »), sont aujourd'hui considérées comme des outils de gestion de la pêche:

— elles favorisent la production de descendants qui peuvent repeupler les lieux de pêche: les poissons vivent plus longtemps, atteignent des tailles plus importantes. Les animaux de grande taille sont de meilleurs reproducteurs: ils produisent plus d'œufs et pondent plus fréquemment que ceux de petite taille. Les espèces fixées ou à mobilité réduite se reproduisent mieux lorsque la densité est élevée;

— elles permettent un « débordement » d'adultes et de juvéniles vers les lieux de pêche: lorsque la densité des individus augmente ils émigrent à l'extérieur de la réserve et sont alors disponibles pour la pêche;

— elles sont un refuge pour les espèces vulnérables;

— elles assurent la protection de l'habitat;

— elles favorisent le développement de communautés biologiques naturelles différentes des communautés présentes sur les lieux de pêche;

— elles facilitent le rétablissement après des perturbations naturelles et anthropiques catastrophiques.

Par ailleurs, l'expérience acquise lors de l'épisode de blanchissement des coraux de 1998 montre qu'il est essentiel de prendre en considération les changements climatiques dans les stratégies de conservation. Les zones les plus résilientes doivent être protégées.

Aujourd'hui, les organisations internationales appellent à mettre en place un système mondial de réseaux représentatifs et cohérents d'aires protégées marines et côtières, efficacement gérées, dont la complémentarité, la connectivité et la résilience doivent permettre d'assurer une meilleure protection de la biodiversité et des ressources au niveau mondial.

Anil, A. C., 2002,
« Marine bio-invasion : concern for ecology and shipping », *Current Science*, n° 83, p. 214-218.

Carlton J. T., Geller J.-B., Reaka-Kudla M. L. & Norse D. A. 1999,
« Historical extinctions in the sea », *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 30, p. 525-538.

Chape, S., Blyth S., L. Fish, Fox P., Spalding M. (compilers), 2003,
2003 United Nations List of Protected Areas, Iucn, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and Unep-Wcmc, Cambridge, UK, ix + 44 p.

Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R.V., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M., 1997,
« The value of the world's ecosystem services and natural capital », *Nature*, n° 387, p. 253-260.

Cury P., 2004,
« Tuning the Ecoscope for the Ecosystem Approach to Fisheries », *Meps*, n° 274, p. 272-275.

Cury P. & Anneville O., 1998,
« Fisheries resources as diminishing assets », *Marine Diversity Threatened by Anecdotes*, Orstom Éditions, Paris, p. 537-548.

Davies J. (senior Ed.), 2001,
Natura 2000 : Marine Monitoring Handbook, UK Marine SAcs Project, Peterborough.

Dulvy N. K., Sadovy Y. & Reynolds J. D., 2003,
« Extinction vulnerability in marine populations », *Fish and Fisheries*, n° 4, p. 25-64.

Féral J.-P., Fourt M., Perez T., Warwick R.M., Emblow C., Hummel H., Van Avesaath P. & Heip C. H. R., 2003,
Biomare European Marine Biodiversity Indicators. Nioo-Ceme, Yerseke, The Netherlands, isbn 90-74638-14-7.

Friend A. & Rapport D., 1979,
« Towards a Comprehensive Framework for Environment Statistics : A Stress-Response Approach », *Statistics Canada*, Ottawa, Canada.

Halpern B.S., 2003,
« The impact of marine reserves : do reserves work and does reserve size matter ? », *Ecological Application,* n° 13, S117-S137.

Harwell C. D., Kim K., Burkholder J.-M., Colwell R. R., Epstein P. R., Grimes D. J., Hofmann E. E., Lipp E. K., Osterhaus A. D. M. E., Overstreet R. M., Porter J. W., Smith G. W. & Vasta, G. R., 1999,
« Emerging marine diseases- Climate links and Anthropogenetic factors », *Science*, n° 285, p. 1505-1510.

Heip C. H. R, Herman P. M. J. & Soetaert K., 2001,
« Indices of diversity and evenness », *Océanis*, n° 24, p. 61-87.

Jackson, J. B. C. & 18 co-authors., 2001,
« Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems », *Science*, n° 293, p. 629-638.

Lévêque, C., 2002,
« Biodiversity in freshwaters », in **Harold A. Mooney & Josep G. Canadell** (eds), *Encyclopedia of Global Environmental Change*, Volume 2 : The Earth System : Biological and Ecological Dimensions of Global Environmental Change, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, p. 146-152.

Lévêque C., Balian E. & Martens K., 2004,
A Global-Scale Quantitative Assessment of Animal Species Diversity in Continental Water Systems, Hydrobiologia.

Lewin S. A. (eds.), 2001,
Encyclopedia of Biodiversity, Academic Press, New York.

Lobitz B., Beck L., Huq A., Wood B., Fuchs G., Faruque A. S. G. & Colwell R.. 2000.
« Climate and infectious disease : use of remote sensing for detection of *Vibrio cholerae* by indirect measurement », Pnas, n° 97, p. 1438-1443.

National Research Council., 1996,
Stemming the Tide : Controlling Introductions of Nonindigenous Species by Ships' Ballast Water, The National Academies Press, 141 p.

Oberdorff, T., B. Hugueny & J.-F. Guégan., 1996,
« Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers ? Comparisons between western Europe and North America », *Journal of Biogeography*, n° 24, p. 461-467.

Pauly D., 1995,
« Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 10 (10), p. 430.

Peters E. C., 1997,
« Diseases of coral reef organisms » in Birkeland, C. (ed.), *Life and Death of Coral Reefs*, New York, Chapman & Hall, p. 114-139.

Richardson L. L., 1998,
« Coral diseases : What is really known ? », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 13, p. 438-443.

Roberts C. M. & Hawkins J.-P., 1999,
« Extinction risk in the sea », *Trends in Ecology and Evolution*, n° 14 (6), p. 241-246.

Roberts C. M. & Hawkins J.-P., 2003,
Réserves marines intégralement protégées : un guide, Wwf, 15 p.

Ryman, N., Utter F. & Laikre L., 1995,
« Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes », *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, n° 5, p. 417-446.

Sala O. E., Chapin III F. S., Armesto J. J., Berlow R., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R. , Lodge D., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N. L., Sykes M. T., Walker B. H., Walker M. & Wall D. H., 2000,
« Global biodiversity scenarios for the year 2100 », *Science*, n° 287, n° 1770-1774.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2002,
« Technical advice on the establishment and management of a national system of marine and coastal protected areas », Montreal, *Cbd technical series*, n° 13, 35 p.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2003,
Marine and Coastal Biodiversity. Report of the ad hoc Technical Expert Group on Marine and Coastal Protected Areas, Montréal, Cbd, 48 p.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2004.
« Biodiversity issues for consideration in the planning, establishment and management of protected areas sites and networks », *Cbd technical series*, n° 15, 160 p.

Wackernagel M. & Rees W., 1996,
Our Ecological Footprint : Reducing Human Impact on Earth, Gabriola Island, British Columbia, New Society Publishers.

Warren-Rhodes K., Sadovy Y. & Cesar H., 2004,
« Marine ecological footprint of the live reef fish food trade », *SPC Live Reef Fish Information Bulletin*, n° 12, p. 10-16.

Warwick R. M., 2001,
« Scaling of marine biodiversity », *Océanis*, n° 24 [1998], p. 51-59.

Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et changements globaux

Luc Abbadie & Éric Lateltin

IV

La propriété fondamentale du monde vivant est la diversification continuelle de ses constituants. Elle résulte du processus de spéciation qui, par mutations aléatoires et sélection naturelle des mutations les plus avantageuses, conduit au remplacement de certaines espèces par d'autres, c'est-à-dire à l'apparition d'espèces qui n'existaient pas auparavant. Ces dernières présentent par conséquent plus de chances de survie dans le nouvel environnement. La théorie de la sélection naturelle renvoie donc au dialogue permanent qui existe entre chaque espèce, ou chaque variant génétique, avec son environnement, biotique ou physique ; ce qui permet au vivant de répondre aux variations de l'environnement en s'y adaptant, voire en le modifiant localement à son profit. Cette mécanique de l'évolution appelle deux commentaires. Le premier, c'est que l'environnement n'est jamais constant. Il varie dans l'espace, parfois sur de très petites distances, et dans le temps, à court et long termes. L'environnement fluctue donc autour d'une moyenne, générant des conditions d'existence pour les organismes qui peuvent être sensiblement différentes d'une génération à l'autre. Une espèce n'est donc pas adaptée à un environnement figé mais à une gamme plus ou moins large d'environnements. En d'autres termes, les espèces ont été éprouvées dans la durée et présentent, par conséquent, une certaine capacité de résistance, ou de réponse, à des environnements changeants. Le second commentaire, c'est que toutes les espèces dans un lieu donné sont soumises à des pressions de l'environnement communes, au moins en partie, et qu'elles sont toutes en interactions plus ou moins lâches avec les autres. Elles ont donc évolué conjointement, elles ont en quelque sorte co-évolué de manière plus ou moins étroite et forment, de ce fait, des ensembles biologiques cohérents, c'est-à-dire présentant une organisation et une dynamique qui permet le maintien de leurs constituants à long terme.

1. **La biodiversité, moteur de l'écosystème.** L'ensemble des espèces présentes dans un lieu donné, l'ensemble des interactions qu'elles entretiennent entre elles et avec le milieu physique, et l'ensemble des flux de matière et d'énergie qui parcourent les espèces et leur environnement, constituent ce qu'il est convenu d'appeler un écosystème. Un écosystème peut donc s'interpréter comme un ensemble biologique et physique dynamique, capable d'autorégulation, qui procède à la fois des lois de la thermodynamique et de l'évolution darwinienne. Chacune des espèces, ou des variants génétiques qui participent à l'écosystème, est incluse dans un réseau complexe d'interactions dynamiques vivant-vivant et vivant-physique que l'on peut définir par une structure (types d'espèces présentes, distribution spatiale des espèces, organisation spatiale des constituants physiques, organisation des réseaux trophiques entre espèces) et par un fonctionnement (variation à court terme de la structure, échanges de matière et d'énergie au sein de l'écosystème, échanges de matière et d'énergie avec l'atmosphère et l'hydrosphère).

L'écosystème n'est toutefois pas un ensemble figé puisque chaque espèce, en modifiant passivement ou activement l'environnement physique, crée les conditions de son maintien ou, au contraire, de sa propre exclusion à terme, et prépare également les conditions nécessaires à l'installation d'espèces exogènes. L'écosystème change donc perpétuellement, à un rythme qui lui est propre, dans un sens le plus souvent prévisible. Dès lors que le climat local (température et précipitation) demeure à peu près constant, l'écosystème suit une trajectoire relativement bien définie, c'est-à-dire qu'il passe par une succession d'états. Cette notion de trajectoire repose sur trois observations. La première montre que si l'écosystème subit de temps à autre une perturbation d'intensité faible ou moyenne, comme une sécheresse par exemple, ou un simple chablis, il change transitoirement et modérément de structure et de fonctionnement, puis revient rapidement à un état proche de l'état antérieur à la perturbation, rejoignant en quelque sorte sa trajectoire initiale. Cette capacité de l'écosystème à amortir les perturbations est nommée résilience. La seconde observation concerne une perturbation de forte intensité, même brève, comme un feu, un défrichement, une tempête, une épidémie. Dans ce cas, la structure et le fonctionnement de l'écosystème sont profondément altérés, mais l'écosystème enclenche un nouveau développement et passe par toute une succession d'états similaires ou peu s'en faut, à celle qu'il avait connu avant la perturbation. Enfin, dernière observation, si la répétition de la perturbation, quelle que soit son intensité, dépasse un certain seuil (incendie tous les deux ou trois ans par exemple), ou si le climat change de façon durable, alors l'écosystème peut dévier de sa trajectoire, au point d'aboutir, parfois, à un état totalement nouveau, c'est-à-dire à un écosystème différent.

La biodiversité change au fur et à mesure que l'écosystème décrit sa trajectoire. C'est tout d'abord la nature même des espèces qui se modifie sans cesse puisque la plupart des organismes sont inféodés plus ou moins étroitement à tel ou tel stade de développement de l'écosystème. C'est ensuite la richesse spécifique qui augmente avec le temps, même si les stades matures ne présentent pas toujours le nombre maximal d'espèces. C'est, enfin, la nature des interactions entre espèces et entre espèces et environnement physique qui se complexifie, engendrant une variation progressive des conditions d'existence des organismes, et de l'intensité et de l'organisation des flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème d'une part, et entre l'écosystème et l'extérieur d'autre part. On peut donc concevoir l'écosystème, à tous les stades de son développement, comme un ensemble d'éléments, vivants et non vivants, étroitement ajustés les uns aux autres, qui modifie progressivement l'environnement physique local au point de le différencier totalement de l'environnement général et qui tend à accroître ses performances, au moins en termes de productivité et d'efficacité dans l'utilisation des ressources souvent limitées que sont l'eau et les nutriments minéraux du sol. C'est pour cette raison

que les écosystèmes dits « naturels » sont d'excellents modèles d'étude pour l'écologue, non parce qu'ils sont « naturels », mais parce qu'ils sont sub-optimaux en termes d'adéquation avec les contraintes imposées par le climat, le sous-sol et l'histoire de la biodiversité, parce qu'ils sont, en d'autres termes durables, résilients et efficients.

La crise actuelle de la biodiversité, c'est-à-dire la perte définitive d'espèces à un rythme accéléré, pose de nombreuses questions : Est-ce grave pour le fonctionnement des écosystèmes et pour ce que nous pouvons en tirer ? Cela peut-il affecter le fonctionnement de la biosphère dans son ensemble ? Existe-t-il un seuil, un nombre limite d'espèces, en dessous duquel il ne faut pas descendre au risque d'amoindrir la résilience de l'écosystème ? Toutes les espèces ont-elles la même importance pour les performances de l'écosystème, comme sa productivité par exemple ? Force est de constater que nos connaissances sont encore très fragmentaires et que ces questions demeurent très ouvertes (Loreau *et al.*, 2001). Toutefois, un consensus commence à se dégager dans la communauté internationale sur quelques points clés.

Le premier est qu'une richesse spécifique élevée procure à l'écosystème une capacité tampon vis-à-vis des variations de l'environnement physique et biologique et, par conséquent, une certaine stabilité de son fonctionnement. Cet effet, connu sous le nom de l'hypothèse de l'assurance biologique (Yachi & Loreau, 1999), repose sur un constat simple : toutes les espèces ne répondent pas de la même façon aux fluctuations de l'environnement, ce qui implique que les conditions de compétition entre espèces sont modifiées et que certaines espèces accèdent au statut de dominantes alors que d'autres passent à celui de dominées. En cas de perturbation, les diverses fonctions de l'écosystème sont donc *a priori* assurées au même niveau par des combinaisons d'espèces qui diffèrent, au moins en termes d'abondance relative. La conséquence concrète de cette mécanique, démontrée pour la production primaire de prairies et la respiration microbienne de sols, c'est que les changements de l'environnement entraînent des variations d'autant plus faibles du fonctionnement de l'écosystème que la richesse spécifique est plus élevée. Dans le même ordre d'idée, il existe une liaison positive entre biodiversité et stabilité de l'écosystème ou, plus exactement, entre biodiversité et résilience, entre biodiversité et capacité de l'écosystème à amortir les perturbations. Ceci a été démontré sans ambiguïté dans la prairie nord-américaine où la productivité primaire se maintient mieux en cas de sécheresse dans les couverts diversifiés que dans les couverts pauvres en espèces (Tilman & Downing, 1994).

Le deuxième point de consensus est qu'il existe une relation positive entre richesse spécifique et performance de l'écosystème. C'est à nouveau la prairie nord-américaine qui a permis d'en faire la démonstration au moyen d'une expérience de terrain qui consistait à faire varier le nombre d'espèces herbacées par tirage au hasard à partir d'un lot de graines de 32 espèces différentes, et à mesurer la production pri-

maire de l'ensemble du couvert. Cette dernière a augmenté rapidement avec le nombre d'espèces, mais ne répondait pratiquement plus à l'augmentation de richesse spécifique au-delà d'une douzaine d'espèces présentes (Tilman *et al.*, 1996). La conclusion s'imposait : la biodiversité est donc bien un facteur important de contrôle de la productivité primaire, mais peut-être pas toute la biodiversité, seule une partie de la biodiversité serait utile. Pour tirer au clair cette notion de « biodiversité minimale », il a fallu une seconde expérience réalisée par la même équipe (Tilman *et al.*, 1997), en tenant compte du nombre de groupes fonctionnels présents dans le couvert végétal. Par groupe fonctionnel, on entend un groupe d'espèces ayant le même impact sur l'écosystème, les mêmes caractéristiques physiologiques vis-à-vis de l'eau, des nutriments minéraux du sol, etc. Dans cette seconde expérience, les groupes fonctionnels se distinguaient par le type de photosynthèse (limitée ou non par la teneur actuelle en dioxyde de carbone), la capacité à fixer l'azote de l'air (plante légumineuse ou non) et par quelques autres caractéristiques physiologiques. Les résultats ont montré que la productivité primaire, mais aussi les conditions de l'environnement directement influencées par les plantes (luminosité dans le couvert végétal ou teneur en azote minéral dans le sol), dépendaient plus du nombre de groupes fonctionnels que du nombre total d'espèces. Ce qui compte, c'est finalement qu'un certain nombre de fonctions soient assurées, quelles que soient les espèces qui assurent ces fonctions.

C'est donc la redondance fonctionnelle entre espèces qui explique qu'il n'y a plus d'effet du nombre d'espèces sur la production primaire au-delà d'une certaine richesse spécifique. Il ne faudrait pas pour autant en conclure que ces espèces redondantes n'ont pas d'importance dans le fonctionnement de l'écosystème. Tout d'abord, dans la même étude, il a été montré que le nombre d'espèces au sein de chaque groupe fonctionnel avait un effet positif sur les processus mesurés. Ensuite, il faut garder à l'esprit que la situation étudiée l'était dans des conditions environnementales données ; dans d'autres conditions, certaines espèces auraient pu avoir un impact plus grand sur la production primaire ou la teneur en azote minéral du sol. Ce n'est donc pas parce qu'une espèce n'est pas importante aujourd'hui qu'elle ne jouera pas un rôle crucial demain, dans des conditions d'environnement légèrement différentes. On pourrait également faire remarquer que ce genre d'étude montre bien que la biodiversité peut avoir un impact positif sur le fonctionnement de l'écosystème, mais que cela ne prouve pas pour autant que c'est une règle générale. Un argument souvent évoqué à ce propos est que certaines formations herbacées, comme les savanes, sont des écosystèmes très productifs, très anciens, donc très résilients, alors que leur biodiversité végétale est faible. Cette observation est juste, mais elle suggère surtout que c'est le niveau d'observation de la biodiversité qui est en cause et pas la biodiversité elle-même. En effet, d'un point de vue strictement fonctionnel, une diversité génétique élevée au sein de diverses espèces peut parfaitement remplacer la diversité entre espèces.

D'autres expériences menées dans le monde ont confirmé l'importance de la biodiversité pour les performances de l'écosystème. L'une des plus intéressantes, dénommée Biodepth, a été menée en Europe, à nouveau sur des prairies, mais sur un gradient nord-sud, ce qui permettait de bénéficier d'une diversité de situations climatiques et d'utilisation agricole des sols avant l'expérience. Dans sept sites sur huit, la production primaire était positivement liée au nombre d'espèces et, à nouveau, au nombre de groupes fonctionnels herbacés présents (Hector *et al.*, 1999). Trois explications pouvaient rendre compte de cette observation. Tout d'abord la sélection au hasard d'espèces très productives qui aurait d'autant plus de chances de se produire que le nombre d'espèces semées est grand. Ensuite, la complémentarité entre espèces qui permettrait une utilisation des ressources de l'environnement plus complètes dans les communautés herbacées diversifiées que dans les communautés simples. Enfin, des relations mutualistes, de coopération entre espèces, qui sont évidemment d'autant plus élevées que la richesse spécifique est grande. Une analyse mathématique et statistique poussée des données recueillies sur le terrain a permis de trancher très clairement : dans les prairies européennes, c'est avant tout la complémentarité des espèces et la coopération entre espèces qui engendrent une productivité primaire forte dans les communautés à richesse spécifique élevée (Loreau & Hector, 2001), ce qui n'exclut pas l'impact d'espèces très productives dans d'autres situations.

Ces notions de complémentarité et de coopération entre espèces soulignent que l'approche fonctionnelle de la biodiversité ne saurait se limiter à des considérations sur le nombre d'espèces ou de groupes fonctionnels. Il y a aussi un consensus pour affirmer que la nature et l'intensité des interactions entre espèces ont un impact fort sur les performances et le maintien de l'écosystème. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner l'impact des réseaux trophiques (qui mange qui ?) sur le cycle des nutriments minéraux dans les systèmes aquatiques. Ainsi, dans les lacs, l'explosion du plancton végétal typique du phénomène d'eutrophisation, qui entraîne une désoxygénation de l'eau, dépend de la diversité des poissons. En rajoutant des supers prédateurs comme les poissons piscivores, il est possible de diminuer la densité des poissons consommateurs de plancton animal. Le plancton animal étant lui-même consommateur de plancton végétal, la croissance de ce dernier est alors fortement freinée : la manifestation indésirable de l'eutrophisation ne se produit donc plus (Hulot *et al.*, 2000). Dans le même ordre d'idée, il a été démontré que les mammifères herbivores de prairie ou de savane, à condition qu'ils ne soient pas trop nombreux, stimulent la production primaire malgré les dommages qu'ils causent aux plantes. En effet, en réduisant la hauteur du tapis végétal, ces animaux en facilitent la pénétration par la lumière et engendrent du même coup une activation de la photosynthèse. Il est clair que la densité des diverses populations animales et végétales qui participent à l'écosystème étant large-

ment sous le contrôle des processus de prédation, de parasitisme et de compétition pour l'accès aux ressources, tout changement dans l'intensité de ces interactions entre espèces modifie plus ou moins profondément la structure du réseau trophique et, partant, le fonctionnement de l'écosystème Encadré « Atmosphère et croissance végétale ». Ces processus peuvent parfois prendre une place particulière là où on ne les attendait pas, en expliquant par exemple pourquoi certains sols sont toujours pauvres en matière organique malgré des apports importants de résidus végétaux. Il semble en effet que la compétition pour l'énergie entre des groupes de micro-organismes à croissance rapide et d'autres à croissance lente, c'est-à-dire, respectivement, entre les consommateurs de résidus végétaux et les consommateurs de matière organique du sol, est un déterminant majeur de la capacité des sols à accumuler le carbone organique (Fontaine *et al.*, 2004).

Quatrième point de consensus : dans un lieu donné et à un moment donné toutes les espèces n'ont pas le même poids dans le fonctionnement de l'écosystème. Dans les expériences menées sur les prairies nord-américaine et européenne, la productivité de l'ensemble du couvert végétal était en partie dépendante de la présence de légumineuses fixatrices de l'azote de l'air et qui jouaient le rôle de source d'azote pour les autres plantes. De nombreuses caractéristiques biologiques, fort variées, confèrent à certaines espèces un rôle clé dans l'écosystème. Il peut s'agir, tout simplement, de la position dans le réseau trophique, comme dans le cas des supers prédateurs évoqués plus haut. Ce peut être aussi une capacité d'action sur les micro-organismes comme en Côte d'Ivoire où certaines populations de graminées sont capables de bloquer l'activité des micro-organismes nitrifiants. Dans ce cas, le sol est dépourvu de nitrate (NO_3^-) et les plantes assurent leur nutrition azotée à partir de l'ammonium (NH_4^+), une forme d'azote qui est mieux conservée dans le sol que le nitrate. La conséquence concrète de ce phénomène est que les savanes comportant ces populations de graminées inhibitrices de la nitrification sont plus productives que celles où ces populations sont absentes (Lata *et al.*, 2004).

La dimension spatiale de l'organisation du vivant est également un point clé du fonctionnement de l'écosystème. L'architecture souterraine de certaines graminées tropicales en donne un bon exemple à l'échelle de l'espèce. Ces plantes présentent en effet des racines très peu étendues, très concentrées dans un petit volume de sol, ce qui engendre un recyclage très efficace des nutriments minéraux, comme l'azote. Du coup, la productivité primaire de certaines savanes est très élevée malgré des conditions de climat et de sol très défavorables (Abbadie *et al.*, 1992). À l'échelle de l'écosystème, c'est la distribution des individus dans le paysage qui influence de nombreux processus biogéochimiques et, singulièrement, les échanges de matière entre l'écosystème et l'atmosphère. En savane, par exemple, le regroupement des arbres en petits bosquets diminue la production primaire totale du couvert végétal, mais n'affecte pas sa transpiration (Simioni *et al.*, 2003).

2. La biodiversité sous tension. Deux grandes classes de phénomènes viennent aujourd'hui altérer la relation entre la biodiversité et la dynamique des écosystèmes. La première, c'est la modification drastique de l'environnement physique de la Terre, la composition chimique de l'atmosphère et le climat. Drastique, car elle se produit avec une amplitude et un rythme inconnus depuis des centaines de milliers d'années : le changement est véritablement d'ampleur géologique Encadré « Histoire des crises d'extinction de la biodiversité. La seconde classe de phénomènes, totalement inédite dans l'histoire de la Terre, c'est la simplification et l'artificialisation de l'environnement du fait des activités humaines, concentrées sur les régions tempérées et tropicales qui accueillaient ou accueillent encore la plus grande part de la biodiversité Encadré « Répartition planétaire de la biodiversité ». Cette disparition d'habitats pour la faune et la flore se produit à un rythme extrêmement rapide comparé à ce qui s'est passé pendant les fluctuations climatiques du Quaternaire ; la biodiversité est en réalité confrontée à une situation sans précédent. Bien entendu, le changement climatique n'est pas un problème en soi pour les organismes vivants qui peuvent s'y adapter à moyen et long termes via des processus de sélection naturelle, ou qui peuvent y répondre à court terme par des migrations ou des changements de comportement ou de physiologie (particulièrement rapides chez les micro-organismes). En revanche, le rythme et l'ampleur des variations du climat sont déterminants pour la survie de nombreuses espèces et le maintien de peuplements diversifiés, au moins aux échelles locale et régionale. C'est ainsi que dans le nord de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord, la succession rapide des périodes glaciaires et interglaciaires au cours du Quaternaire, entraînant des déplacements nord-sud tout aussi rapides des zones climatiques et de la calotte de glace, aurait conduit à la disparition de nombreuses espèces et expliquerait en partie la faiblesse relative de la biodiversité dans ces régions.

Le climat n'est pas la seule cause de variation de la biodiversité et des écosystèmes. Actuellement, le premier déterminant de la distribution et de l'organisation des organismes vivants, c'est bien évidemment l'homme à travers l'étendue et les modalités de son usage des terres. La modification de la forêt pour la production de bois et le défrichement pour l'établissement de prairies ou de champs sont des pratiques millénaires, qui ont connu des phases d'accélération et de régression, mais qui conduisent tendanciellement à une réduction extrême des milieux naturels. Bien entendu, tous les types de milieux, tous les biomes, ne sont pas atteints avec la même intensité (Gaston & Spicer, 2004). Si seulement 6 % de la surface des forêts tempérées échappent au contrôle direct de l'homme, 99 % de l'ensemble formé par la toundra et les zones polaires sont encore intacts. En ce qui concerne les systèmes herbacés, 27 % des prairies tempérées et 74 % des savanes peuvent toujours être considérées comme non modifiées par l'homme. Quant à la zone des forêts tropicales humides, environ 60 % de sa surface

continue à abriter des écosystèmes naturels bien qu'elle subisse actuellement un taux de déforestation particulièrement élevé, de l'ordre de 140 000 km² par an. Au total, il ne reste environ que la moitié de la surface des terres émergées à porter des écosystèmes où l'homme n'intervient pas directement et que l'on peut qualifier de « naturels » au sens où ils sont toujours gouvernés par des processus spontanés.

La responsabilité de l'homme dans la disparition des espèces, animales notamment, semble effective dès le début du Quaternaire. Plusieurs observations nourrissent cette suspicion : *Homo sapiens* arrive en Australie il y a 55 000 ans et tous les mammifères de grande taille disparaissent de ce continent 5 000 ans plus tard ; en Amérique du Nord, 70 espèces de grands mammifères disparaissent en 1 000 ans, aux alentours de 9 000 av. J.-C ; en Amérique du Sud, 80 % des genres de grands mammifères ont disparu en 11 000 ans, soit depuis la colonisation du continent par l'espèce humaine ; en Eurasie, enfin, beaucoup de grands mammifères, parmi lesquels le mammouth, l'ours des cavernes et le rhinocéros laineux, ont disparu entre 12 000 et 10 000 av. J.-C. Seule l'Afrique échappe à ce schéma puisque la grande faune de mammifères est toujours bien représentée en termes de nombre d'espèces, malgré une présence de l'homme fort ancienne, remontant à plusieurs millions d'années. Ce contre-exemple permet de penser que les extinctions du Pléistocène ne sont pas attribuables exclusivement à l'homme et que ses activités de chasse n'ont été probablement qu'un facteur aggravant des effets de changement de climat ou d'épidémies (Lévêque & Mounolou, 2003).

Les doutes ne sont en revanche pas permis pour la période récente. Les cas les plus extrêmes sont ceux des îles. En effet, la colonisation humaine des Fidji et des Tonga, de la Nouvelle-Zélande et d'Hawaï il y a, respectivement, 3500, 3 200 et 2 600 ans, celle des Galapagos en 1 535 et de quelques autres îles de l'océan Pacifique, s'est traduite par la disparition d'un tiers à la moitié des oiseaux qui les peuplaient, soit l'équivalent d'au moins 10 % du nombre d'espèces d'oiseaux présentes aujourd'hui sur Terre. Les causes de ces extinctions sont multiples : la chasse bien sûr, la collecte des œufs, mais aussi l'introduction d'animaux domestiques (comme le chien) ou commensaux (comme le rat) qui se sont comportés comme des prédateurs auxquels les oiseaux de petite taille n'étaient pas adaptés, ou encore le défrichement et la modification de la couverture végétale (Lévêque & Mounolou 2003). Les disparitions d'espèces ne sont évidemment pas restreintes aux îles, elles affectent l'ensemble de la planète. Plus de 1 200 disparitions de plantes et d'animaux ont été enregistrées depuis le XVIIe siècle, dont la moitié au cours du XXe siècle, sans parler des milliers d'espèces fortement menacées de disparition à court ou moyen terme. Bien entendu, ces chiffres portent sur les espèces les plus visibles et, surtout, sur les espèces dûment enregistrées et décrites dans les banques de données internationales, soit 1 750 000 espèces sur un total probable à l'échelle de la planète de 13 500 000 espèces (Gaston & Spicer, 2004). Le taux

apparent d'extinction, qui est de l'ordre de trois espèces par an, est donc notoirement sous-estimé. Des tentatives ont été réalisées en forêt tropicale pour approcher le taux réel d'extinction. Elles ont été basées sur la prise en compte de la relation qui existe entre la richesse spécifique d'un milieu et sa surface, ainsi que sur le taux moyen de déforestation dans cette zone. Elles aboutissent à une estimation de l'érosion de la biodiversité de plusieurs milliers d'espèces par an, ce qui conduit à constater que nous vivons une véritable crise mondiale de la biodiversité Chap. II.

3. L'avenir de la biodiversité. La biodiversité et les écosystèmes qu'elle constitue sont aujourd'hui confrontés à deux contraintes majeures, qui ont toujours existé. La première, c'est la mobilité géographique des zones climatiques, c'est-à-dire des zones compatibles avec la vie de telle ou telle espèce. Mais, cette mobilité cède actuellement la place à un véritable bouleversement de la géographie du climat en raison de la vitesse et de l'ampleur de la croissance de la température et des quantités de gaz à effet de serre, inconnues depuis des centaines de milliers d'années Encadré « Le Changement climatique ». La seconde contrainte, c'est la réduction et la fragmentation des surfaces habitables par les espèces compte tenu de l'extension des surfaces cultivées, de l'exploitation intensive des forêts, et de l'emprise toujours plus grande des villes, des espaces sub-urbains et des routes. La biodiversité a déjà connu des périodes de réduction de la surface des habitats, notamment au cours de l'ère Quaternaire mais, là encore, jamais à la vitesse actuelle et partout à la fois sur la planète. Pour survivre, les espèces disposent fondamentalement de deux moyens. À court terme, elles peuvent se déplacer dans l'espace afin de se maintenir dans des conditions d'environnement qui leur permettent de croître et de se reproduire. À long terme, elles peuvent évoluer, au sens darwinien du terme, ce qui leur permet de s'ajuster à un environnement modifié, au point, parfois, d'engendrer l'apparition d'une ou de plusieurs espèces nouvelles. Dans les deux cas, à deux échelles très différentes, c'est bien d'une question de temps qu'il s'agit. La grande inquiétude aujourd'hui, c'est que le temps du climat n'est plus le temps des espèces.

Un exercice de modélisation a été réalisé pour tenter d'estimer l'ampleur de l'érosion de la biodiversité d'ici à 2050 en se basant sur la relation classique qui existe entre surface d'un habitat et nombre d'espèces qui y résident. Deux causes d'extinction ont été prises en compte : le déplacement des zones d'habitats en fonction du déplacement des zones climatique, évidemment très critique pour les espèces à faibles capacités de dispersion, et la réduction de la surface des habitats en fonction de l'expansion des milieux modifiés par l'homme (Thomas *et al.*, 2004). Cette seconde cause pourrait conduire à une perte de 1 à 29 % des espèces selon les milieux, les steppes buissonnantes étant les plus touchées (29 % de pertes), suivies de près par les forêts de feuillus tempérées, déjà relativement pauvres en espèces (24 %), puis les écosystèmes herbacés

tels que les savanes, steppes, prairies (15 % de pertes environ). Mais, contrairement à ce qui a été observé jusqu'à présent, c'est le changement du climat qui constituerait la première cause d'extinction, entraînant la disparition de 18 à 35 % des espèces selon les scénarios climatiques retenus. Cette étude ne prenait en compte qu'un échantillon de régions qui couvrait 20 % de la surface du globe, de l'Europe à l'Afrique du Sud, en passant par le Mexique, le Brésil et le Queensland. Rapportées à l'ensemble du globe, ces projections laissent donc planer une menace sur des centaines de milliers d'espèces, peut-être un million ou plus, alors que la courbe de la température sera encore loin d'avoir atteint les sommets qu'on lui promet. Tout se résume donc à une course de vitesse entre zones d'habitat et espèces. Cette course est déjà très largement entamée. Au cours du siècle dernier, l'aire de distribution de 1700 espèces animales et végétales s'est ainsi déplacée en moyenne de 6 km par décennie vers le nord et de 6 m en altitude en réponse au réchauffement planétaire (Parmesan & Yohe, 2003). Mais, quelques études démontrent que la course est fréquemment perdue par les espèces. C'est par exemple le cas dans les montagnes tropicales du Monte-Verde au Costa Rica où vingt espèces de grenouilles et de crapauds se sont éteintes en raison d'un véritable bouleversement de la structure et de l'organisation de l'ensemble du peuplement animal suite à l'aridification relative du climat (Pounds *et al.*, 1999). Ce cas montre bien que ce ne sont pas les écosystèmes qui se déplacent en fonction du climat, mais bien les espèces. Or, toutes les espèces ne bougent pas à la même vitesse, ce qui signifie qu'on peut s'attendre à une modification extrêmement rapide de la composition et de l'identité même des écosystèmes.

Les espèces les plus lentes s'éteindront purement et simplement, soit à court terme en raison de la disparition de l'environnement auquel elles sont inféodées, soit à moyen terme en raison de la réduction et de la fragmentation excessive de leur habitat. Les autres courront après le changement climatique avec plus ou moins de bonheur. En France par exemple, elles auront à parcourir 180 km vers le nord et 150 m en altitude pour un réchauffement moyen de 1°C. Les espèces les moins rapides changeront leur calendrier (leur phénologie) en avançant ou en retardant tel ou tel événement physiologique ou comportemental. Cela a déjà été observé en Grande-Bretagne où les tritons ont d'ores et déjà avancé la date de leur reproduction. Ils sont du coup présents dans les étangs au même moment que les grenouilles qui, elles, n'ont rien changé ; les têtards de grenouilles sont par conséquent massivement consommés par les tritons, ce qui compromet à terme le maintien du peuplement de grenouilles. Les espèces les plus mobiles, quant à elles, se retrouveront dans un contexte biologique, dans un réseau d'interactions, fort différent de ce qu'elles connaissaient auparavant, même si elles gagnent sans difficulté la course avec le climat. Elles pourraient alors subir des pressions de prédation, de parasitisme ou de compétitions nouvelles, qui pourraient

remettre en cause leur maintien à moyen terme. Elles pourraient aussi ne rencontrer aucune limite importante à leur expansion, acquérant de fait le statut d'espèces envahissantes. Or, on sait aujourd'hui que les espèces invasives, singulièrement chez les plantes, constituent une cause fréquente d'extinction d'animaux et de végétaux indigènes. Enfin, certaines espèces pourraient profiter du réchauffement Encart (7), Chap. V.

Trop rapides, les changements de climat et d'usage des terres ne permettront donc pas une simple migration des écosystèmes existants. Au contraire, ce sont de nouveaux écosystèmes qui se mettront et se mettent déjà en place. Quelles seront leurs caractéristiques ? Ils présenteront tout d'abord une biodiversité amoindrie compte tenu du nombre d'espèces qui auront perdu définitivement la course de vitesse avec le climat ou qui n'auront pas supporté la réduction de la surface de leur habitat. Il est donc hautement probable que ces écosystèmes à la biodiversité réduite seront plus sensibles aux perturbations de toutes sortes, qu'ils auront perdu une partie de leur résilience et qu'ils seront moins productifs. C'est en tout cas ce que les travaux expérimentaux évoqués plus haut suggèrent fortement. Ensuite, les services rendus par les écosystèmes aux sociétés humaines et l'impact des écosystèmes sur les grands cycles biogéochimiques, carbone, azote et autres, seront évidemment modifiés, mais dans un sens qu'il est encore difficile de prévoir. De plus, en raison même de la réduction de la biodiversité, les assemblages d'espèces, constitutifs des écosystèmes, les réseaux trophiques et les caractéristiques spatiales des communautés animales et végétales seront transformés ou, plus exactement, bouleversés, ouvrant la porte à des périodes d'extinctions et d'invasions successives qui pourraient durer plusieurs siècles. Enfin, dans le même ordre d'idées, certaines espèces pathogènes animales, végétales ou microbiennes pourraient profiter à la fois du réchauffement général et de la dérégulation des écosystèmes pour s'étendre considérablement et, par conséquent, ajouter un niveau supplémentaire de perturbation.

L'importance fonctionnelle de la biodiversité n'est aujourd'hui plus discutable. Oui, la biodiversité sous toutes ses formes est une clé du fonctionnement et de l'évolution des écosystèmes. Oui, un système diversifié est plus productif et plus résistant aux perturbations qu'un système plus simple. Oui, la disparition rapide des espèces engendrée par le défrichement et le changement de climat modifiera en profondeur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Et derrière le changement des écosystèmes, c'est le changement du cadre de vie des humains qui est en cause. Chacun le sait, ce sont les écosystèmes, plus ou moins modifiés par l'homme, qui assurent notre alimentation et nous fournissent une partie des matériaux et de l'énergie dont nous avons besoin. Mais, ce que l'on sait moins, c'est que les écosystèmes nous rendent des services tout aussi vitaux que les précédents, difficiles à percevoir et, de ce fait, souvent négligés. Ces services écosystémiques concernent la com-

position chimique de l'atmosphère, le climat, la qualité et la quantité de la ressource en eau, la qualité des sols, la production végétale et animale, la régulation des maladies et beaucoup d'autres aspects du fonctionnement de la biosphère dont certains nous échappent encore très certainement.

L'activité biologique, par exemple, est un déterminant majeur de la teneur de l'atmosphère en dioxyde de carbone (CO_2) et joue, de ce fait, un rôle très important dans la régulation de l'effet de serre planétaire. Dans les océans, le plancton végétal fixe le dioxyde de carbone au cours du processus de photosynthèse puis, par sédimentation profonde des organismes morts, retire pour des millions d'années du carbone de l'atmosphère. Sur les continents, les plantes et, surtout, les sols contiennent trois fois plus de carbone que l'atmosphère, ce qui signifie que toute variation de la productivité et de la surface des couverts végétaux se répercute fortement sur la composition chimique de l'atmosphère. L'impact du vivant sur notre environnement physique est également très sensible à l'échelon local. Ainsi, dans les prairies nord-américaines, la quantité de nitrate (NO_3^-) présente dans le sol profond, au-delà de la zone d'enracinement, décroît au fur et à mesure que le nombre d'espèces de graminées augmente (Tilman *et al.*, 1996). En d'autres termes, les risques de pollution des nappes d'eau par le nitrate sont partiellement sous la dépendance de la biodiversité végétale. En Afrique de l'Ouest semi-aride, les sols peuvent émettre vers l'atmosphère des oxydes d'azote (NO) et de l'hémioxyde d'azote (N_2O), deux gaz à effet de serre qui interfèrent avec le cycle de l'ozone (O_3). Or, l'intensité d'émission de ces deux composés est liée à la proportion relative de graminées annuelles et de graminées pérennes, elle-même dépendante de l'intensité du pâturage.

4. Conclusion. Aujourd'hui, l'importance quantitative et qualitative des interactions entre la biosphère et l'environnement physique, que ce soit l'atmosphère, l'hydrosphère ou la lithosphère, n'est pas encore perçue à sa juste mesure. Pourtant, la révision des pratiques agricoles, des techniques de gestion des forêts et des modalités d'aménagement du territoire est un moyen efficace, immédiatement disponible, de diminution de l'impact négatif des activités humaines sur les dynamiques planétaires ou sur les dynamiques locales. En réalité, le vivant constitue un formidable outil pour modifier ou restaurer certaines caractéristiques de l'environnement qui nous posent problème. Mais, l'ingénierie écologique, c'est-à-dire l'action sur le milieu via la manipulation de la biodiversité dans un contexte systémique explicite, modélisé, n'en est encore qu'à ses balbutiements, singulièrement en Europe. Elle pose d'ailleurs de nombreuses questions éthiques (manipuler les espèces et les écosystèmes pour qui et à quelle échéance ?) ; elle n'est opérationnelle que dans un nombre limité de cas et ne permet pas actuellement d'évaluer avec une sécurité suffisante les effets à long terme de la modification volontaire de la biodiversité.

Nous sommes pourtant confrontés à une crise planétaire d'ampleur inégalée, à une rupture profonde du lien qui unit le monde vivant au monde physique et, par conséquent, du lien qui unit les hommes à la nature. Jeter le moindre doute sur ce constat relève d'un aveuglement incurable. Les espèces et les écosystèmes que nous connaissons aujourd'hui pouvaient être considérés comme des réponses durables et éprouvées du vivant à la variabilité de l'environnement en raison de l'accord qui existait, jusqu'à présent, entre le rythme du changement de l'environnement physique et celui de l'évolution des espèces. Cet accord est désormais rompu, la réserve d'adaptabilité à court et long termes des espèces et des écosystèmes n'est plus suffisante. La vérité, c'est que nous devons faire face à un chaos encore difficile à imaginer qui va, au minimum, bouleverser en profondeur nos modes de vie. Nous sommes entrés sans le savoir, ou en faisant semblant de ne pas le savoir, dans une crise de la civilisation mondiale. Il faut de toute urgence mettre au point des stratégies techniques et politiques d'adaptation au changement climatique et à la déstabilisation des écosystèmes, et interrompre immédiatement la croissance de la consommation mondiale d'énergie et de ressources naturelles. Il s'agit finalement de réinventer, peut-être même d'inventer, la co-évolution homme-biosphère.

Atmosphère et croissance végétale. La composition chimique de l'atmosphère joue très directement sur le monde végétal. En effet, les arbres, et plus généralement, les plantes à photosynthèse de type C_3, ne sont capables d'atteindre leur taux de photosynthèse maximal qu'en présence d'une concentration atmosphérique en dioxyde de carbone de 700 à 900 ppmv. En d'autres termes, elles répondront, et répondent déjà, positivement à la pollution par le dioxyde de carbone et elles augmenteront leur vitesse de croissance. Le dioxyde de carbone issu de la combustion des hydrocarbures fossiles aura donc un effet fertilisant sur les plantes de type C_3 et engendrera un changement des conditions de compétition au sein du monde végétal, potentiellement avantageux pour les arbres vis-à-vis des plantes de type C_4. Ces dernières, comme de nombreuses graminées des zones arides et semi-arides et quelques plantes cultivées telles la canne à sucre et le maïs, présentent une photosynthèse maximale aux concentrations actuelles en dioxyde de carbone. Il ne faudrait pourtant pas en déduire que le XXIe siècle sera celui des arbres puisque, comme au cours des centaines d'années qui nous ont précédées, la surface de la forêt continuera très probablement à régresser au profit de l'élevage et des cultures alimentaires et énergétiques.

Histoire des crises d'extinction de la biodiversité. Le nombre d'espèces peuplant la planète est la résultante de deux processus antagonistes, la spéciation d'une part, l'extinction d'autre part. On considère ainsi que 99 % des espèces ayant existé sur Terre ont aujourd'hui disparu (Lévêque & Mounolou, 2003). Mais, le premier processus l'a finalement emporté, conduisant à une augmentation tendancielle de la biodiversité. La quantification des faunes et des flores aux périodes reculées comporte à l'évidence une grande part d'incertitude, ce qui rend toujours discutables les conclusions que l'on peut en tirer sur la variation à long terme de la biodiversité. Nous disposons toutefois de données relativement convaincantes, soit au niveau de l'espèce pour certains organismes du zooplancton et les végétaux terrestres par exemple, soit au niveau de la famille dans le cas des insectes et des vertébrés, qui montrent que le nombre de taxons, animaux et végétaux, marins et continentaux, n'a certes pas cessé d'augmenter depuis au moins 400 millions d'années, mais qu'il a également subi de nombreuses périodes de régression (Gaston & Spicer, 2004).

On reconnaît ainsi cinq crises majeures d'extinction, à la fin de l'Ordovicien (il y a 435 millions d'années), du Dévonien (360 Ma), du Permien (251 Ma), du Trias (210 Ma) et du Crétacé

(64 Ma) (Sepkoski 1992). Les causes de ces extinctions massives demeurent très discutées. Les plus fréquemment évoquées relèvent du changement des conditions physico-chimiques dans l'océan et dans l'atmosphère, de l'explosion d'une supernova ou de la collision de la Terre avec un astéroïde ou encore, plus simplement, d'un changement rapide du climat. Ce dernier semble impliqué dans la crise du Permien qui a connu une augmentation de la température moyenne de l'air dans les basses couches de l'atmosphère de 6°C. Cet accroissement de la température se serait ajouté aux conséquences de l'impact d'un astéroïde, à une activité volcanique intense et à l'émission de méthane (CH_4) originaire des gisements océaniques d'hydrates de gaz, pour changer drastiquement les conditions de vie sur les continents comme dans les océans. Environ 95 % de toutes les espèces se seraient alors éteintes en un peu plus de quatre millions d'années, et il aura fallu quelque 100 millions d'années pour que la biodiversité (estimée en nombre de familles) retrouve son niveau antérieur (Benton & Twitchett, 2003).

Répartition planétaire de la biodiversité

La biodiversité n'est pas répartie de façon homogène sur la planète. Globalement, le nombre d'espèces présentes par unité de surface, ou richesse spécifique, augmente des pôles vers l'équateur dans la plupart des groupes d'animaux et de végétaux terrestres, et pour une partie d'entre eux dans les océans. On s'interroge beaucoup sur les raisons d'une biodiversité élevée dans les régions tropicales et singulièrement dans les forêts tropicales. Une des explications les plus souvent évoquées est l'ancienneté des forêts tropicales qui existent depuis des millions et des millions d'années, même si elles ont pu se contracter ou s'étendre à plusieurs reprises, au cours du Quaternaire notamment. Cette longévité des forêts aurait, d'une part, réduit le nombre de perturbations majeures (à l'échelle planétaire) pouvant conduire à l'extinction d'espèces et, d'autre part, permis au processus de spéciation de donner toute sa mesure, aboutissant en quelque sorte à une véritable accumulation d'espèces. C'est ainsi que l'on peut compter plus de 200 espèces d'arbres par hectare dans certaines forêts de Malaisie contre dix ou vingt dans une forêt de France.

L'autre grande tendance de l'organisation spatiale de la biodiversité, c'est la diminution de la richesse spécifique avec l'altitude sur les montagnes et avec la profondeur dans les océans. Dans ces derniers, les espèces sont concentrées dans ou à proximité des sédiments, y compris dans les zones profondes, et sur les côtes où elles subissent la double pression de la pêche et de la pollution.

Le changement climatique

Les changements climatiques exercent une pression supplémentaire sur la diversité biologique via l'emballement de l'effet de serre qui trouve son origine dans l'évolution de la composition chimique de l'atmosphère.

L'effet de serre est un réchauffement de la Terre dû à la rétention par certains gaz d'une partie du rayonnement solaire. Le rayonnement émis par le soleil est absorbé par l'atmosphère et la Terre et est transformé en chaleur. La surface terrestre réémet vers l'atmosphère cette énergie sous la forme d'un rayonnement infrarouge qui est absorbé par les gaz à effet de serre. Ces gaz diffusent cette énergie, dont une partie est de nouveau absorbée par la surface terrestre qui se réchauffe. Ainsi, sans les gaz à effet de serre, en particulier la vapeur d'eau (H_2O), le dioxyde de carbone (CO_2) et le méthane (CH_4), la température moyenne du globe serait de -20°C au lieu de +15°C. Ainsi l'analyse des bulles de gaz contenues dans des carottes glaciaires antarctiques montre une dépendance entre l'évolution des concentrations de dioxyde de carbone et de méthane et celle de la température, et ceci à quatre reprises pendant les 450 000 dernières années du Quaternaire (Petit *et al.*, 1999). L'explication la plus plausible est que l'alternance des âges glaciaires et des périodes plus chaudes est déclenchée par des phénomènes astronomiques et volcaniques, et que les variations des concentrations des gaz à effet de serre sont des accélérateurs de l'évolution de la température ambiante.

Depuis l'époque préindustrielle, les concentrations atmosphériques de certains gaz à effet de serre, ont augmenté en raison des activités humaines, principalement par l'usage des combustibles fossiles, source de dioxyde de carbone et les changements d'affectation des terres, sources de méthane. Les observations enseignent que leurs concentrations n'ont jamais

été aussi élevées au cours de l'ère Quaternaire, atteignant respectivement 365 ppmv et 1,6 ppmv actuellement contre 280 ppmv et 0,7 ppmv par le passé (partie par million de volume, ce qui équivaut à 1 cm^3 de gaz par m^3 d'air) (GIEC, 2001). De plus, l'échelle de temps caractéristique de cette évolution, de quelques millénaires au Quaternaire n'est que de quelques siècles actuellement. Dès lors, un emballement de l'effet de serre est envisagé dès la moitié de ce XXIe siècle.

La température moyenne de l'air dans la basse atmosphère a quant à elle fluctué sans cesse au cours des 450 000 dernières années, parfois à la vitesse de 0,5 à 1 °C par millénaire, atteignant à quatre reprises dans l'Antarctique une valeur de plus de 2 °C supérieure à la valeur actuelle (Petit *et al.*, 1999). Ces chiffres sont à comparer à ceux de la période actuelle. Pendant le dernier millénaire, la tendance était à la baisse dans l'hémisphère Nord. Mais, une brusque remontée de la température s'est enclenchée pendant la première décennie du vingtième siècle, conduisant à un gain de 0,7 °C sur cent ans (GIEC, 2001), soit un rythme de réchauffement dix à vingt fois plus élevé que pendant l'ère Quaternaire. Dans le futur, la température devrait croître encore plus rapidement, entre 2 et 4,5 °C d'ici 2100, et peut être même de près de 6 °C dans le scénario le plus pessimiste (GIEC, 2001). Quoi, qu'il en soit, ce rythme de plusieurs degrés par siècle est bien supérieur à tout ce qu'a connu la planète au cours du Quaternaire.

Les impacts du réchauffement sur les communautés lacustres et le fonctionnement des lacs

Daniel Gerdeaux
Station d'hydrobiologie lacustre
INRA, Thonon

{7} Le Léman est suivi depuis plusieurs décennies dans le cadre des travaux de la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman, CIPEL et des recherches de la Station d'Hydrobiologie Lacustre INRA de Thonon.

La température du fond du lac montre une tendance générale à l'augmentation de l'ordre de 1 °C en 30 ans. En fin de printemps, le réchauffement des eaux superficielles crée une couche d'eau chaude plus légère dans laquelle se produit l'essentiel de la production primaire. La mise en place de cette stratification thermique a été avancée en 30 ans d'environ un mois.

La dynamique saisonnière du phytoplancton suit le décalage thermique. La production primaire débute dès fin mars. Le zooplancton herbivore (Daphnies) présente un maximum printanier avancé également d'un mois.

Le corégone (féra) et l'omble chevalier sont deux espèces endémiques pour lesquelles les eaux froides des lacs profonds périalpins constituent un refuge depuis la fin des glaciations. D'autres espèces plus communes, comme la perche, le brochet et le gardon complètent la communauté piscicole. Chaque espèce occupe une couche différente du lac en fonction de son optimum thermique. La perche, qui vit souvent à plus de 15 m de fond, n'a pas ou peu changé sa date de reproduction en fin de printemps. Le gardon, cyprinidé d'eau chaude qui vit dans les couches superficielles, a sa reproduction avancée d'un mois environ, en mai. Il se reproduit aujourd'hui peu de temps après la perche, alors qu'il y a 20 ans sa reproduction plus tardive permettait aux alevins de perche, nés plus tôt, de se nourrir de larves de gardon et de grandir plus vite. La reproduction du corégone et de l'omble chevalier a lieu en hiver quand la photopériode et la température des eaux diminuent. La reproduction du corégone est ainsi retardée en décembre de deux semaines environ. La durée du développement embryonnaire est raccourcie par les eaux un peu plus chaudes en hiver. L'éclosion des larves est ainsi seulement avancée de quelques jours alors que la dynamique du plancton est, elle, avancée d'un mois. Les larves se trouvent dans des eaux plus chaudes qu'il y a 30 ans avec une ressource nutritive dont la dynamique est anticipée. Leur survie est meilleure. Elle explique la très bonne dynamique de la population de corégone dont les captures sont passées de moins de 50 tonnes dans les années 1970 à plus de 300 tonnes depuis 1997. Cette espèce d'eaux froides est paradoxalement favorisée momentanément par le réchauffement. Quant à l'omble, si le réchauffement des eaux devait se poursuivre, il disparaîtra quand la

température des eaux du fond atteindra 7 °C, seuil au-dessus duquel l'ovogenèse de la femelle est bloquée. Il est en effet peu probable que cette espèce, en limite sud de son aire de répartition géographique, puisse s'adapter à ce changement rapide.

Abbadie L., Mariotti A. & Menaut J.-C., 1992,
« Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply », *Ecology*, n° 73, p. 608-613.

Anneville O., 2001,
Diagnostic sur l'évolution de l'état de santé écologique du Léman par l'analyse des séries chronologiques du phytoplancton, Inra, Thonon, 307 p. Th. Sci Université C. Bernard, p. 107-2001.

Anneville O., Souissi S., Ibanez F., Ginot V., Druart J.-C., Angeli N., 2002,
« Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva : Annual and interannual changes in their patterns of succession », *Limnol. Oceanogr.*, n° 47-5, p. 1355-1366

Anneville O., Souissi S., Gammeter S., Straile D., 2004.
« Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages : comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years », *Freshw. Biol.*, n° 49- 1, p. 98-115.

Benton M. J. & Twitchett R. J., 2003,
« How to kill (almost) all life : the end-Permian extinction event », *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 18, n° 7, p. 358-365.

Cipel, *Rapports annuels du conseil scientifique et autres documents*, http://www.cipel.org

Fontaine S., Bardoux G., Abbadie L. & Mariotti A., 2004,
« Carbon input to soil may decrease soil carbon content », *Ecology Letters*, Cnrs, issn 1461-023-x.

Gaston K. J. & Spicer J. I., 2004 (2nd éd.),
Biodiversity. An Introduction, Blackwell Science, Oxford, 191 p., isbn 1-40-511857-1.

Gerdeaux D., 2004,
« The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva : roles of stocking, reoligotrophication,
and climate change », *Annales Zoologici Fennici*, n° 41, p. 181-189.

Giec (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat), 2001,
Bilan 2001 des changements climatiques. Les éléments scientifiques.

Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J. A., Freitas H., Giller P.-S., Good J., Harris R., Högberg P., Kuss-danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'donovan G., Otway S. J., Pereira J.-S., Prinz A., Read D. J., Scherter-lorenzen M., Schulze E. D., Siamantziouras A. S. D., Spehn E. M., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S. & Lawton J. H., 1999,
« Plant diversity and productivity experiments in European grasslands », *Science*, n° 286, p. 1123-1127.

Hulot F., Lacroix G., Lescher-moutoué F. & Loreau M., 2000,
« Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment », *Nature*, n° 405, p. 340-344.

Lata J.-C., Degrange V., Raynaud X., Maron P.a., Lensi R. & Abbadie L., 2004,
« Grass populations control nitrification in savanna soils », *Functional Ecology*, British Ecological Society, issn 0269-8463.

Lévêque C. & Mounolou J.-C., 2003,
Biodiversité, dynamique biologique et conservation, Dunod, Paris, 248 p., isbn 2-10-005589-5.

Loreau M. & Hector A., 2001,
« Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments », *Nature*, n° 412, p. 72-76.

Loreau M., Naem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.-P., Hector A., Hooper D. U., Huston M. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D. A., 2001,
« Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges », *Science*, n° 294, p. 804-808.

Parmesan C. & Yohe G., 2003,
« A globally coherent fingerprint of climate change impact across natural systems », *Nature*, n° 421, p. 37-42.

Petit J.-R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., Basile I., Benders M., Chappellaz J., Davis M., Delaygue G., Delmotte M., Kotlyakov V. M., Lipenkov V. Y., Lorius C., Pépin L., Ritz C., Saltzman E. & Stievenard M., 1999,
« Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica », *Nature*, n° 399, p. 429-436.

Pounds J. A., Fogden M. P. L. & Campbell J. H., 1999,
« Biological response to climate change on a tropical mountain », *Nature*, n° 398, p. 611-615.

Sepkoski jr J.- J., 1992,
« Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity », in **Eldredge N.**, *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, New York, p. 77-100.

Simioni G., Gignoux J. & Le Roux X., 2003,
« Tree layer spatial structure can affect savanna production and water budget : results of a 3-D model », *Ecology*, n° 84, p. 1879-1894.

Thomas C. D., Cameron A., Green R. H., Bakkenes M., Beaumont L. J., Collingham Y. C., Erasmus B. F. N., De Siqueira M. F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., van Jaarsveld A. S., Midgley G. F., Miles L., Ortega-Huertaa M. A., Townsend Peterson A., Phillips O. L. & Williams S. E., 2004,
« Extinction risk from climate change », *Nature*, n° 427, p. 145-148.

Tilman D. & Downing J. A., 1994,
« Biodiversity and stability in grasslands », *Nature*, n° 367, p. 363-365.

Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & Siemann E., 1997,
« The influence of functional diversity and composition of ecosystem processes », *Science*, n° 277, p. 1300-1302.

Tilman D., Wedin D. & Knops J., 1996,
« Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems », *Nature*, n° 379, p. 718-720.

Yachi S. & Loreau M., 1999,
Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis, Proceedings of the national Academy of Sciences, Usa, n° 96, p. 1463-1468.

Vers une écologie de la santé

Jean-François Guégan & François Renaud

V

1. Introduction. Sans nous focaliser sur une arithmétique sans intérêt en soi, force est de constater que de passer de 6 milliards d'humains sur la planète à 10 ou 12 milliards à la fin de ce XXIe siècle constitue le problème majeur de l'ensemble des sociétés et des politiques qui les dirigent. Dix milliards de personnes ne pourront vivre sur la Terre avec les mêmes conditions sanitaires et économiques que celles dont bénéficient les 750 millions d'humains vivant actuellement dans les pays industrialisés à cause du manque à venir en eau potable, en énergie, en qualité et quantité d'espaces. Les pays dits développés doivent contribuer au développement de toutes les nations tant d'un point de vue économique que des conditions de vie, c'est-à-dire de santé. Pourtant les cris d'alarme se font nombreux depuis plusieurs années sur l'évolution de l'environnement et sa dégradation générale. Au travers de son histoire, l'Homme a largement contribué à la modification de la biosphère. L'impact sur les écosystèmes commence dès le début de l'aventure de l'espèce humaine (McMichael, 2001). Avec l'industrialisation, l'augmentation conséquente du nombre d'individus et de leurs capacités à modifier l'environnement, l'étendu et les conséquences des actions de l'homme sur les écosystèmes n'ont cessé de croître (Martens & McMichael, 2002). Ces activités humaines ont lieu dans toutes les régions de notre planète, tant à l'échelle spatiale que temporelle (Dickinson & Murphy, 1998). Le problème est que nous ne pouvons pas quantifier, ni analyser les conséquences écologiques qu'auront ces modifications irréversibles pour le futur, simplement parce que nous n'avons pas à notre disposition les éléments nécessaires à la compréhension du changement global qui s'effectue actuellement sur les environnements, et surtout sur la biodiversité qu'ils abritent.

1.1. ***Mais qu'est-ce au juste un écosystème ?*** Imaginons une retenue d'eau, un étang, un lac… Quels animaux vivent dans ce type de milieux ? Des insectes, des vers, des oiseaux, des poissons, des rats musqués, des chevreuils, des loups… De quoi ont besoin ces animaux pour vivre et se nourrir ? Les insectes se nourrissent des plantes, les poissons mangent les vers et les insectes, les oiseaux mangent les poissons, les vers et les insectes. Les mulots mangent des graines. Les rats musqués mangent les œufs et souvent aussi les poussins de canards. Les canards quant à eux mangent les insectes et les vers. Les chevreuils mangent de l'herbe et des jeunes pousses d'arbres. Les loups mangent les mulots, les rats musqués et les chevreuils. Ces systèmes naturels sont évidemment plus complexes et aussi plus riches que dans cette simple énumération, mais tous ces animaux sont liés par un élément commun qui est cette retenue d'eau dont ils ont besoin. Les chevreuils régulent la production végétale, les rats musqués celle des canards. Les loups prélèvent les chevreuils malades et affaiblis dans le groupe. Il est primordial de noter qu'un écosystème est une communauté fonctionnelle. Qu'adviendrait-il de cette communauté si cette retenue d'eau venait à disparaître ou si un maillon du réseau trophique manquait ?

Mais pourquoi certains chevreuils, mulots ou canards peuvent-ils être affaiblis dans cet écosystème ? Ne sont-ils pas attaqués, c'est-à-dire parasités, par des pathogènes et/ou des parasites qui les rendent moins performants et ainsi plus vulnérables aux prédateurs ? La description que nous venons de donner ne peut alors faire abstraction des parasites ou pathogènes qui jouent aussi un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes. Les pathogènes et les parasites sont moins visibles que d'autres organismes, mais ils font partie intégrante des écosystèmes et de leur écologie.

Tous ces organismes sont donc liés et vivent en interaction dans l'écosystème ; chaque espèce est intimement liée avec ses congénères, ses rivaux de telle sorte qu'aucun représentant n'envahisse l'ensemble de l'écosystème au détriment des autres, du moins pendant une longue période de temps. La production d'oxygène par les premières algues photosynthétiques a eu des conséquences dramatiques sur l'évolution des organismes anaérobiques qui prédominaient à cette époque, modifiant ainsi le jeu des alliances et des rivalités pour à terme instaurer de nouveaux équilibres écologiques.

1.2. ***Quels rôles exactement jouent les parasites/pathogènes dans les écosystèmes ?*** Lorsqu'on examine l'influence des parasites ou des agents pathogènes sur les populations d'hôtes, on constate que leur action est extrêmement importante (Grenfell & Dobson, 1995 ; Hudson *et al.*, 2001). Les recherches sur le rôle régulateur des parasites et des pathogènes sur les populations humaines, animales et végétales sont en effet parmi les plus abondantes qu'il soit notamment parce qu'elles ont un lien direct avec la santé publique ou vétérinaire et l'agronomie. Il est en revanche un champ de recherche quasiment oublié : c'est celui de l'impact des pathogènes et des parasites dans le fonctionnement des écosystèmes. Pourtant les pathogènes/parasites sont présents partout, et ils représentent une large proportion (pour ce que l'on en connaît !) du vivant (De Meeûs & Renaud, 2001). Plus important encore, ces organismes pathogènes jouent un rôle extrêmement important dans le maintien et l'équilibre des écosystèmes. Ils constituent des régulateurs ou des « disrégulateurs » des équilibres mis en place au cours du temps (Thomas, Guégan & Renaud, 2005). Certaines réponses aux nombreux problèmes de santé publique, animale ou végétale – citons ici la résistance aux antibiotiques, par exemple – passent alors par une meilleure compréhension de l'écologie des organismes pathogènes ou parasites, non seulement dans l'étude de leurs populations mais aussi de leurs communautés d'espèces tant à l'avenir cette dimension plurispécifique devrait s'imposer (Thomas, Guégan & Renaud, 2005).

1.3. ***Mais qu'est ce qu'un parasite ou un pathogène ?*** Un organisme qui vit sur ou dans un autre organisme obtenant de ce dernier part ou totalité de ses ressources, et qui lui cause différents degrés de dommage (Price, 1980). Ainsi, le pathogène ou le

parasite vit aux dépens de son hôte et cette exploitation peut avoir de graves conséquences sur la biologie, la physiologie mais également l'écologie et la biologie évolutive de ce dernier. C'est ce que l'on nomme la maladie infectieuse ou parasitaire qui doit être analysée à l'échelle des individus (sciences de la santé, qu'elle soit publique, vétérinaire et végétale), des populations, des espèces, des communautés (sciences de l'évolution) et des écosystèmes (sciences de l'écologie).

Tous les organismes vivants sont attaqués par des parasites et des pathogènes, et nous ne pouvons envisager l'étude de la biosphère sans les prendre totalement en considération. Quelles seront les conséquences des modifications humaines et climatiques sur l'évolution des communautés de pathogènes ? Pourquoi certains organismes, que l'on considérait comme anodins, deviennent pathogènes dans certaines circonstances ? Quel est le potentiel et quels rôles joueront les micro-organismes dans nos sociétés futures ? Comment nourrir 10 milliards de personnes sans créer de nouveaux écosystèmes de production au risque de favoriser le développement des parasites et des pathogènes ? Quelles seront les conséquences du développement technologique, hospitalier ou industriel, par exemple, sur le fonctionnement des communautés de pathogènes ? Comment prédire et prévenir leurs émergences ? Qu'entraînera la conquête nécessaire de nouveaux espaces pour les populations humaines, la déforestation qu'elle ne pourra éviter et les modifications des paramètres du milieu sur l'écologie et l'évolution des pathogènes ? Comment gérerons-nous le vieillissement de nos populations, en leur apportant des soins de plus en plus intensifs, sans augmenter le risque parasitaire ou infectieux aux autres tranches de la population ? Quelles conséquences auront les liaisons économiques entre les différents pays de la planète, souvent à niveaux de vie très hétérogènes, sur les attaques de pathogènes ?

Voici quelques questions, auxquelles d'autres pourraient s'ajouter évidemment, et que nous essaierons d'envisager dans ce chapitre, en présentant, sans prétention, notre point de vue sur ce que pourraient être en partie les sciences de la santé de demain. Une version longue de ce texte est aussi disponible sur le site Internet du laboratoire des auteurs (http://cepm.mpl.ird.fr/cepm/edbs/fr/index.html). En aucun cas nous ne souhaitons critiquer, ou nous substituer, aux actions menées actuellement dans les domaines de la santé publique, vétérinaire ou des plantes tant l'approche que nous préconisons est complémentaire. L'évolution de notre biosphère est la préoccupation de tous, et nous devons en tenir compte pour le bien-être de nos descendants. C'est pour cela qu'il nous semble avant tout primordial de mener une large concertation sur le développement d'une approche plus intégrative aux problèmes de santé des populations.

2. L'origine des maladies, ou le paradigme biologique. Ici, comme ailleurs, il n'existe pas de génération spontanée des microbes responsables de maladies chez

l'homme, mais bien une origine, très souvent animale, qui ramène l'existence de l'homme à son animalité première ! De même, les maladies des animaux ou de plantes cultivées trouvent généralement leur origine dans la diversité faunistique ou floristique environnante. Ce paragraphe traite de l'origine des agents pathogènes responsables de maladies, du déclenchement événementiel des épidémies dans les populations, et conclut sur une nécessaire remise en perspective de la place de l'homme au sein des systèmes biologiques.

2.1. ***D'où viennent les agents responsables de maladies ?*** Il s'est produit dans l'histoire des civilisations de multiples passages de micro-organismes de l'environnement, et en particulier des populations animales, vers les populations humaines ; c'est ce que l'on nomme les anthropozoonoses. L'inverse est probablement également vrai, bien que nous n'en ayons que très peu d'exemples. Cependant, nous pouvons faire référence au cas du virus *Ebola* (Leroy *et al.*, 2004) qui a récemment contaminé et presque exterminé une population de gorilles du Nord Congo, ou au transfert probable du *Plasmodium*, agent de la malaria, apporté par l'homme à certaines espèces de singes du continent sud-américain (Escalente, Bario & Ayala, 1995, Rich & Ayala, 2004). Beaucoup de maladies transmissibles présentes aujourd'hui dans les populations humaines ont une origine animale (Ashford & Crewe, 1998) – on l'estime entre 70 à 80 % –, certaines d'entre elles ayant été transmises à l'homme à partir du Néolithique quand les premières sociétés s'organisent, pratiquent l'agriculture et développent les premiers élevages à partir d'animaux sauvages. Le virus de la rougeole, un *paramyxovirus*, présent dans les populations humaines trouve son origine chez les ruminants ou les volailles ; son passage à l'homme est estimé à quelques milliers d'années à partir des premiers animaux domestiqués. Au contraire, des études détaillées ont mis en évidence une origine relativement récente des virus du *Sida* (ou *lentivirus*) dans les populations humaines à partir de primates naturellement infectés par des Virus d'Immunodéficience Simiens Encart {8}.

Un exemple emprunté au domaine végétal montre que le virus de la panachure jaune du riz, originaire d'Afrique de l'Est, qui infecte généralement des riz sauvages chez lesquels il n'occasionne pas de dégâts importants, a colonisé l'ensemble du continent africain (Fargette *et al.*, 2004). Il représente actuellement la principale contrainte au développement de cette culture. La diffusion de ce virus est étroitement liée aux changements de pratiques culturales et à l'intensification de l'agriculture du riz : (1) culture en continue tout au long de l'année qui favorise la propagation du virus alors que les méthodes plus traditionnelles pratiquaient l'alternance ; (2) recours à des variétés exotiques productives mais aussi très sensibles au pathogène. Ainsi, les cas les plus sévères de maladies des plantes sont très souvent associés à des modifications de l'habitat intrinsèque, portant sur l'hôte lui-même, ou extrinsèque, portant alors sur l'envi-

ronnement, abiotique et biotique. Les introductions de parasites « exotiques » dans des écosystèmes où les hôtes ne présentent pas de résistance sont d'autres cas importants. Les pathogènes et les parasites constituent également des espèces invasives qui peuvent perturber l'équilibre des communautés en place dans les écosystèmes.

2.2. ***Une question d'événements probabilistes.*** Jusqu'à un passé très récent, épidémiologie et écologie n'entretenaient que des liens lointains. L'épidémiologie traitait des facteurs qui déterminent la fréquence et la distribution des événements pathologiques dans les populations. La logique est ici le plus souvent d'inférence causale, justifiée par la nécessité des interventions pour améliorer l'état de santé des populations. L'écologie s'intéressait, quant à elle, à la diversité, à l'abondance ou à la rareté des espèces présentes dans les écosystèmes, aux cycles biologiques de leur existence, ainsi qu'à la stabilité et à la régulation de leur nombre, de la cellule à la biosphère (Froment, 1997). Si les recherches en épidémiologie sont inscrites dans la tradition d'un paradigme de réduction qu'affirme le besoin d'un regard pragmatique, l'écologie a comme centre d'intérêt la complexité du monde vivant et de son organisation. La nouveauté, c'est que cet antagonisme ne peut plus durer parce qu'il n'existe plus de petite population isolée dans un système planétaire complexe où tout est lié ; la variabilité climatique agit sur la déclaration de nombreuses épidémies et la socio-économie modifie les normes écologiques fondamentales. Il y a désormais une remise en cause du modèle linéaire dans lequel les événements mentionnés plus haut sont soumis aux réductions de modèles explicatifs causatifs, même les plus raffinés. Le problème théorique, mais aussi plus pratique, est désormais de savoir comment lier épidémiologie, notamment médicale et animale, et écologie [Encart (9)]. Savoir s'il y aura plus d'épidémies humaines demain, si nous arriverons à enrayer les nouvelles maladies ravageant nos productions animales et végétales, si les changements globaux auront un impact sur la santé des populations humaines, animales et végétales, dépend de notre capacité à intégrer le fait que les agents, responsables de maladies, sont des organismes vivants et qu'ils sont, comme tous les organismes sur Terre, régis par de grandes lois écologiques et évolutives. La synthèse épidémiologie/écologie nous apparaît indispensable, notamment parce que les événements d'épidémies anciennes, ou plus récentes, évoquées par le premier champ disciplinaire peuvent être entièrement expliquées et prévues par le second. Afin d'alimenter cette thèse, prenons comme illustration l'exemple de la « grippe du poulet » qui a défrayé la chronique ces derniers mois (voir http://www.sante.gouv.fr/htm/dossiers/grippe_aviaire/). Le scénario concernant le processus de cette épidémie était totalement prévisible d'un point de vue écologique. En effet, d'énormes densités d'hôtes (ici des volailles estimées à plusieurs milliards de têtes en Asie du Sud-Est) sont à la disposition des pathogènes ; elles favorisent ainsi la sélec-

tion de variants très virulents qui ne pourraient se propager dans des configurations de moindres densités !

2.3. ***Pourquoi nous faut-il reconsidérer la place de l'homme dans l'écosystème ?*** Dès que l'homme a commencé à conquérir de nouveaux territoires pour l'installation de nouvelles populations, il a modifié son environnement : sa propre activité n'a pas été, et n'est toujours pas, sans influence sur la nature (McMichael, 2001). L'acquisition de plusieurs maladies infectieuses ou parasitaires a pu se faire lorsque l'homme a décidé, au Néolithique, d'organiser ses premières sociétés sédentaires autour de villages regroupant plusieurs individus, d'avoir des animaux d'élevage et de pratiquer l'agriculture pour sa propre subsistance. Bien plus tard, au XIXe siècle, l'exode rural et la concentration de personnes dans les grandes villes industrielles comme Londres, Paris ou Berlin constitueront des foyers importants pour le départ de nouvelles épidémies. Aujourd'hui, l'installation de nouveaux périmètres irrigués ou la déforestation massive à des fins agricoles, en modifiant les habitats naturels, rend plus propice le développement de certains micro-organismes, de certains vecteurs ou encore de certains réservoirs. Certaines maladies infectieuses dites infantiles telles que la varicelle notamment se sont adaptées à nos systèmes sociaux modernes puisque leur dynamique – c'est-à-dire la succession plus ou moins périodique de crises épidémiques où la maladie se répand dans les populations et de phases inter-épidémiques, ou endémiques, au cours desquelles la maladie s'éteint ou est circonscrite – est calquée sur l'alternance de périodes scolaires favorisant la transmission de la maladie entre enfants et de périodes de congés plus défavorables à sa transmission ; les vacances d'été voient alors une quasi-extinction de cette maladie dans la population française (Choisy & Guégan, comm. pers.). Nous touchons là à un problème central ! L'évolution démographique de l'homme est aussi très certainement au cœur des problèmes actuels que nous connaissons. La pénétration de l'homme dans de nouveaux espaces pour installer des populations ou pratiquer l'élevage, l'agriculture ou l'abattage d'essences végétales, mais également l'exploration touristique des écosystèmes naturels encore vierges augmentent aujourd'hui les probabilités de contact et donc de transmission d'agents pathogènes à partir de réservoirs ou de vecteurs insoupçonnés (Saluzzo, Vidal & Gonzalez, 2004). Deux configurations interactives sont alors à prendre en compte : l'homme et sa population mondiale en extension ; la biodiversité dont une grande partie est génératrice des maladies passées, actuelles et probablement futures.

Le problème crucial est celui des relations démographiques entre l'espèce humaine et les autres espèces. Plus la population humaine croîtra sur Terre, plus elle entrera non seulement en compétition avec les autres espèces animales ou même végétales, mais plus elle risquera d'entrer en contact avec des agents potentiellement dangereux pour elle, et auxquels elle n'a jamais été confrontée.

Un second aspect est celui des relations entre zones géographiques. Les pays de la zone inter-tropicale abritent 30 à 35 fois plus d'agents infectieux et parasitaires, responsables actuellement de maladies dans les populations humaines, que les pays tempérés (cf. Guernier, Hochberg & Guégan, 2004). Mais combien de micro-organismes sont encore inconnus aujourd'hui dans des régions tropicales où l'on estime qu'à peine 10 % de la diversité biologique est répertoriée ? Combien de ces organismes pro- ou eucaryotes à la faveur d'une transmission aux populations humaines, animales ou végétales, seront pathogènes pour ces nouveaux hôtes ? Quels risques nos sociétés modernes encourent-elles à laisser la pauvreté envahir les populations du Sud et à ne pas enrayer ce fléau ? L'un des premiers symptômes est l'urbanisation croissante dans un grand nombre de régions tropicales avec la constitution de mégalopoles – l'homme y recherche un métier, une sécurité… – qui pourraient former de futurs « réacteurs écosystémiques » au développement et à la propagation de nouvelles épidémies. Nous l'avons déjà écrit, il existe une relation entre les potentialités de développement d'une maladie et la taille en effectifs de la population hôte soumise à l'invasion d'un virus, d'une bactérie ou d'un parasite. Un dernier aspect est celui du niveau de pauvreté et de conditions sanitaires et sociales dans lesquelles vit une large proportion de la population humaine concentrée dans ces zones inter tropicales. Dès lors, de très nombreuses maladies infectieuses ou parasitaires y trouvent les conditions propices à leur installation et à leur propagation. Si l'on veut traiter d'épidémiologie et de santé publique internationale, ne faut-il pas se préoccuper autant sinon plus des lieux où le risque infectieux est le plus important, des mêmes lieux où les humains tendent aujourd'hui à se regrouper massivement, et où les conditions de vie sont les plus précaires sur notre planète ? Les connexions entre la sphère écologique, la sphère épidémiologique et la sphère socio-économique sont indispensables. Chacun est conscient que le niveau de vie et les conditions qui généralement l'accompagnent sont garants d'une meilleure santé des populations. La prise en considération de l'augmentation des populations dans des zones à forte diversité biologique est fondamentale. On insiste beaucoup sur l'aspect socio-économique, mais on devrait se montrer plus actif sur les relations entre diversité biologique et santé.

C'est peut-être en prenant les problèmes de santé actuels sous l'angle d'une vision écologique intégrative – où l'homme est un élément essentiel et indissociable d'un système très complexe et interactif – qu'il nous faut aujourd'hui reconsidérer notre analyse de la maladie et des épidémies.

3. L'organisation des systèmes biologiques, et les implications pour les problèmes de santé. En biologie, la hiérarchie des échelles fait donc référence aux niveaux d'organisation structurale (gène, cellule, organisme, population, par exemple). Cette idée renvoie à celle du choix des niveaux d'organisation du système que l'on étudie, et

donc des phénomènes que l'on peut mettre en évidence à chaque niveau particulier. Les systèmes biologiques, écologiques, tout comme les systèmes physiques ou économiques, mais aussi *a fortiori* épidémiologiques ne sont donc pas de simples juxtapositions d'entités indépendantes, mais ils forment des structures imbriquées les unes aux autres, de la plus petite à la plus grande. Il devient primordial d'étudier et de modéliser les lois d'échelles, à la fois spatiales et temporelles, qui vont régir les relations entre les différents niveaux d'organisation. Évoquons un exemple pour l'illustrer ! Les épidémies de choléra au Bangladesh affectent de manière régulière, tous les 4 ans environ, les populations riveraines du golfe du Bengale depuis 1986. Des travaux récents ont montré que ces alternances de phases épidémiques et inter-épidémiques sont, du moins en partie, sous l'influence de la variabilité climatique et océanographique observée à large échelle Encart {10}. Ces épidémies ne sont donc pas uniquement la conséquence de milliards de bactéries *Vibrio cholerae* pathogènes affectant des populations humaines malchanceuses, ni le résultat de gènes de virulence particuliers présents chez certaines souches de bactéries dans ces zones. Leur apparition dépend en partie de ce que l'on nomme des facteurs de forçage, ici d'ordre climatique, qui peuvent intervenir à l'échelle de la planète, et qui vont conditionner ces « bouffées » épidémiques périodiques. Ainsi, le fonctionnement des foyers de choléra et de la plupart des maladies infectieuses et parasitaires ne peut pas être compris sans prendre en compte leurs évolutions respectives à larges échelles. L'origine d'un événement local comme le déclenchement d'une épidémie de choléra à Dacca au Bangladesh est définie par des facteurs globaux ou régionaux d'un autre ordre que les paramètres locaux qui sont le plus souvent invoqués.

Diviser ce que nous appellerons un système épidémiologique en niveaux d'échelles spatiales et temporelles, puis rechercher les déterminants pour hiérarchiser leur importance – afin de comprendre, par exemple, l'importance de la socio-économie dans l'émergence de tel ou tel virus – est une parfaite illustration de la méthode scientifique de simplification et de modélisation. Ainsi, parmi la complexité évidente des conditions de propagation d'un agent infectieux dans les populations, il existe une ou des forces principales qui doivent être décryptées en premier lieu Encart {11}. Ce concept invite donc à ouvrir le champ de l'épidémiologie traditionnelle à d'autres disciplines et d'autres pratiques et cultures intellectuelles.

4. L'écologie de la santé. Champs d'action et d'orientation. Comment faire éclore une écologie de la santé comparable à ce que nous connaissons en écologie générale aujourd'hui ? Il nous faut alors prendre en compte les relations étroites qui existent entre les composants de l'environnement quotidien, ceux des sociétés humaines et les paramètres de la biosphère (Aron & Patz, 2001). Les activités de recherches actuelles en épidémiologie témoignent souvent d'une non-considération des lois éco-

logiques et évolutives qui régissent le monde vivant ; citons la résistance aux antibiotiques ou l'émergence de « nouvelles maladies ». La majorité des recherches épidémiologiques est consacrée aux problèmes locaux alors que de nombreux exemples dont ceux décrits précédemment Encarts 10 et 11 nous démontrent que les processus qui en sont responsables agissent à des échelles régionales ou planétaire. Entendons-nous bien ici, il ne s'agit nullement de remettre en cause l'approche locale, mais bien au contraire de l'intégrer dans une dimension de recherche plus vaste. Le changement d'échelle très récent dans le domaine de la santé (voir plus haut) sous l'impulsion des écologistes et des spécialistes de télédétection spatiale a radicalement bouleversé les recherches dans ce domaine. Les satellites orbitaux ont apporté la possibilité de collecter de précieuses et nombreuses données sur l'environnement et sur son évolution qui peuvent être emmagasinées, et être analysées grâce au développement de plus en plus puissant de l'informatique. L'écologie de la santé doit faire appel à un grand nombre de disciplines scientifiques, telles que la géographie, la climatologie, la télédétection spatiale, la physique, la dynamique des populations, la génétique des populations, l'économie. L'ensemble de ces disciplines doit être alors couplé aux techniques d'analyses en statistiques, en modélisation mathématique et à la biologie moléculaire. Il s'agit ici d'une véritable recherche intégrative qui doit être envisagée comme un ensemble. L'écologie de la santé doit alors s'armer de réseaux de mesure et d'observation à l'échelle de la planète, à l'instar de ce que pratiquent nos collègues chercheurs en sciences de l'Univers Encart 9. Cette vision exige une coopération internationale très poussée. Un programme international intitulé « Global Environmental Change and Human Health » (Changements globaux et santé humaine) placé sous l'égide de l'ICSU (International Council for Science) qui associe les 4 grands programmes internationaux que sont WCRP (World Climate Research Programme), IGBP (International Geosphere-Biosphere Programme), IHDP (International Human Dimensions Programme on global environmental change) et DIVERSITAS (programme international sur la diversité biologique) a été lancé en juillet 2001 suite à la Conférence internationale d'Amsterdam sur les changements globaux. L'Earth System Science Partnership, ou ESSP, qui est l'instance coordinatrice de ces 4 programmes internationaux a déjà initié 3 autres programmes internationaux : l'un sur le carbone (« the Global Carbon Project » ; www.GlobalCarbonProject.org), l'autre sur l'alimentation (« the Global Environmental Change and Food Systems » ; www.gecafs.org), et le troisième sur les ressources en eau (« the Global Water System Project » ; www.jointwaterproject.net). Toute la stratégie adoptée dans ce programme international sur la santé, le plus récemment créé, et indispensable pour les dix à vingt ans à venir, s'inspire donc d'une vision intégrative et globale des problèmes de santé humaine. Des programmes en santé animale et en santé des plantes pourraient et devraient prochainement épouser cette même logique.

5. Les services rendus par la diversité biologique à la santé et à la médecine. L'intérêt d'une réflexion écologique en santé n'est pas à démontrer ici tant, depuis la préhistoire, les civilisations humaines ont accumulé un immense savoir empirique et encyclopédique sur la nature. L'écologie de la santé n'est pas née en Occident, mais elle s'est développée depuis des siècles chez les différents peuples de notre planète, accumulant progressivement d'immenses savoirs en matière de pharmacopées traditionnelles notamment. On ne trouve plus guère de manuels d'écologie voire même de médecine qui ne proposent quelques exemples d'illustrations d'apports des plantes tropicales à l'industrie pharmaceutique. Les ethno-zoologistes et les ethno-botanistes décryptent aujourd'hui les liens entre une pratique pluriséculaire et l'utilisation de tel ou tel animal, ou végétal, qui pourrait s'avérer receler des principes chimiques efficaces contre une ou plusieurs maladies. C'est cet aspect que le public invoque le plus habituellement lorsqu'on lui parle des ressources vivantes tant son empreinte est importante dans toutes nos sociétés. L'encart 12 nous sensibilise sur la prise en compte que nous devrions faire de la diversité biologique pour une valorisation des substances naturelles.

Les plantes et les substances, ou principes, qui ont été extraits de la diversité biologique constituent la base de la médecine traditionnelle déjà connue en Mésopotamie autour de 2 600 ans avant J.-C. Plus tard, les Grecs, les Romains et les Arabes notamment contribueront beaucoup au développement de cette pharmacopée à base de plantes essentiellement. De nos jours, selon l'Organisation mondiale de la santé, près de 80 % de la population humaine des pays dits les moins avancés du monde utilisent une pharmacopée traditionnelle extraite en grande partie des plantes. Les autres pays ne sont pas en reste puisque notre pharmacologie occidentale ne comporte pas moins de 120 substances différentes extraites de 90 espèces de plantes. Citons pour exemple la quinine, l'artémisinine (consulter le site Internet de Médecins sans frontières (http://www.msf.fr/sur cette molécule anti-paludique), la morphine ou encore le taxol, un alcool extrait de l'if qui présente des propriétés anti-carcinogènes reconnues (cf. Grifo & Chivian, 1999 ; Chivian, 2001 par exemple).

6. La diversité des micro-organismes sur Terre : génération, régulation et disparition de la diversité microbienne dans les écosystèmes. L'enthousiasme pour tel ou tel animal, comme l'éléphant ou le panda – on parle souvent d'emblème ou de « porte-drapeau » – apprécié pour son esthétique, peut se révéler utile en vue de sensibiliser l'opinion publique sur les problèmes actuels d'érosion de la diversité biologique dans le but de mobiliser des fonds pour sa conservation, mais il ne saurait suffire. Certains organismes, animaux ou végétaux, de taille réduite, le plus souvent non perceptibles à l'œil nu sont de véritables régulateurs essentiels au bon fonctionnement des écosystèmes qui les abritent : ce sont les bactéries, les virus, les champignons, par

exemple. Leur disparition signifie très souvent le dérèglement voire la mort de certains milieux. Revenons à l'exemple des éléphants ! Pourquoi conserver les éléphants ? Il est évident que l'animal est sympathique et emblématique. Il est souvent pris comme modèle de pacifisme et de sagesse dans de nombreux ouvrages pour enfants. Mais la disparition des éléphants entraînerait une perturbation de l'écosystème dans son ensemble. En effet, combien de tonnes de végétaux consomment chaque année les éléphants ? Le paysage serait alors complètement modifié si cette espèce venait à disparaître. Mais au-delà de cette première conséquence, d'autres encore plus aiguës peuvent apparaître. Les éléphants sont des herbivores qui consomment beaucoup et rejettent aussi beaucoup de matières. Or, quel rôle joue dans l'écosystème les matières fécales des éléphants ? Une multitude d'organismes et de micro-organismes utilisent cette matière pour la décomposer et la transformer. Ainsi, l'ensemble de cette communauté serait affectée, et qu'en serait-il alors de la fertilisation future des sols qui se fait au travers du recyclage de ces matières ? Tous ces organismes appartiennent à des réseaux trophiques comme nous l'avons déjà exprimé, et en tant que tel participent au fonctionnement des écosystèmes. Ces micro-organismes, essentiels au maintien de la vie, représentent le groupe le plus diversifié et le moins bien connu au sein de la biosphère. La biodiversité « visible » est bien la partie émergée d'un iceberg dont la partie « invisible », nettement plus imposante en terme de variété mais certainement aussi de masse et de fonctionnalité, reste discrète et le plus souvent sous-estimée. Certains de ces micro-organismes connus ou inconnus sont des « clés de voûte » essentielles au bon fonctionnement d'un milieu donné ; on parle souvent de « microbiologie des écosystèmes » ou plus spécifiquement de « microbiologie des écosystèmes digestifs » lorsqu'on s'intéresse aux communautés microbiennes abritées par cet organe comme chez nos collègues de l'Inra (voir http://compact.jouy.inra.fr/).

De cette notion sur l'importance des micro-organismes dans le fonctionnement des écosystèmes, on peut ainsi en déduire des enseignements utiles en matière de conservation biologique mais aussi d'impacts des perturbations environnementales (comme les changements globaux, par exemple) sur les équilibres dynamiques de tels systèmes. Mais qu'entend-on ici par écosystème ? Un tube digestif de ruminant représente un écosystème spécifique pour des millions de micro-organismes qui y cohabitent au même titre qu'une forêt tropicale en est un autre pour des milliers d'espèces de plantes et d'animaux. Il ne faut donc pas voir uniquement l'écosystème sous son angle maximal ; les muqueuses, les aliments, une tour de réfrigération, un hôpital, l'eau ou l'air constituent aussi des écosystèmes lorsqu'on les observe sous l'angle de la microbiologie (Thomas, Guégan & Renaud, 2005). Prenons un exemple.

L'industrie agroalimentaire a développé pour les bactéries lactiques, et en particulier les levains laitiers, tels que *Lactococcus lactis*, *Streptococcus gordonii* ou plusieurs

espèces de *Lactobacillus*, un important savoir-faire technologique de transformation des produits laitiers (cf. les actes du colloque LACTIC, 2000). Ces bactéries sont consommées depuis des millénaires par nos sociétés et reconnues comme micro-organismes non pathogènes puisqu'ils assurent cette fonction importante de fermentation de nos produits laitiers consommés quotidiennement. Une autre propriété intéressante de ces bactéries est l'effet bénéfique – dit effet probiotique – que ces micro-organismes, en particulier les lactobacilles, assurent en maintenant une microflore équilibrée dans des cavités naturelles de l'homme ou de l'animal comme l'intestin, le vagin ou la bouche, limitant ainsi le développement d'autres micro-organismes pathogènes. Les muqueuses sont naturellement des voies de passage pour de nombreuses bactéries et virus pathogènes à l'origine d'infections respiratoires, intestinales ou urogénitales, et le bouclier protecteur fourni par les bactéries lactiques en stimulant une réponse immunitaire mucosale intervient alors comme un véritable « auxiliaire vivant » de vaccination. Plusieurs équipes de recherche françaises étudient actuellement la variabilité du pouvoir immuno-modulateur de différentes souches de bactéries lactiques dans le but d'identifier le rôle des microflores mucosales dans le déclenchement de certaines maladies chroniques ou inflammatoires.

Si l'essentiel des activités se concentre aujourd'hui sur la caractérisation des agents lorsqu'ils expriment leur caractère pathologique, ne faut-il pas mieux étudier l'écologie des micro-organismes, notamment dans la caractérisation des mécanismes qui lient les changements du milieu aux changements de diversité microbienne, voire de virulence de ses différents constituants (cf. Stearns, 1999 ; Aguirre *et al.*, 2002) ? Ne faut-il pas non plus mieux s'intéresser aux causes et aux effets de la diversité microbienne sur les systèmes d'élevage et de culture, sur l'alimentation, sur la santé des populations ? Ne faut-il pas alors développer une écologie de la santé qui tienne mieux compte de l'ensemble de ces interconnexions ?

7. Les enjeux d'une politique institutionnelle en écologie de la santé. Les activités humaines, à la faveur d'une industrialisation croissante et d'une augmentation accélérée de la population mondiale, interfèrent aujourd'hui avec l'équilibre naturel des écosystèmes. Une conséquence visible en est une diminution très importante de la diversité biologique causée par la fragmentation ou la dégradation des espaces naturels, les pollutions ou encore les récoltes excessives. Ces changements, en provoquant une diminution de l'abondance de certaines espèces dans les écosystèmes (tel est le cas des grands primates en Afrique sub-saharienne !), peuvent occasionner la pullulation de certains autres, occupant des espaces devenus disponibles, ou modifier le jeu des interactions dans les réseaux trophiques ou dans les interactions hôtes-parasites. L'augmentation de la population humaine mondiale entraîne aussi la recherche de

nouvelles terres pour l'agriculture, l'élevage et l'installation de nouveaux résidents, accroissant ainsi les contacts avec de possibles réservoirs ou vecteurs de maladies. Certaines de ces perturbations environnementales peuvent interférer directement ou indirectement avec les acteurs du cycle biologique d'un agent pathogène : des vecteurs de maladies comme les moustiques ou des réservoirs comme les rongeurs peuvent soudainement pulluler à la faveur d'un environnement propice et donner lieu à une transmission de la maladie à l'homme ; un agent pathogène peut rencontrer de nouvelles conditions favorables à une meilleure transmission (Hudson *et al.*, 2001 ; Aron & Patz, 2001). Quant aux pathogènes de plantes, on assiste à des phénomènes tout à fait similaires aggravés par le fait que les agronomes ont sélectionné des cultivars résistants à la sécheresse par exemple, mais qui sont très sensibles à des pathogènes très virulents. Des modifications du système de culture ou du climat sont également associées à des changements d'incidence ou de sévérité des maladies des plantes (voir l'exemple du virus de la panachure jaune du riz en Afrique cité plus haut). Ainsi, en parallèle au problème d'altération accélérée de la diversité biologique se pose celui de la perte de diversité génétique qui l'accompagne. Cette diversité génétique représente une manne providentielle pour la recherche pharmaceutique, médicale et vétérinaire, pour l'agriculture et l'agronomie avec la recherche de nouvelles espèces ou de nouvelles variétés de plantes pouvant servir demain à l'alimentation des populations. Ces idées reposent sur le postulat que la sélection naturelle a trié des espèces aux propriétés étonnantes, que l'on ne connaît pas encore et qu'il faut donc découvrir Encart {12}.

En reposant le problème des rapports de l'homme à la nature, de la qualité de l'environnement et des liens entre diversité biologique et la santé des populations, l'approche holistique que nous préconisons ici positionne la condition humaine dans un monde en évolution. Cela devrait nous inciter à discuter ensemble des enjeux qui s'offrent à nos sociétés. Ces enjeux sont multiples puisqu'ils doivent prendre en compte les domaines scientifiques, sanitaires, économiques et sociétaux. Nous touchons là probablement un sujet central, celui du développement de l'espèce humaine sur sa planète en interaction avec toutes les autres parties constituantes.

8. Des propositions et des recommandations stratégiques. Un aspect essentiel de l'approche écologique en matière de santé des populations (humaines, animales ou végétales) est son caractère intégratif, nous l'avons déjà écrit. Il faut souligner à ce propos l'intérêt d'une compréhension des organismes pro- et eucaryotes, potentiellement pathogènes pour les populations d'hôtes, à trois niveaux d'échelles : l'étude des espèces, microbiennes ou plus évoluées, elles-mêmes ; les écosystèmes naturels dans lesquels ces espèces sont rencontrées ; les activités humaines et leurs conséquences sur les diversités spécifiques en pro- et eucaryotes.

Si l'*Homo sapiens sapiens* a su éliminer, au cours de son histoire, ses prédateurs et compétiteurs, il est loin d'en être de même pour ses parasites et pathogènes. On est aujourd'hui bien évidemment incapable de déterminer même très grossièrement le nombre d'espèces de micro- ou de macro-organismes potentiellement pathogènes pour les populations humaines, animales ou de végétaux.

Nul doute aussi que les effets des activités humaines sur les microbes en général doivent être étudiés et compris. Un premier exemple concerne l'appauvrissement de la diversité génétique dans les systèmes d'élevage et de culture, et ses conséquences sur la diversité microbienne. Nous pouvons citer ici les bactéries lactiques chez les ruminants, par exemple. De même, quelles peuvent être les implications d'une utilisation abusive d'herbicides ou d'insecticides en cultures intensives sur le maintien des diversités microbiennes, et sur la sélection de souches d'agents bactériens ou fongiques adaptées à ces nouvelles conditions ? Une deuxième illustration concerne les écosystèmes « artificiels » créés par l'homme comme les environnements domestiques, industriels, hospitaliers et para-hospitaliers. Des écosystèmes comme les hôpitaux, les centres de soins et les maisons de retraite forment des milieux particuliers, où l'action de l'homme a fortement contribué à diminuer voire à radicalement modifier la diversité microbienne par l'utilisation de médicaments qui pourront sélectionner des souches mutantes mieux adaptées à survivre sous ces contraintes. Ainsi, de nombreuses pathologies nouvelles contractées au sein même des hôpitaux, ce que l'on nomme les maladies nosocomiales, sont le plus souvent liées au développement de microbes hyper-variants. Ici aussi, la mise en œuvre d'une approche écologique pour comprendre ces phénomènes serait nettement profitable. Enfin, un domaine où notre perception de l'impact de la diversité biologique microbienne devrait être accrue est celui des biotechnologies traditionnelles. Que ce soit pour le vin, la bière, le pain ou le fromage, les microbes contribuent fortement à leur qualité et à leur spécificité. La diversité des fromages de France doit autant à la diversité des bactéries lactiques présente sur notre territoire qu'à la qualité d'un savoir-faire traditionnel qui les distinguent mondialement. Or, les normes actuelles internationales de purification et de standardisation plus ou moins dictées par les milieux industriels et politiques tendent à mettre en danger les productions françaises artisanales. Connaître les relations qui lient le goût d'un produit local et sa base microbiologique constitue en soi un sujet important à aborder. Certes, la pensée traditionnelle en matière de diversité biologique s'inscrit dans la conservation des espèces « visibles », mais les exemples que nous venons de citer ne poussent-ils pas notre communauté vers une reconsidération fondamentale de la diversité et du fonctionnement du vivant organisé en communautés interactives ?

9. Conclusion. Arrivé au terme de ce chapitre, nous souhaitons présenter, en conclusion, quelques propositions concrètes de recherches qui devraient être débattues au sein des communautés scientifiques et politiques dans un futur proche.

— Développer une politique spatiale de surveillance de l'environnement qui permettrait de suivre l'évolution des paysages, des écosystèmes, des grands plans d'aménagement du territoire. Nous serions ainsi à même d'analyser l'impact des perturbations sur l'émergence de maladies vectorielles ou à réservoir animal. Ces recherches conduiraient à modéliser et simuler des scénarios du risque sanitaire en regard des modifications environnementales attendues ou envisageables.

— Procéder à une estimation rigoureuse des déséquilibres biologiques qui ont cours sur le territoire national et dans les Dom et Tom.

— Penser à un aménagement du territoire qui tienne compte des équilibres naturels.

— Mettre en place un programme national de surveillance et un observatoire français des épizooties et épidémies suivant les lois des sciences de l'écologie et de l'évolution, qui prendra en compte les facteurs environnementaux, physiques et écologiques.

— En particulier pour les Dom et Tom (cas de la Guyane), anticiper le risque d'émergence très fort par la mise en œuvre d'une stratégie scientifique basée sur une approche intégrée des problèmes épidémiologiques et sanitaires.

— Replacer cette stratégie, en particulier pour la Guyane, dans le cadre européen (laboratoire européen des émergences en milieu équatorial) et international (possibilité d'une collaboration avec le Brésil, le Surinam et le Venezuela notamment).

— Développer la recherche scientifique dans le domaine de l'épidémiologie quantitative et de l'inventaire conjoint des espèces et des microbes dans une perspective écologique et évolutive.

— Comprendre les liens entre diversité biologique et émergences de pathogènes par le développement d'analyses comparatives et de méta-analyses. Réaliser des suivis de populations de réservoirs sur le territoire métropolitain, et des Dom et Tom. Envisager et développer, avec nos partenaires du Sud (voir l'exemple de la Thaïlande), de telles surveillances sur les réservoirs (cas des primates, rongeurs…) et les vecteurs.

— Encourager les recherches sur les espèces végétales, animales ou microbiennes ayant un intérêt pharmaceutique ou médical en incitant le développement des technologies et le rapprochement des disciplines. Prévoir une législation adéquate sur les droits de propriété.

— Sensibiliser les populations au risque sanitaire, et prévoir une information dès le plus jeune âge.

— Encourager les études au long terme (compréhension des dynamiques de maladies) dans le cadre d'Observatoires de Recherche en Environnement.

— Prévoir la formation et le recrutement de jeunes chercheurs spécialisés dans l'analyse mathématique des systèmes complexes et en intelligence artificielle.

— Prévoir la mise en place de programmes d'enseignement scolaires et universitaires dans les premiers cycles sur l'écologie des systèmes et leur fonctionnement, sur l'épidémiologie quantitative, replacés dans le cadre de la théorie de l'évolution et de la biogéographie.

— Développer la culture des bases de données et méta-données en France en créant un centre de stockage, de gestion, et de restitution accessible pour tous.

— Initier un Centre national d'analyses et de synthèses écologiques en charge de produire des travaux de synthèses et d'initier de nouvelles recherches. L'envisager en concertation avec nos partenaires européens.

— Entamer une discussion pour la mise en place de programmes de recherches concertés et intégratifs avec nos partenaires du Sud, afin de mener rapidement des actions communes sur les risques liés à la santé…

Ce chapitre ne voulait en rien faire passer un message politique de quelques tendances qu'il soit, mais il avait simplement pour but de sensibiliser le monde politique et scientifique aux problèmes cruciaux que soulève la santé des hommes, des animaux et des plantes. En effet, seule une vision globale et intégrée des problèmes de santé, alliant l'ensemble des corps de métiers concernés dans des concertations et des actions communes, peut conduire à un développement concret dans le domaine des sciences de la santé. L'écologie de la santé est un de nos challenges fondamentaux en ce début de XXIe siècle !

Exposition des populations humaines au virus de l'Immunodéficience simienne en Afrique : risque de nouvelles transmission inter-espèces

Martine Peeters et Éric Delaporte
UR 36 IRD/Département universitaire Maladies infectieuses et Santé internationale
Montpellier

{8} Les maladies émergentes, secondaires à une zoonose, représentent l'un des problèmes majeurs en santé publique. Un exemple en est le SIDA (Syndrome d'immuno-déficience acquise), apparu dans les années 1980 et devenu chez l'homme une maladie infectieuse parmi les plus graves et les plus fréquentes dans les pays en développement, en Afrique tout particulièrement. Environ 60 millions de personnes sont infectées par le HIV, le virus responsable du SIDA, dans le monde, deux tiers vivants en Afrique subsaharienne.

De nombreux primates africains sont infectés par des virus de l'immunodéficience simienne (ou SIV comme Simian Immunodeficieny Virus en anglais), et les deux types majeurs de virus, infectant les humains, HIV-1 et HIV-2, représentent une transmission zoonotique provenant de deux origines différentes à savoir, le chimpanzé (*Pan troglodytes*) en Afrique centrale pour HIV-1 et le Sooty Mangabé (*Cercocebus atys*) en Afrique de l'ouest pour HIV-2. L'épidémie d'infection par le HIV-1 s'est largement répandue à travers le monde alors que celle relative au HIV-2 est restée endémique à l'Afrique de l'Ouest. Les possibles voies de transmission à l'homme de ces virus sont les suivants : par contact direct avec le sang que ce soit en chassant ou en préparant la viande, ou pour les singes domestiques par d'éventuelles morsures.

Récemment nous avons montré que sur près de 800 singes chassés dans les forêts camerounaises, puis vendus pour leur viande sur des marchés à Yaoundé, dans des villages et dans des concessions forestières, ou élevés comme animaux domestiques, 16,6 % de ces singes ont été trouvés infectés par un virus SIV. Les analyses ont également montré une diversité élevée parmi les SIV Tableau 1, jusqu'à présent insoupçonnée, et ont permis d'isoler de nouvelles souches du virus de l'immunodéficience simienne inconnues jusqu'alors. Ces résultats qui portent à 33 le nombre d'espèces de singes africains porteurs de SIV ont mis pour la première fois en évidence que le SIV est à la fois très répandu et extrêmement diversifié chez les primates sauvages du Cameroun, et que les populations humaines sont réellement exposés à ces virus et qu'il existe un risque pour d'éventuelles nouvelles transmissions. Ce risque de transmission humaine est ainsi le plus élevé pour les personnes qui

chassent et celles qui manipulent les carcasses de singes. La chasse pour la viande de brousse est loin de se limiter aux mangabeys ou aux chimpanzés. En effet, la grande majorité des singes utilisés comme viande sont représentés par les multiples espèces de cercopithèques, de colobes, les mandrilles, les drilles, etc. La chasse pour la viande de brousse est bien sûr une source de nourriture mais représente aussi des revenus non négligeables au sein des populations du bassin du Congo et plus généralement en Afrique sub-saharienne, et cela depuis très longtemps.

Ce qui est nouveau est l'augmentation de cette chasse dans les dernières décennies en particulier secondaire aux exploitations forestières de plus en plus importantes en Afrique centrale. Ces concessions forestières accroissent la chasse de la viande de brousse de deux façons : d'une part cela favorise l'accès à des zones jusque-là isolées par la construction des routes favorisant du même coup la chasse et le trafic de viande ; d'autre part, un nombre relativement important d'employés chassent également localement. Ainsi le risque potentiel d'exposition humaine à une large variété de SIV a augmenté d'une façon significative d'autant plus que la prévalence de ces SIV dans les espèces concernées est, en général, élevée (5-40 %). Dans le futur, l'émergence de nouvelles anthropozoonoses est un risque réel dans la mesure où se conjuguent l'altération continue de l'environnement et l'installation des populations dans des zones jusqu'à présent inhabitées, en particulier en zone tropicale. À ces facteurs s'ajoutent les demandes croissantes en protéines animales et l'augmentation du trafic international.

Tous ces changements des équilibres entre l'homme et la faune sauvage, les modifications des écosystèmes et l'augmentation des échanges entre zones rurales et urbaines, ainsi que les échanges internationaux sont autant de facteurs qui contribuent à l'émergence de nouvelles maladies. La prévention de l'émergence de nouvelles zoonoses est loin d'être simple. Aussi sa reconnaissance rapide avec la mise en place de mesure de contrôle est fondamentale pour en limiter les conséquences. Ainsi il est important de continuer d'identifier les SIV infectant les singes et d'en étudier leurs caractéristiques biologiques et moléculaires.

Une conséquence majeure pour la Santé Publique est que ces SIV ne sont pas reconnus par les tests de dépistages commerciaux développés pour détecter des infections avec HIV-1 et HIV-2, dans les populations humaines, avec pour conséquence qu'une infection humaine par un tel variant pourrait ne pas être reconnue immédiatement et être à l'origine d'une autre dissémination épidémique d'un lentivirus – le nom donné à la famille qui regroupe tous ces virus – susceptible d'entraîner le SIDA. La propriété de certains SIV de pouvoir infecter in vitro les lymphocytes humains suggère que ces virus pourraient infecter l'homme. De plus, l'identification de ces SIV chez les singes sauvages peut aider à élucider les origines et l'évolution de l'infection par le VIH chez l'homme et peut servir de « sentinelles » en montrant quels patho-

gènes sont susceptibles de présenter un risque pour l'homme. Les antigènes de ces virus présents dans ce réservoir animal pourraient éventuellement être inclus dans des tests diagnostiques voire dans des préparations vaccinales.

Tableau 1. Relations entre la diversité des espèces de primates africains et les virus SIV aujourd'hui connus

Genre	espèces	nom commun	SIV	distribution géographique
Pan	troglodytes	chimpanzé commun	SIVcpz	Ouest à Est : Sénégal jusqu'à la Tanzanie
Colobus	guereza	colobe guéréza	SIVcol	Centre : Nigeria -Éthiopie/Tanzanie
Piliocolobus	badius	colobe bai d'Afrique occidentale	SIVwrc*	Ouest : Sénégal -Ghana
Procolobus	verus	colobe de Van Beneden	SIVolc*	Ouest : Sierra Leone -Ghana
Lophocebus	albigena	mangabey à joues grises/blanches	?	Centre : Nigeria-Ouganda/Burundi
Papio	anubis	babouin de Guinée	?	Ouest à Est : Mali-Ethiopie
	cynocephalus	babouin cynocéphale	SIVagm-Ver*	Centre : Angola-Tanzanie
	ursinus	Le Chacma	SIVagm-Ver*	Sud : Sud Angola-Zambie
Cercocebus	atys	mangabey enfumé	SIVsm	Ouest : Sénégal-Ghana
Torquatus		cercocèbe à collier blanc	SIVrcm	Centre-Ouest : Nigeria, Cameroun, Gabon
Agilis		cercocèbe agile	SIVagi*	Centre : Nord-Est Gabon – Nord-Est Congo
Mandrillus	sphinx	mandrill	SIVmnd-1,	Centre-Ouest : Cameroun (Sud
			SIVmnd-2	Sanaga) -Gabon, Congo
	leucophaeus	drill	SIVdrl*	Centre-Ouest : Sud-Est Nigeria-Cameroun (Nord Sanaga)
Allenopithecus	nigrovidis	singe des marais,	?	Centre : Congo
Miopithecus	talapoin	talapoin du sud,	SIVtal*	Centre-Ouest : Angola – Congo-Zaïre
Ogouensis	talapoin du nord,		SIVtal*	Centre-Ouest : Cameroun (Sud Sanaga)-Gabon

Erytrocebus	patas	singe rouge	SIVagm-sab*	Ouest-Est : Sénégal – Ethiopie, Tanzanie
Chlorocebus	sabaeus	sabeus	SIVagm-Sab	Ouest : Sénégal – rivière Volta
	aethiops	grivet d'Éthiopie	SIVagm-Gri	Est : Sudan, Erithré, Ethiopie
	tantalus	cercopithèque tantale	SIVagm-Tan	Centre : Ghana – Ouganda
	pygerythrus	vervet	SIVagm-Ver	Afrique de l'Est à l'Afrique du Sud-Somalie et Angola
Cercopithecus	diana	cercopithèque diane	?	Ouest : Sierra Leone – Côte d'Ivoire
	nictitans	hocheur, le pain à cacheter	SIVgsn	Centre : zone de forêt d'Afrique del'Ouest – Congo/Zaïre
	mitis	singe bleu	SIVblu*	Centre-est : Est Congo – vallée du rift
	albogularis	cercopithèque à diadème	SIVsyk	Est : Somalie – Est du Cap
	mona	cercopithèque mona	SIVmon*	Ouest : delta du Niger – Cameroun (Nord Sanaga)
	pogonias	mone couronnée	?	Centre-Ouest : Cross River au Nigeria – Congo (Est)
	wolfi	mone de Meyer, mone de Wolf	SIVwol*	Centre : sud de la rivière Congo
	cephus	moustac	SIVmus*	Centre-ouest : Cameroun (Sud Sanaga) –est de la rivière Congo –
	ascanius	cercopithèque ascagne, l'ascagne	SIVasc*	Centre : Sud-Est Congo – Ouest Tanzanie
	lhoest	cercopithèque de l'Hoest	SIVlhoest	Centre : Est Congo-Zaïre-Ouest Ouganda
	solatus	cercopithèque à queue de soleil	SIVsun	Centre-ouest : forêt tropicale du Gabon
	hamlyni	cercopithèque de Hamlyn, singe de tête à hibou	?	Centre : Est Congo-Zaïre-Ruanda
	neglectus	singe de Brazza	SIVdeb*	Centre : Angola, Cameroun, Gabon – Ouganda, Ouest Kenya

* virus partiellement séquencé. ? seulement détection d'anticorps.

Maladies émergentes : un problème sociétal d'avenir

Jean-Pierre Hugot
Unité de recherche 034, Institut de recherche pour le développement,
RCEVD-CVD, Mahidol University, Thailand
Muséum national d'histoire naturelle, département Systématique et Évolution,
UMS Origine, Structure et Évolution de la biodiversité, Montpellier
Jean-Paul Gonzalez
Unité de recherche 034, Institut de recherche pour le développement,
RCEVD-CVD, Mahidol University, Thailand

{9} Tout récemment, l'extension fulgurante et sans précédent dans sa rapidité et sa dimension du syndrome respiratoire aigu sévère (SRAS) rappelait la vulnérabilité de l'homme face à des maladies infectieuses en constant renouvellement. Plus récemment encore, l'épizootie de grippe aviaire, au-delà du risque sanitaire planétaire, a mis en évidence l'importance des dommages sociaux et des pertes économiques dont l'étendue des conséquences reste encore à évaluer.

Genèse d'un concept. Depuis une vingtaine/cinquantaine d'années les responsables de la santé ont été confrontés à l'apparition des fièvres virales hémorragiques d'Amérique du Sud (ex. : fièvre d'Argentine, fièvre du Venezuela), d'Afrique (ex. : fièvre de Lassa), et d'Asie (ex. : fièvre de Corée), à l'identification de pathologies associées à des germes jamais décrits (ex. : polyarthrite de la maladie de Lyme, fièvre hémorragique de Marburg), ainsi qu'à la dramatique extension planétaire du Syndrome d'Immuno-Déficience Acquise (SIDA). Le nombre croissant de phénomènes épidémiques accompagnants qui s'inscrivent dans des contextes épidémiologiques originaux et associent la notion de facteurs de risque d'origine anthropique (barrage et maladies liées à l'eau ; déforestation et zoonoses acquises par contact avec les animaux sauvages), ont amené la communauté scientifique à dresser un bilan de ces agressions infectieuses, et à mettre en prospective la notion de maladie nouvelle associée à des facteurs de risque. Finalement, elles sont à l'origine de l'invention par la pensée médicale du concept de maladie émergente.

La pleine mesure d'un concept et son ampleur. Le cortège des maladies et des agents pathogènes nouveaux allant grandissant, le concept s'applique maintenant à une grande variété de maladies infectieuses associées ou non à des germes nouveaux. Ces maladies peuvent être d'origine virale (ex. : la fièvre d'Ebola, l'encéphalite à virus Nipah), d'origine bactérienne (ex. : la légionellose, la maladie de Lyme), parfois aussi d'origine parasitaire (ex. : opistorchis), ou encore dues à des germes opportunistes habituellement non pathogènes (ex : la pneumocystose, affection longtemps considérée comme rarissime, devenue fréquente chez les immunodéprimés). Très rapidement, les résultats obtenus dans l'étude des circonstances favorisant l'« émergence »,

ont conduit, à étendre le concept d'émergence *stricto sensu* à celui de « réémergence » prenant en compte des maladies apparues de façon soudaine et inattendue dans des populations ou des territoires jusque-là indemnes (ex. : la fièvre Dengue hémorragique apparaît aux Amérique en 1976 ; l'encéphalite japonaise apparaît en Australie en 1995). Enfin, on s'est aperçu très tôt que dans le cadre conceptuel créé pour étudier les maladies infectieuses s'inscrivaient également nombre de maladies chroniques ou dégénératives (ex. : le diabète et l'obésité dans des pays du Nord et du Sud, liés à une hygiène alimentaire mal contrôlée ; les cancers, liés au vieillissement des populations dans les pays en développement ; les accidents dus à l'introduction de nouvelles technologies : accident hyperbare et plongée sous-marine profonde, traumatisme liés à la motorisation ; les effets encore mal appréciés sur le long terme de la consommation directe ou indirecte de pesticides, de l'exposition aux rayonnements naturel, artificiel etc.). Enfin, si les circonstances de l'émergence des maladies nouvelles semblent être en grande partie liées aux comportements humains, les changements naturels de l'environnement doivent aussi être pris en compte dans l'analyse (ex. : les effets sur la santé de tendances climatiques supra saisonnières, El Niño, réchauffement global, couche d'ozone).

La mise en place des outils et stratégies de lutte et de prévention. La prise en compte du concept d'émergence a conduit à mettre l'accent sur les notions de : *facteurs et d'indicateurs de l'émergence, de mise en évidence des événements conduisant à l'épidémisation et de la notion de prédiction par la modélisation de l'émergence/diffusion des maladies*. En réponse aux questions ainsi posées la nécessité d'une prospective d'action a vu le jour et les responsables de la santé ont souhaité voir se développer de nouvelles stratégies de détection précoce et d'identification rapide des agents responsables, permettant la mise en place de systèmes de réponse efficace aux épidémies. Le concept de maladie émergente s'inscrit aussi dans la notion revisitée de transition épidémiologique telle qu'elle a été appliquée aux pays du Nord. Si la transition de « l'infectieux du XIXe siècle » au « chronique du XXIe » ne s'appliquait plus au Nord face aux maladies infectieuses nouvelles, au Sud les pathologies s'intriquaient dans des population et sur des territoires en pleine évolution. Progressivement, en raison des échanges toujours croissants entre les deux types de communautés, il est apparu que les problèmes de santé étaient à prendre en compte de façon globale. Pourtant, si pour une maladies émergente donnée, les facteurs de risques peuvent exister au Nord comme au Sud, les conditions de l'émergence sont potentiellement différentes : une analyse comparative des phénomènes s'impose dès lors à la pensée scientifique. À ce stade, il faut pouvoir définir les limites du concept afin d'en utiliser tout le potentiel dans la lutte et le contrôle des maladies.

Définir les maladies infectieuses émergentes. Dans ce contexte, une des questions fondamentales est celle de la véritable identité des maladies

dites émergentes. Si certaines maladies sont authentiquement nouvelles et dues à des agents pathogènes jamais identifiés, d'autres modifient leur profil épidémiologique (ex. : la dengue à fièvre hémorragique évoluant vers l'encéphalite) et d'autres se manifestent dans des populations jusque-là indemnes (ex. : apparition de la dengue hémorragique dans les Amérique), ou après une période de silence prolongée (ex. : le choléra au Pérou cent ans après). En conséquence, les maladies émergentes sont parfois des maladies anciennement connues que les circonstances de leur apparition et leur génie épidémique amènent à considérer comme des entités nouvelles et pour lesquelles les moyens de lutte et de contrôle doivent être repensés. En outre, la diffusion possible de certains agents pathogènes à l'échelle planétaire, liée au développement des transports et à leur rapidité croissante, fait que les stratégies organisées par les responsables scientifiques et administratifs des systèmes de santé doivent nécessairement être coordonnées à l'échelle mondiale pour êtres réellement efficaces.

Conditions d'émergence. Ce paysage épidémiologique changeant et l'apparente abondance de ces maladies nouvelles obligent à s'interroger, d'une part sur la capacité des systèmes de santé à identifier un syndrome atypique (épidémiologie clinique) ou les prémices d'une épidémie (surveillance épidémiologique), d'isoler (expertise de laboratoire) et caractériser un agent pathogène émergent (laboratoire de référence), de s'interroger sur les conditions d'émergence dans des territoires ou des populations jusque-là indemnes afin d'apporter une réponse (lutte et contrôle) et de proposer des stratégies de prévention (surveillance et réponse aux épidémies).

Des maladies infectieuses émergentes. Notre capacité à comprendre la dynamique d'émergence de ces maladies est en relation avec quelques interrogations essentielles :

— Quelles conditions (macro- et micro-écologie) préparent l'émergence du pathogène ?

— Quels mécanismes expliquent la virulence accrue d'un agent pathogène ?

— Quel support génétique peut expliquer l'apparition de la virulence chez des organismes autrefois non pathogènes ?

— Peut-on détecter les agents pathogènes candidats à l'émergence ?

— Quels sont les outils et les stratégies scientifiques et administratives à mettre en place pour détecter les évènements rares précurseurs d'épidémie ?

Conditions d'émergence, plurifactorielle, complexe. Les germes pathogènes évoluent. Les « maladies » mettent en cause des organismes vivants, insérés dans des systèmes d'interactions complexes ; la « maladie » ou son agent ne sont pas séparables de leur environnement. Leur étude demande par conséquent la prise en compte des interrelations entre agents pathogènes, réservoirs, hôtes et éventuellement vecteurs (cf. Ostfeld & Keesing,

2000). C'est-à-dire de l'écologie parasitaire ou infectieuse au sens large. Cela rend nécessaire l'identification précise des organismes en présence, qui doivent pouvoir être différenciés des organismes non pathogènes, non-réservoirs ou non vecteurs qui leur ressemblent le plus.

Lutte, contrôle, et prévention. Il faut mettre en place des structures de veilles associant les chercheurs du monde médical proprement dit avec ceux des disciplines connexes capables de mettre en œuvre les méthodes d'analyse et de modélisation complexes que les disciplines fondamentales de la biologie ont développé durant ces vingt dernières années. Ces outils et méthodes maintenant mis à la disposition de l'épidémiologie peuvent en amont participer aux recherches cognitives sur les mécanismes d'émergence des parasites *sensu lato*, et en aval fournir des systèmes et des stratégies de prévention de l'émergence/diffusion des maladies. L'édification d'un réseau d'observatoires nationaux ou supranationaux (Europe), régionaux (Amérique du Sud, Asie du Sud-Est) et internationaux (Oms, Fao, Eio) dont les méthodes d'investigation et l'exploitation des données recueillies seraient harmonisées au niveau mondial, permettrait à un tel système de fonctionner. *De facto*, ce système doit prendre en compte l'existence d'un continuum infectieux où la recherche sur l'émergence dans les pays du Sud et du Nord se place dans la perspective d'études comparatives au bénéfice de la population mondiale.

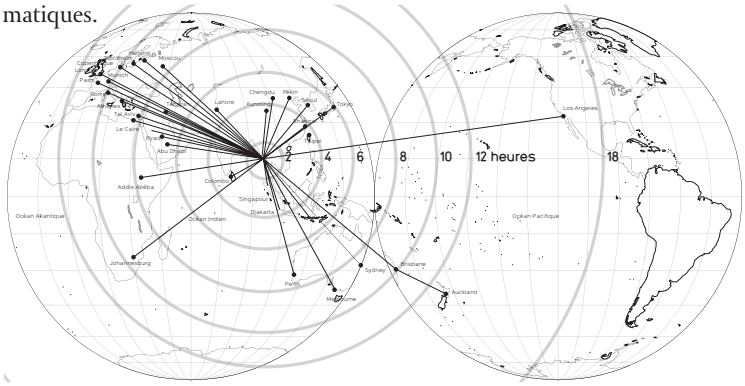
La spatialisation du risque dans un système georéférencé permet une approche dynamique et en temps réel du contrôle de l'émergence en ce qui concerne les Mie, et de l'identification des territoires à risque pour les Mcd. La biologie évolutive (des hôtes et des parasites) autant que les sciences sociales et humaines appliquées à l'évolution des sociétés constituent le terrain de ces recherches et les territoires d'action du système d'intervention/prévention de l'émergence.

Dans le passé, la recherche a souvent produit des résultats après que la maladie eut lourdement frappé les populations exposées : la priorité serait ainsi redonnée à l'identification des risques et à une prévention fondée plus sur l'histoire et l'évolution de la santé et des sociétés, que sur une stratégie médicale de fuite en avant, souvent fondée sur des substances thérapeutiques périodiquement dépassées (résistances aux antibiotiques ou aux antipaludéens) et sur la quête constante de vaccin renouvelés (vaccin contre « les » grippes), ou nouveaux (vaccin contre l'encéphalite du Nil de l'Ouest).

La Thaïlande un pays émergent au service de sa région. La Thaïlande revendique depuis toujours un rôle dans le développement du Sud-Est asiatique (i.e. : Participation active aux instances régionales comme le Seameo, Asean, ou le Mekong River Basin Project). Dans le domaine de la santé, la couverture sanitaire du pays, ses structures et l'accès aux soins est exemplaire. La qualité des soins et la recherche médicale ont gagné une reconnaissance internationale. Les universités thaïlandaises reçoivent un nombre croissant d'étudiants de la région.

Dans le domaine innovant de la recherche sur les maladies virales émergentes, la Thaïlande a organisé le premier congrès international du Sud-Est asiatique, sur les maladies émergentes en 1995 (The International Conference on Emerging and Re-emerging Communicable Diseases and Impending Epidemics, July 17-19 1995, Bangkok, Thailand). Ce congrès aura été le point de départ d'actions entreprises dans ce domaine dans plusieurs pays de la région. Le président du congrès, le professeur Natth Bramapavarati, dès 1997, demandait le développement du premier « Centre de recherche sur les maladies virales émergentes » en coopération avec la France et l'installait sur le campus de l'université de Salaya. En 2000, le Thaï National Institute of Health a organisé un service dédié à la surveillance et à la prévention des maladies virales émergentes. En 2003, lors de la première réunion tenue sur l'épidémie de Sars à Bangkok, il a été proposé d'organiser au niveau régional un système de surveillance active des maladies émergentes. La réalisation de ce projet est relancée par l'épidémie de grippe aviaire, sous la forme du développement d'un centre de contrôle des maladies transmissibles, avec la participation élargie des services de médecine humaine et vétérinaire, proposé lors de la conférence tenue en parallèle par les ministres de la santé de la région.

Si les émergences dramatiques du virus Nipah de Malaisie, du virus Ebola-Reston des Philippines, du Sars-Coronavirus de Chine du Sud et du virus H5N1 de la grippe aviaire de la péninsule Indochinoise, font déjà partie de l'histoire récente des maladies émergentes du Sud-Est asiatique, les responsables de la Santé sont aujourd'hui décidés à mener la lutte face à un danger insidieux, souvent difficile à mesurer et aux conséquences potentiellement dramatiques.



Lignes commerciales directes et temps de vol à partir de Bangkok vers les autres capitales du monde (2004). La période d'incubation d'un germe infectieux quel qu'il soit (virus, bactérie, parasite, rickettsie) est toujours supérieure au temps de vol qu'il faut à un individu porteur du germe pour se rendre sur n'importe quel point de la planète. En pratique, grâce aux communications aériennes, une personne récemment infectée peut potentiellement transporter n'importe où dans le monde, sans aucun signe clinique apparent, le germe qui l'infecte, déclarer sa maladie dans le pays d'accueil et y infecter des personnes saines.

Outils mathématiques, outils technologiques : lorsque le choléra rencontre le satellite

Guillaume Constantin de Magny & Marc Choisy
Génétique et Évolution des Maladies infectieuses
Umr Cnrs-ird 2 724, Montpellier

« Epidemiology, concerned as it is with variation of disease from time to time or from place to place, must be considered mathematically (…), if it is to be considered scientifically at all. »
Sir Ronald Ross, M.D.
The Prevention of Malaria. Churchill, London. 1911

{10} De façon générale, un modèle est un objet d'imitation. Il en est de même en science. Le réel est complexe et l'utilisation de modèles comme images simplifiées de la réalité aide le scientifique à comprendre les phénomènes qu'il observe. Parmi la variété des modèles utilisés, les modèles mathématiques tiennent une place de choix du fait de leur relative simplicité d'élaboration (une feuille de papier et un crayon suffisent) et de leur puissance inhérente aux théories mathématiques (résolution d'équations).

Contrairement à certains domaines de théorie pure comme l'astrophysique, les modèles épidémiologiques sont caractérisés par leur étroite intimité avec les données réelles. Les données épidémiologiques sont généralement des nombres de malades en une localité et à une date donnée. L'utilisation conjointe des modèles mathématiques et des données épidémiologiques présente plusieurs avantages :

Les données permettent d'estimer les paramètres du modèle. Un modèle mathématique décrit la réalité sous forme d'équations c'est-à-dire de phrases dont les noms représentent des concepts (souvent notés par des lettres plus ou moins exotiques : λ, ξ, β, χ, etc.) et les verbes sont des sommes, des variations, des multiplications (là encore notés par des signes cabalistiques : $+$, $=$, $>$, $-$, $\times$, $\neq$, δ, Σ, $\int$, etc.). On appelle paramètres du modèle les grandeurs λ, ξ, β, χ, et leur estimation consiste à leur affecter une valeur numérique. Le bon choix de ces valeurs numériques se fait grâce aux données réelles : la valeur du paramètre retenue est celle qui permet au modèle de rendre compte le mieux des données observées Encart {11}. On pourra ainsi estimer des paramètres tels que le taux de contact ou la force d'infection d'un virus ou d'une bactérie, par exemple.

Les données permettent de sélectionner les paramètres importants. *« Tout ce qui est simple est faux mais ce qui est compliqué est inutilisable. »* Cette phrase de Paul Valéry résume assez bien le compromis dans le choix d'un modèle. Tous les modèles sont faux ! Plus les modèles sont compliqués (en terme de nombre de paramètres), moins ils sont faux mais moins ils sont

universaux également Fig. 1. Les données aident à choisir, parmi plusieurs modèles, le plus parcimonieux et mettre ainsi en avant les paramètres les plus importants dans la compréhension du phénomène étudié. Pour paraphraser Einstein, *« everything should be made as simple as possible, but no simpler »*.

Les données permettent de tester des scénarios. Un modèle est basé sur des hypothèses. L'idée ici est de confronter plusieurs modèles en utilisant les données comme arbitres pour sélectionner le meilleur modèle. Les hypothèses correspondant au modèle sélectionné représentent alors le scénario le plus probable. Par exemple pour tester l'hypothèse d'un forçage climatique sur les épidémies, on pourra confronter deux modèles avec et sans forçage.

Le meilleur modèle permet de prédire. Jusqu'à présent nous avons utilisé des données historiques pour élaborer des modèles mathématiques. Après avoir estimé les paramètres et sélectionné le meilleur modèle, nous gagnons en compréhension du phénomène étudié. Par exemple nous pouvons avoir une idée de la force d'infection ou savoir si le climat joue un rôle dans la dynamique de certaines maladies. Plus que ça, en faisant l'hypothèse que le futur ressemblera au passé, notre modèle acquiert un pouvoir prédictif, très important d'un point de vue pratique. Nous pourrons ainsi avoir des idées sur les conséquences de différentes politiques vaccinales ou sur les effets des changements climatiques et/ou environnementaux.

L'exemple du choléra. Les bactéries du type *Vibrio cholerae*, responsables d'épidémies de choléra dans les populations humaines, sont des procaryotes ubiquistes présents naturellement à l'état commensal dans les écosystèmes marins, lagunaires et estuariens. Elles vivent fixées à des micro-algues constituantes du phytoplancton ou à des arthropodes du zooplancton (Islam *et al.*, 1994), et sont au cœur d'un réseau d'interactions et de chaînes trophiques – les *Vibrio* assurent notamment une fonction de dégradation des protéines de leurs hôtes arthropodes. Il existe ainsi une dépendance étroite entre les dynamiques de phyto- et zoo-plancton et de *Vibrio*.

La saisonnalité marquée du choléra et le constat de l'apparition simultanée des cas à différents endroits du globe ont été les principales raisons de la recherche de facteurs à l'échelle globale et en particulier de forçages climatiques et environnementaux (Colwell, 1996). En effet, une épidémie de choléra est provoquée par le passage de la bactérie *Vibrio cholerae* du milieu aquatique aux populations humaines. Les facteurs climatiques et/ou environnementaux influent sur la dynamique du plancton, cette dernière détermine la dynamique des bactéries *V. cholerae* dans le milieu marin. Enfin la densité de *Vibrio* à proximité des populations humaines conditionne directement le risque de passage aux populations humaines et donc l'émergence d'épidémies de choléra Fig. 2. Une forte puissance de prédiction sur les paramètres environnementaux et/ou climatiques peut donc se répercuter sur la puissance de prédiction des épidémies de choléra. Une application envisageable de ces

recherches serait un système d'aide à la décision pour une meilleure organisation des moyens sanitaires à l'échelle locale.

La télédétection spatiale nous permet aujourd'hui de suivre l'évolution de paramètres environnementaux et climatiques avec une excellente résolution spatiale et temporelle et apporte un continuum d'échelles d'observations dans l'espace et dans le temps des structures de l'environnement océanique comme terrestre. Cette nouvelle source de données, couplée aux données épidémiologiques nous permet aujourd'hui de tester l'importance des facteurs environnementaux dans l'émergence des épidémies de choléra en mesurant la capacité qu'ont nos modèles à prédire le passé (études rétrospectives). Dans un deuxième temps, après identification des variables environnementales et/ou climatiques à fort pouvoir prédictif, nous serons en mesure de proposer des cartes de risque potentiel à choléra.

Figure 1. Un exemple du compromis entre réalisme et universalité. Un éléphant (à gauche) est modélisé par une fonction polynomiale (à droite) de nombre de paramètres croissant : 5, 10, 20, 30 de haut en bas. Plus le modèle est compliqué, plus la modélisation est réaliste. En revanche, plus le nombre de paramètres augmente, plus le modèle tient compte des particularités spécifiques à un jeu de données, et devient donc compliqué. Le choix du modèle optimal se fait par un compromis entre simplicité et réalisme.

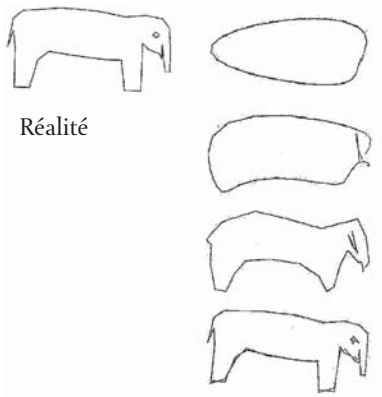
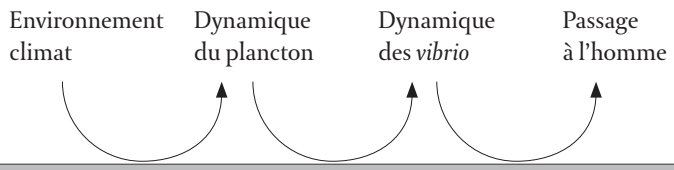


Figure 2. Cascade d'événements régissant l'émergence d'épidémie de choléra dans les populations humaines (modèle conceptuel à la base des modèles mathématiques utilisés en épidémiologie écologique).



De l'apport de la dynamique de populations des maladies infectieuses à leur contrôle

Hélène Broutin
UR 024 ‹Épidémiologie et Prévention›, et UMR CNRS/IRD 2724,
‹Génétique et Évolution de maladies infectieuses›, Équipe ESS
Institut de recherche pour le développement (IRD)
Montpellier

{11} Depuis peu, des spécialistes en écologie et en évolution s'intéressent aux maladies infectieuses humaines et, en particulier, aux longues séries temporelles de cas ou de décès, notifiés par les réseaux de surveillance des pays. Une série temporelle Fig. 1, correspondant, par exemple, au nombre de cas par mois d'une maladie sur une période de 30 ans, décrit la dynamique de la maladie, c'est-à-dire son comportement et son évolution dans le temps (nombre et fréquence des épidémies, durée inter-épidémique, amplitudes des épidémies…). En complément à l'épidémiologie classique qui focalise l'analyse sur l'individu infecté (taux d'attaque, risque relatif…), l'approche écologique replace cet individu au sein d'une population dans un environnement donné et étudie ainsi le comportement général des maladies à des échelles temporelles et spatiales différentes. L'objectif devient alors une compréhension globale du développement (émergence, diffusion,…) et de la persistance des maladies en fonction des facteurs environnementaux (pluviométrie, vent, mais aussi taille et densité des populations, couvertures vaccinales, taux de naissance…).

Le paradigme actuel, héritage d'une pensée médicale plaçant l'homme dans une situation de « cas particulier » voire de « cas unique » au sein du monde du vivant, revendique le fait que les comportements de maladies infectieuses dépendent en grande partie des populations humaines, et qu'ainsi chaque population connaîtra pour la même maladie des histoires différentes. La plus grande différence qui traverse rapidement les esprits est évidemment celle qui concerne les pays du Nord par rapport aux pays du Sud ! Il est indiscutable que les populations des pays du Sud sont soumises à un plus grand nombre de pathologies infectieuses souvent plus graves également. De nombreux paramètres, tant populationnels (taux de naissance, promiscuité, manque d'accès aux soins, multi-infections), qu'environnementaux (températures, pluviométries, diversité biologique) peuvent expliquer ce décalage entre les pays du Sud et les pays du Nord. Si on a stigmatisé l'importance des différences socio-économiques et sanitaires entre les pays du Nord et les pays du Sud afin de rendre compte de l'incidence de certaines maladies infectieuses, on s'aperçoit aujourd'hui par l'approche comparative, c'est-à-dire par l'analyse des dynamiques spatio-temporelles de maladies entre plusieurs pays et/ou régions, que les différences socio-économiques,

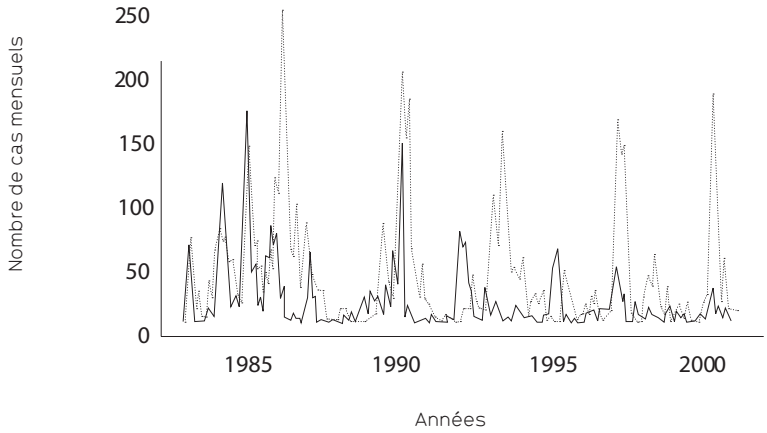
sanitaires et/ou environnementales ne sont pas systématiquement source de différences dans le comportement d'une maladie donnée.

Prenons l'exemple de deux maladies ubiquistes et à prévention vaccinale, la coqueluche et la rougeole, affectant majoritairement les jeunes enfants. De larges campagnes de vaccination, débutées depuis plus de 50 ans dans les pays du Nord, ont abouti à une couverture vaccinale globalement élevée et constante. L'incidence de ces deux maladies a fortement diminué et les infections ne sont quasiment plus mortelles dans ces régions. Cependant, certains pays subissent depuis une dizaine d'années une « ré-émergence » des cas de coqueluche notamment, chez les adolescents et dans une moindre mesure chez les adultes. Concernant les pays du Sud, la vaccination contre ces deux maladies s'est mise en place dans le cadre du Programme Élargi de Vaccination (PEV) débuté en 1974 par l'OMS. Si la couverture vaccinale y est donc plus récente, elle y est aussi très inégale et irrégulière suivant les pays. Malgré la vaccination, la coqueluche et la rougeole restent des problèmes de santé publique dans les pays du Sud (principalement la rougeole où la mortalité est encore très forte), et elles le redeviennent progressivement dans les pays du Nord eu égard à leur ré-installation.

Les dynamiques spatio-temporelles de la coqueluche et de la rougeole (voir figure) ont été beaucoup étudiées dans différents pays et/ou régions, de façon indépendante, pour mieux comprendre les cycles épidémiques, la persistance et la diffusion de ces deux infections ainsi que pour étudier l'impact de la vaccination sur leurs dynamiques. Nos travaux ont montré que ces deux maladies semblaient avoir des comportements dynamiques similaires entre plusieurs pays du Nord et un pays du Sud, le Sénégal. Ainsi, par exemple, un cycle à 3-4 ans est observé pour la coqueluche dans de nombreux pays aussi variés que l'Angleterre, les États-Unis, le Brésil, l'Algérie ou l'Italie après la vaccination. C'est aussi vrai pour le Sénégal où les crises épidémiques apparaissent tous les 3 à 4 ans en dépit des conditions socio-économiques et sanitaires radicalement différentes dans ce pays africain. La rougeole au Sénégal montre des cycles épidémiques tous les 2 ans environ, identiques à ce qui est décrit dans le reste du monde.

L'analyse comparative des dynamiques de maladies devient donc une approche informative qui permet de dégager entre les similitudes et les particularités dans le comportement des maladies infectieuses. De telles études basées sur une compréhension écologique des maladies infectieuses devraient nous aider à améliorer et adapter les moyens de contrôle (la vaccination par exemple) de ces infections à l'échelle globale.

Figure 1: Illustration des dynamiques temporelles de la coqueluche (en pointillé) et de la rougeole (en continu) dans la région de Niakhar au Sénégal. La coqueluche montre des épidémies tous les 4 ans environ lorsque les populations humaines installées dans la région de Niakhar subissent des crises épidémiques de rougeole tous les 2 ans. Il n'existe aucune différence aujourd'hui entre les dynamiques de ces deux maladies infectieuses observées dans cette région d'Afrique de l'Ouest et ce que nous connaissons pour plusieurs pays du Nord. D'après Broutin *et al.* (« Epidemiological impact of vaccination on the dynamics of two childhood diseases in rural Senegal », soumis à *Microbes and Infection*).



Substances naturelles et diversité biologique

John D. Thompson
CEFE – CNRS, Montpellier

{12} La biodiversité est en partie le reflet de l'expression des différences entre entités vivantes (espèces, populations, individus…) et des interactions écologiques dans lesquelles les espèces évoluent. Chez les végétaux, la diversité inter- et intra-spécifique est souvent associée à une différence dans la composition chimique. Cette variabilité pourrait avoir des conséquences profondes en ce qui concerne le fonctionnement des interactions entre espèces (plante – plante ou plante – animal). En effet, la présence de substances naturelles chez une espèce peut faciliter l'installation d'autres espèces dans les successions grâce à une diminution de la prédation et/ou de la compétition. La présence de substances naturelles peut limiter les effets néfastes des parasites et des herbivores tandis que la fragrance des fleurs joue un rôle dans l'attraction des insectes qui assurent la fécondation. Une variabilité de composition chimique, soit inter-spécifique, soit entre individus d'une même espèce, pourrait donc avoir des conséquences fondamentales sur le fonctionnement des interactions entre différents composants d'un écosystème.

Une variabilité dans la composition chimique des espèces étroitement apparentées ou entre individus d'une même espèce est particulièrement bien documentée dans plusieurs familles telles que les apiacées, les asteracées, les labiées et les rutacées. Par exemple, au sein du genre *Thymus* (famille de labiées dont l'huile essentielle et les feuilles ont été utilisées depuis l'Antiquité) la composition de l'huile essentielle présente une importante variabilité entre espèces et au sein des espèces. En fait, l'huile essentielle est le plus souvent composée d'une seule molécule en majorité (malgré la présence de plusieurs dizaines de molécules à très faible concentration). La molécule majoritaire dépend souvent de l'espèce examinée et peut varier entre les individus d'une même espèce (présence de différents « chémotypes »). La présence de ces chémotypes est la manifestation phénotypique d'une diversité génétique. Dans le cas du thym, et sans doute d'autres espèces, chaque chémotype est déterminé par l'action de plusieurs gènes de régulation qui agissent au sein d'une chaîne de biosynthèse. Les populations sont composées d'un ou deux chémotypes majoritaires, avec une différenciation spatiale très marquée dans leur abondance, qui est associée à l'hétérogénéité spatiale du milieu abiotique (climat et sol) et l'abondance d'un parasite spécialisé. En fait le chémotype le plus rare est celui qui a la charge parasitaire la plus élevée. La distribution spatiale des chémotypes dans le paysage semble donc être la manifestation d'une variabilité adaptative. De plus, les études récentes montrent que les interactions entre espèces dépendraient du ché-

motype présent localement. En conséquence une variabilité adaptative des autres espèces pourrait évoluer en fonction du chémotype local. Comprendre le fonctionnement des interactions au sein des communautés nécessite donc un travail à l'interface de l'écologie des communautés et de la biologie des populations.

L'existence d'un tel polymorphisme chimique est d'une signification fondamentale dans le contexte de l'utilisation des substances naturelles par l'homme. Les substances naturelles représentent en fait la base de toute une filière de plantes à parfum, aromatiques et médicinales. Ces espèces sont cultivées pour leurs qualités en aromathérapie (huiles essentielles), à des fins agro-alimentaires (fines herbes, surgelés,...) et plusieurs espèces aromatiques ont été utilisées depuis des siècles dans le traitement de maladies respiratoires et/ou de désordres digestifs. Dominée par la lavande et le lavandin, cette filière se développe actuellement par une diversification d'espèces cultivées à partir d'espèces sauvages (thym, romarin, sauge, mélisse,...). Jusqu'à très récemment le développement de cette filière a été basé sur une très faible diversité génétique, du fait des possibilités de bouturage et de multiplication végétative de clones performants. Par ailleurs, l'échantillonnage des espèces à base de molécules potentielles pour l'industrie pharmaceutique a aussi souvent été mené en ignorant l'importante variabilité que peut renfermer une seule espèce.

L'existence chez les végétaux d'un polymorphisme chimique qui pourrait modifier l'interaction avec des parasites indique l'importance d'une meilleure prise en compte de la diversité intra-spécifique des substances naturelles dans les programmes d'échantillonnage et de culture des plantes susceptibles d'avoir des propriétés médicales intéressantes. Dans ce contexte, il semblerait nécessaire de mener une recherche pluridisciplinaire où la sélection méthodique des plantes médicinales, en vue de la production et de la standardisation de médicaments utiles en pharmacopée, serait associée à la quantification de la variabilité chimique des espèces naturelles pour en comprendre la signification écologique et évolutive. L'intérêt de mieux quantifier le polymorphisme chimique et d'en évaluer les propriétés microbiologiques est d'autant plus primordial que le problème de la résistance de la flore pathogène devient préoccupant. Les politiques destinées à prendre en compte la diversité biologique au sein de programmes de développement durable devraient donc désormais tenir compte de la variabilité intra-spécifique, et plus particulièrement du polymorphisme chimique présent chez de nombreuses espèces végétales contenant des substances naturelles d'intérêts économique et médical.

Aguirre A. A., Ostfeld R. S., House C. A., Pearl M. A. & Tabor G. M., 2002,
Conservation Medicine : Ecological Health in Practice, Oxford University Press, Oxford, 407 p., ISBN 0-19-515093-7.

Aron J.-L. & Patz J. A., 2001,
Ecosystem Change and Public Health, Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA, 480 p., ISBN 0-8018-6582-4.

Ashford R. W. & Crewe W., 1998,
The Parasites of Homo Sapiens : an Annotated Checklist of the Protozoa, Helminths and Arthropods for Which We Are Home, Liverpool School of Tropical Medicine, Liverpool, 142 p., ISBN 0-4152-7688-8.

Chivian E., 2001,
« Species Loss and Ecosystem Disruption : The implications for human health », *Canadian Medical Association Journal*, n° 164, Ottawa, p. 66-69.

Colwell R. R., 1996,
« Global climate and infectious disease : The cholera paradigm », *Science,* n° 274, New-York, p. 2025-2 031.

De Meeus T. & Renaud F., 2001,
« Parasites within the new phylogeny of eukaryotes », in *Trends in Parasitology*, n° 18, Londres, p. 247-251.

Dickinson G. & Murphy K., 1998,
Ecosystems. A Functional Approach, Routledge, coll. « Routledge Introductions to Environment Series – Environmental Science », New York, USA, 190 p., ISBN 0-415145-12-0 0-415145-13-9.

Escalente A., Barrio E. & Ayala F. J., 1995,
« Evolutionary origin of human and primate malarias : evidence from the circumsporozoite protein gene », *Molecular Biology and Evolution,* n° 13, Oxford, p. 7349-7 357.

Fargette D., Pinel A., Abubakar Z., Traore O., Brugidou C., Fatagoma S., Hebrar E., Choisy M., Yacouba S., Fauquet C. & Konate G., 2004,
« Inferring the evolutionary history of Rice Yellow Mottle Virus from genomic, phylogenetic and phylogeographic studies », *Journal of Virology,* n° 78, Washington, p. 3252-3 261.

Froment A., 1997,
« Une approche écoanthropologique de la santé publique », *Nature, Sciences, Sociétés*, n° 5, Paris, p. 5-11.

Grenfell B. T. & Dobson A. P., 1995,
Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations, Cambridge University Press, Cambridge, 521 p., ISBN 0-521-46502-8.

Guernier V., Hochberg M. & Guegan J.-F., 2004,
« Ecology drives the worldwide distribution of human diseases », *PloS* (Biology), London, n° 2, p. 740-746.

Grifo F. T. & Chivian E., 1999,
« The implications of biodiversity loss for human health », in **Cracraft J. & Grifo F. T.** (eds), *The Living Planet in Crisis : Biodiversity Science and Policy*, Columbia University Press, Columbia, USA, 394 p., ISBN 0-231-10864-8.

Hudson P., Rizzoli A., Grenfell B. T., Heesterbeek H. & Dobson A. P., 2001,
Ecology of Wildlife Diseases. Oxford University Press, Oxford, UK, 197 p., ISBN 0-19-850619-8.

Islam M. S., Drasar B. S. & Sack R. B., 1994,
« The aquatic flora and fauna as reservoirs of *Vibrio cholerae* : a review », *Journal of Diarrhoeal Diseases Research*, n° 12, Dakka, p. 87-96.

Lactic, 2000,
Les Bactéries lactiques. Actes du colloque LACTIC 94, Lavoisier, Paris, France.

Leroy E. M. *et al.*, 2004,
« Multiple ebola virus transmission events and rapid decline of central african wildlife », *Science*, n° 5655, New-York, p. 387-390.

Martens P. & McMichael A. J., 2002,
Environmental Change, Climate and Health. Issues and Research Methods, Cambridge University Press, Cambridge, 338 p., isbn 0-521782-36-8.

McMichael A. J., 2001,
Human Frontiers, Environments and Disease. Past Patterns, Uncertain Futures, Cambridge University Press, Cambridge, 413 p., isbn 0-521004-94-2.

Ostfeld R. S. & Keesing F., 2000,
« The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases », *Canadian Journal of Zoology*, n° 78, Ottawa, p. 2061-2 078.

Price P., 1980,
Evolutionary Biology of Parasites, Princeton University Press, Princeton, 256p, isbn 0-691-08257-x.

Rich S. M. & Ayala F. J., 2004,
« Evolutionary genetics of *Plasmodium falciparum,* the agent of malignant malaria », in **Dronamraju K.R.** (ed), *Infectious disease and host-pathogen evolution,* Cambridge University Press, Cambridge, p. 39-74, isbn 0-521-82066-9.

Saluzzo J.-F., Vidal P. & Gonzalez J.-P., 2004,
Les Virus émergents, Éd. de l'Ird, Paris, 192 p., isbn 2-7099-1539-1.

Stearns S. C., 1999,
Evolution in Health & Disease, Oxford University Press, Oxford, 328 p., isbn 0-19-850445-4.

Thomas F., Guegan J.-F. & Renaud F., 2005,
Parasitism and Ecosystems, Oxford University Press, Oxford.

Développement durable et changements globaux : le développement durable l'est-il encore pour longtemps ?

Michel Trommetter & Jacques Weber

VI

Introduction : les enjeux. Le concept de développement durable tel qu'employé aujourd'hui a été défini il y a 17 ans, par la Commission mondiale sur l'environnement et le développement (CMED), présidée par Madame Gro Harlem Bruntland, qui a donné son nom au rapport de la Commission. La définition est la suivante :

« Un développement qui satisfait les besoins de la génération présente en préservant pour les générations futures la possibilité de satisfaire les leurs. »

Bien que se situant avant le sommet de Rio de Janeiro sur le développement et l'environnement (1992), le rapport Bruntland héritait une réflexion déjà ancienne, issue des conférences de Stockholm (1972) et Cocoyoc (1974), déjà sur l'environnement et le développement. Le présent ouvrage est publié 30 ans, soit une génération, après Cocoyoc, dont la déclaration disait déjà :

« Bien que trente ans se soient écoulés depuis la signature de la Charte des Nations unies, point de départ tendant à établir un nouvel ordre international, l'humanité se trouve aujourd'hui devant un choix critique. L'espoir de donner une vie meilleure à la famille humaine tout entière a été largement déçu (…). Au contraire, il y a plus d'affamés, de malades, de sans-abri et d'analphabètes que lors de la création des Nations unies. »

Cinquante ans – deux générations – après la Charte des Nations unies, il n'est peut-être pas si caricatural de se demander combien de temps durera le développement « durable ».

Dans cette introduction, nous rappellerons les définitions de quelques concepts souvent invoqués de façon conflictuelle ou à contresens, et les grands enjeux économiques liés à la biodiversité et au changement global. Une première partie examinera la répartition des responsabilités dans le changement global ; la seconde partie analysant les inégales capacités des pays à modifier leur structure de développement.

Le changement global désigne *l'ensemble des changements induits dans la dynamique de la biosphère par les activités humaines, directement ou non.* L'accroissement de la population, avec 9 milliards d'individus attendus en 2040, complique le problème du développement durable. Toutefois, la population peut être autant un atout qu'un obstacle, si la communauté internationale se donne les moyens de la formation, de l'éducation : les pays les plus *densément* peuplés, Chine, Japon, Inde, Égypte, entre autres, ne sont pas ceux qui connaissent les plus graves problèmes environnementaux (Boissau *et al.*, 1999). Changement climatique, pollution des eaux et des sols, changements d'usage des terres, déforestation, surexploitation des ressources renouvelables, relèvent du changement global, en tant qu'effets directs de l'activité humaine. Les maladies émergentes comme Ebola ou la grippe aviaire et le SRAS, les invasions biologiques, l'appauvrissement biologique des océans en sont des effets en retour. En tant que modification de la dynamique de la biosphère, le changement global existe de fort longue date : ce qui est nouveau, à l'échelle des deux derniers siècles, est son amplification

et l'accélération de son rythme, à l'image de l'évolution des températures moyennes ou du dioxyde de carbone dans l'atmosphère (IPCC 2001).

Des réchauffements et refroidissements de l'atmosphère terrestre ont déjà eu lieu dans le passé de la planète, mais jamais avec la rapidité de l'actuel réchauffement. De même la biosphère a-t-elle connu des crises d'extinction dans le passé, mais jamais en un laps de temps aussi dramatiquement bref. La question qu'il nous faut affronter est de savoir si et comment le monde vivant (dont l'espèce humaine) pourra s'adapter à une évolution aussi rapide de la biosphère. Les rythmes de changement des écosystèmes doivent être confrontés aux temps de réponse des systèmes économiques. Ainsi, chaque fois que la durée nécessaire au retour sur investissement est inférieure à la durée de renouvellement d'un écosystème exploité, celui-ci est en danger : une fois rentabilisé l'investissement, il n'y a pas d'incitation matérielle à entretenir le milieu. L'attribution de droits de propriété, dans ce cas, sera sans effet sur la gestion de l'écosystème, le seul critère rationnel de l'investisseur étant la rémunération des actionnaires, non la préservation de l'écosystème : le comportement de père de famille du propriétaire soucieux de préserver l'écosystème pour ses enfants est l'un des mythes les plus grossiers de l'idéologie économiste.

Si nous prenons une décision appropriée, comme la mise en œuvre du protocole de Kyoto, les effets de la décision seront sensibles après plusieurs décennies, pendant lesquelles les rythmes de changement environnemental pourraient encore s'accélérer. Il n'est plus temps de penser qu'une cause précède et engendre un effet donné. À l'échelle de la planète, de sa biosphère, les rétroactions sont la règle, et l'effet est lui-même cause d'effets en retour.

En d'autres termes, « que doit-on faire » devient « combien de temps nous reste-t-il pour agir ? »

Bien des personnes se pensent elles-mêmes comme extérieures à une évolution dont il serait dès lors possible de se protéger. Las, nous sommes intégrés à la diversité biologique, au système du monde vivant : nous ne mangeons que des produits qui en sont issus, lesquels nous digérons grâce à la diversité microbienne intestinale. L'évolution de la diversité biologique du fait du changement global nous affecte et nous affectera de façon croissante, à travers les maladies émergentes, les invasions biologiques, le bouleversement des faunes et flores.

Le débat sur la prise en compte du principe de précaution dans la Charte de l'Environnement, que le Président de la République souhaite voir « adossée » à la Constitution, illustre l'étendue des incompréhensions. Les industriels n'y ont vu qu'un obstacle à la compétitivité, une lubie de militant écologiste. Des scientifiques éminents, académiciens des sciences[1], se sont mobilisés contre ce principe supposé empêcher le progrès technique et technologique, notamment médical. Pourtant, 32 ans après

Stockholm, 14 ans après Rio, 2 ans après Johannesburg, combien faudra-t-il encore attendre de conférences pour apprendre à décider ?

Le principe de précaution restitue aux politiques la responsabilité d'une décision que ne peut fonder la science en l'état des connaissances. Souvent entendu comme une abstention d'agir, le principe de précaution est, au contraire, un principe et une *obligation* d'agir :

« En présence d'un risque avéré, on ne saurait s'abriter derrière l'absence de certitude scientifique pour ne pas décider. »

L'histoire de l'amiante et de ses conséquences sanitaires (Molkte et Weil, 2004) illustre de façon dramatique l'importance du principe de précaution : son application dès les années vingt du siècle passé aurait sauvé bien des vies : il a fallu attendre, hélas, une certitude absolue pour que l'amiante soit prohibée. Aux États Unis, c'est l'Académie des Sciences qui répond au Président Bush, à propos du changement climatique, que l'ignorance de son amplitude n'empêche pas que son occurrence puisse être considérée comme établie, en termes de probabilités (Henry et Henry, 2003). La multiplication des sources d'incertitude en matière de biodiversité dans un contexte de changement global rend peu probable d'atteindre jamais une certitude scientifique de l'ordre de celle atteinte en sciences physiques. L'évolution économique est elle aussi objet d'incertitude accrue par les effets présents et à venir de ce changement global. L'incertitude est la justification première du principe de précaution, pour contraindre à la décision, non à l'inaction (Godard, 1997 ; Kourilsky et Viney, 2000).

Les économistes distinguent le risque de l'incertitude. Ils parlent de « risque » lorsqu'il est possible de calculer la probabilité d'apparition d'un événement. Ainsi, il est possible de calculer la probabilité d'un accident lorsqu'on utilise son automobile, ou encore de gagner au loto. Ils parlent d'incertitude lorsque l'apparition d'événements n'est pas probabilisable. On peut considérer un événement ayant une probabilité connue d'apparition comme un événement qui relève de la certitude scientifique : c'est pourquoi le risque est assurable. Par contre, les assurances ne couvrent pas l'incertain. Le réflexe classique du décideur, face à l'incertain, est de dire : « *Je n'en sais pas assez pour engager des dépenses qui s'avéreraient inutiles si l'événement ne se produit pas.* » Le principe de précaution, qui fait obligation d'agir, a été élaboré contre ce réflexe d'inaction.

Mais certains décideurs répondent : « *Et s'il ne se passe rien ? Et si les conséquences de ma décision (le remède) étaient pires que le mal ?* » Ce problème renvoie à ce que les économistes appellent l'irréversibilité :

« On entend par irréversibilité le fait qu'une décision présente limite les possibilités de choix futures » (Boyer *et al.*, 1991).

Pour faire face à l'incertitude, il est proposé de concevoir des stratégies dites *« sans regrets »,* qui permettraient d'affronter les événements annoncés (par exemple le

réchauffement) mais qui s'avéreraient positives, même si l'événement ne se réalise pas. Ainsi, une meilleure maîtrise des coûts énergétiques, si elle est intéressante au regard de l'effet de serre, l'est également pour la compétitivité. Approfondie, cette démarche a conduit à envisager des trajectoires de « croissance durable », en choisissant systématiquement, parmi les options possibles, celles qui sont à la fois bonnes pour l'économie et pour l'environnement.[2]

Concernant le changement global et l'une de ses plus importantes composantes, la biodiversité, le recours à des modes de gestion économique est souvent invoqué par les écologues, les associations et les organisations internationales. Hélas, la gestion économique de la biodiversité n'est pas évidente du tout, pour des raisons que Godard (2004), exprime ainsi :

« La biodiversité ne paraît pas pouvoir techniquement entrer dans la catégorie économique ou juridique du bien, au-delà de la valeur positive attachée à cette notion. La qualification de la biodiversité comme un bien serait également hasardeuse au regard du rapport de maîtrise. La biodiversité est engagée dans une évolution multiforme sur laquelle l'homme n'exerce aucune maîtrise, mais une influence collective importante. Les agents humains constatent cette évolution, bien imparfaitement, la déplorent souvent, mais n'en ont pas le contrôle. Tout au plus pourraient-ils réguler les actions à la source des atteintes les plus manifestes, même si on peut penser que ce ne sont pas les plus déterminantes. À ces deux titres, la biodiversité apparaît davantage comme une condition favorable et, à certains niveaux d'organisation, nécessaire à l'existence ou à la production de différents biens simples et composites, que comme un bien per se.

(…)

Propriété émergente du fonctionnement et de l'évolution de systèmes vivants, la biodiversité se présente comme une variable d'influence de la productivité des activités humaines et parfois, lorsqu'elle est délimitée et encapsulée, comme une ressource. Ce rôle de ressource productive ne peut pas faire tenir à lui seul une problématique de régulation des activités humaines en fonction de leur incidence sur la biodiversité. Pour raccorder cette problématique à l'économie des hommes, il faut prendre appui sur les mille cheminements locaux, pratiques et culturels, par lesquels des hommes portent intérêt à des aspects et à des segments de la problématique d'ensemble. » (Godard, 2004)

Revenons au développement durable, dont la définition implique que les choix présents prennent en compte les besoins des générations futures, dont nous ignorons pour l'essentiel ce qu'ils seront : comment les personnes vivant au début du XXe siècle auraient-elles pu imaginer ce que serait le monde un siècle après ? L'incertitude même quant aux besoins des générations futures nous fait obligation de retenir les possibilités de choix qui minimisent l'irréversibilité, c'est-à-dire qui laissent ouvertes un maximum de possibilités futures de choix, à coût social supportable.

Le développement durable, en situation d'incertitude, impose d'une part de minimiser les irréversibilités et d'autre part, d'agir même en l'absence de certitude scientifique, c'est-à-dire en application du principe de précaution.

Muni de ces quelques définitions, nous pouvons affronter les principaux enjeux des relations entre biodiversité et changement global.

1. Sommes-nous tous égaux dans notre responsabilité dans les changements globaux ? Les impacts directs de l'activité humaine sont généralement bien perçus par le public : émissions de gaz à effet de serre, déforestation, pollution des sols et des eaux par l'agriculture, l'industrie, les particuliers. Le public sait moins ce que sont les impacts indirects de l'activité humaine et l'inégalité de ces impacts.

Lorsque nous utilisons nos téléphones portables, nous sommes loin de penser qu'ils sont à l'origine d'une partie des conflits armés en République démocratique du Congo (ex Zaïre), en raison de la lutte pour l'appropriation des gisements de minerais spécifiques à la fabrication de ces merveilles technologiques. Nous n'avons pas conscience que les subventions à l'exportation de nos produits agricoles, notamment d'élevage, condamnent à la pauvreté des paysans africains qui ne trouvent plus à vendre leurs produits, en dépit de coûts réels de production très bas. Ainsi les agriculteurs des pays côtiers de l'Afrique de l'Ouest renoncent-ils à produire des volailles en raison de prix à l'importation excessivement bas. Et les producteurs de coton de l'Afrique de l'Ouest ne sont pas en mesure de faire face à une concurrence sur-subventionnée des pays riches. La baisse de revenus entraîne le départ vers les villes et l'émigration de ces paysans : les subventions agricoles des pays riches génèrent certes des effets pervers pour les pays pauvres, mais ont aussi des conséquences en retour. Il n'est pas facile de voir dans les émigrés repêchés au large de la Sicile les conséquences de nos propres politiques, tant il est facile de les mettre au compte des défaillances politiques des pays d'origine[3].

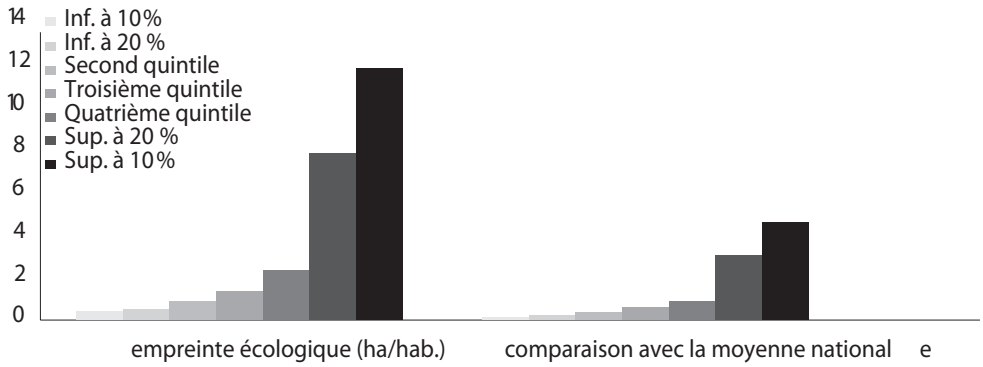
Plus de 500 millions de personnes vivent à moins de 100 km de récifs coralliens, principalement dans des pays en développement. Le blanchiment des coraux sous l'effet du réchauffement planétaire affecte directement ces populations, les récifs constituant de grandes réserves pour la pêche. En Europe, après la disparition de l'huître plate et de l'huître portugaise, l'espèce actuellement en élevage ou huître japonaise (*Crassostrea gigas*) n'a pas de remplaçante possible qui soit identifiée. Le changement global génère bien des irréversibilités et de l'incertitude.

Le constat établi à Stockholm en 1972, mettant en cause la responsabilité des pays riches dans la dégradation de l'environnement des pays pauvres et du développement des uns dans le sous-développement des autres, n'est pas aujourd'hui démenti par les faits. Le diagnostic sur le développement humain, qu'établit chaque année

le Pnud, montre que la pauvreté a empiré dans un monde globalement plus riche : les 200 personnes les plus riches ont un revenu de 500 dollars US par seconde, quand 1,3 milliard d'individus vivent avec moins d'un dollar par jour (Pnud, 1999). Indigence, dignité bafouée, insécurités multiples, absence de maîtrise de son présent, donc absence d'avenir : telle est la situation d'une proportion considérable de l'humanité. Cette situation ne peut durer très longtemps sans conséquences géopolitiques sérieuses. Depuis Stockholm, les interactions entre pauvreté et environnement sont l'objet d'études attentives. Si les analyses divergent, les uns considérant les plus pauvres comme responsables d'un appauvrissement environnemental et les autres considérant que les pauvres sont victimes de cette dégradation, tous s'accordent sur la réalité de ces interactions.

Depuis la conférence de Stockholm, des voix autorisées et respectées se sont élevées pour faire des pauvres les principaux responsables de la dégradation des écosystèmes. L'acte d'accusation a été formalisé par la Banque mondiale sous le titre de *Environmental Nexus* que l'on pourrait traduire par « connexion environnementale » (Cleaver, et Schreiber, 1993), La démographie serait « galopante », celle des pauvres galopant plus que celle des riches ; du fait même de leur précarité, les pauvres seraient souvent directement dépendants des ressources naturelles renouvelables qu'ils surexploiteraient selon des dynamiques dites de « tragédie des biens communs », selon l'expression de G. Hardin (1968). Il en résulterait une dégradation accélérée des écosytèmes.

Distribution de l'empreinte écologique par niveau social – Santiago du Chili



En fait, la seule différence entre pauvres et riches est que les pauvres consomment moins de ressources renouvelables que les riches, mais qu'ils en sont directement dépendants, quand les plus riches peuvent se sentir indépendants du milieu parce qu'ils se procurent ces produits sur le marché et non à leur source. La figure ci-dessous montre que l'empreinte écologique évolue rapidement en fonction des revenus : il est logique que les plus grands consommateurs soient aussi ceux qui ont la plus forte empreinte… Pour le PNUD et le PNUE, et en accord avec les déclarations de toutes les conférences depuis Founex en 1971, les pauvres sont les principales victimes des dégradations environnementales, sur le plan sanitaire, sur le plan des ressources à leur portée, et en raison de l'appauvrissement des écosytèmes.

En opposition au point de vue des socio-biologistes, de nombreux chercheurs considèrent que les dégradations d'écosystèmes résultent, chez les pauvres, non de la pauvreté en elle-même mais de la précarité des droits : celle-ci conduit à tirer tout ce qu'il se peut d'un écosystème, le plus vite possible et sans chercher à en assurer le renouvellement. Ce comportement et ses effets sont bien connus dans l'exploitation de ressources renouvelables en situation d'accès libre (Dietz *et al.*, 2003). La sortie de la pauvreté commence donc par la reconnaissance formelle de droits sécurisés, pour l'accès à la terre et aux ressources comme aux biens publics.

Partout dans le monde s'observent des conflits d'accès et d'usage des ressources naturelles, renouvelables ou non, pouvant aller jusqu'à des guerres, comme l'a rappelé celle du Golfe. L'observation minutieuse laisse penser que la part de la démographie, bien que réelle, reste faible au regard de celle due à une mauvaise gouvernance, à une absence de définition des régimes d'appropriation et de contrôle de l'accès. Les conflits sont généralement présentés comme relevant de plusieurs types : communautaire (entendez « ethnique ») ; religieux ; politique. Mais qui regarde de près une carte des conflits dans le monde observera sans peine que cette typologie porte sur le mode d'expression du conflit, non sur sa nature. Deux conflits sur trois trouvent leur origine dans des problèmes d'accès et d'usage des ressources. Deux conflits sur trois sont des conflits environnementaux. Les problèmes relatifs à l'accès et au partage des avantages dans le cas des ressources génétiques se situent dans ce cadre. Le continent africain est à lui seul, hélas, une illustration du propos, de l'Afrique australe à la Sierra Leone, comme en Casamance et sur les rives du Sénégal. Ces conflits pour les ressources entraînent exodes, misère, déracinements, douleurs, troubles civils et militaires.

Un exemple en Provence

La question des politiques d'accès au foncier paraît primordiale pour les pasteurs de chèvres dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA). Les chèvres ont de tout temps été mal vues par les forestiers et ce n'est que depuis quelques années que des terres sont mises à la disposition d'éleveurs (de pasteurs) en superficie suffisamment importante pour qu'ils puissent en vivre convenablement (compter 1000 à 1500 ha pour 200 chèvres). Les enjeux sont plus délicats pour l'installation de jeunes agriculteurs qui se retrouvent en concurrence avec des touristes désireux d'acheter des terres en région PACA et qui ferment l'écosystème (enclosures) lorsqu'ils acquièrent des terres. De même, les contraintes sur les baux agricoles font que beaucoup de propriétaires privés ne cèdent plus de baux, mêmes oraux, à des agriculteurs pour mieux valoriser leurs terres s'ils doivent les vendre. Dans une optique de développement durable, il existe un enjeu fort au niveau institutionnel, où des activités agricoles existent (exploitation caprine). Ces activités sont liées à la production de produits de qualités (AOC[4]), tout en permettant la sauvegarde d'une race locale (par exemple la chèvre du Rove). Or, cette activité est en partie menacée dans son développement par des questions d'accès au foncier tant pour les jeunes pasteurs que pour les pasteurs en place. Ce problème d'accès lié à la difficulté de renégociation des baux à la pression foncière du fait de l'arrivée d'infrastructures comme le TGV[5] peut avoir des conséquences à moyen et long terme :

– du fait de l'embroussaillement des propriété et de l'augmentation des risques d'incendies comme ceux que l'on a vus dans le massif des Maures l'été 2003 ;

– du fait de la disparition de ces pasteurs et des races de chèvres qui vont de fait avec l'abandon de l'AOC dont le cahier des charges ne peut plus être respecté.

Comment, dès lors, construire une politique incitative qui permette la sauvegarde de ces activités agricoles économiquement viables mais qui sont en danger du fait d'une pression sur le foncier qui devient délicate : obliger le débroussaillement en offrant l'option de le faire réaliser par les éleveurs de chèvres ; octroyer un droit d'usage sur les terres de propriétés privées quand elles ne sont pas entretenues, nécessite une politique qui fasse un inventaire foncier et dégage des options de développement. Il faut mener une politique qui, face à la fermeture des milieux, permette aux pasteurs de se les réapproprier sans faire peur aux propriétaires. Tout le monde y gagnerait, le territoire étant de nouveau ouvert pour les chasseurs et les touristes.

Le changement global semble à l'origine de certaines maladies émergentes, comme le montre Jean François Guégan dans le présent ouvrage. L'émergence de maladies nouvelles et l'augmentation des invasions biologiques relèvent du même phénomène. Pour l'économiste, l'évaluation des coûts générés par une maladie nouvelle, Ebola, SRAS ou grippe aviaire, serait une mesure partielle des effets du changement global. Le calcul des coûts induits par des invasions biologiques relève de la même démarche, balbutiante car fort difficile à concevoir. Elle permettrait de comparer les coûts de l'action (de lutte contre les invasions) avec les coûts générés par la non-décision. La démarche la plus répandue reste, pour l'heure, celle consistant à créer des marchés fictifs sur lesquels la « valeur économique » d'un écosystème s'obtient par des enquêtes sur le « consentement à payer » pour protéger l'écosystème, ou « évaluation contingente » (Amigues 1996, Costanza *et al*, 1997, Perrings, 1995) : ces démarches relèvent plus de la justification que de l'évaluation (Weber 2003). Comme le remarque Robert Barbault (2002),

« L'évaluation économique de la biodiversité se heurte à trois types

de difficultés :

1 une large part de la biodiversité et de ses rôles ou fonctions précises sont inconnus ;

2 il n'existe pas d'indicateur global et homogène de cette biodiversité, capable d'intégrer gènes, espèces et écosytèmes ;

3 les outils économiques habituels sont difficilement compatibles avec la représentation écologique du monde qu'impose la prise en compte de la dynamique de la biodiversité avec, notamment, une échelle de temps et des hiérarchies d'interactions directes et indirectes, sans commune mesure avec les préoccupations habituelles de l'économie de marché. »

L'impossibilité, en l'état des connaissances, de concevoir un mécanisme mondial permettant de gérer la biodiversité sur la base d'un pricipe commun tel que l'émission de CO_2 dans le cas du changement climatique conduit à privilégier des mécanismes incitatifs locaux ou régionaux. Comme le souligne Godard (2004),

« Accumuler les interdits, les zones-sanctuaires, les plans territoriaux ne mènera pas très loin dans la mesure où cela se traduit par des contraintes sans contrepartie pour les acteurs locaux et bute sur des difficultés importantes de contrôle et d'effectivité. »

Le recours à des instruments incitatifs peut satisfaire deux exigences, celle de l'efficacité et celle d'une répartition équitable des coûts et avantages. Ces mécanismes vont de la taxe aux marchés de droits, en passant par les licences et les quotas transférables[6].

L'efficacité est relative au fait d'atteindre des objectifs déterminés, au moindre coût : protection de milieu, d'espèces ou complexe d'espèces, ou d'habitat. L'efficacité de mesures de gestion impose que les bénéfices de cette gestion assurent la couverture des coûts afférents, notamment de contrôle.

L'équité est présente

1/lorsque les responsables d'une atteinte aux milieux ou espèces payent pour que soient financés les acteurs qui protègent ces mêmes espèces ou milieux, ce qui est une forme du principe « pollueur-payeur » [7] ;

2/lorsque les détenteurs de privilèges d'accès et d'usage payent à la collectivité pour ces privilèges, charge à cette collectivité de décider comment elle répartit ces revenus.

Certains économistes, dont l'auteur de ces lignes, envisagent que le recours à des enchères pour tout accès à des ressources communes ou à des privilèges d'accès et d'usage puisse être l'un des moyens efficaces de préservation de la diversité biologique. L'argument selon lequel le recours aux enchères reviendrait à confisquer l'environnement au profit des plus riches ne vaut que si elles sont ouvertes à tous : rien n'interdit de penser des enchères réservées selon des catégories de revenus, ni de voir l'État intervenir comme acteur économique pour offrir l'accès et l'usage à des catégories sociales données. L'intérêt des enchères est de matérialiser, de façon concrète, sonnante et trébuchante, une valeur associée aux privilèges d'accès et d'usage : cette valeur ne pouvant se conserver à la revente que si et seulement si l'écosystème a été préservé. On retrouve bien la portée incitative d'un instrument de gestion.

Gestion incitative et enchères

Une illustration fictive fera comprendre l'enjeu. Soit un récif corallien en zone côtière, présentant une grande richesse spécifique en coraux et faune et flore associés, et visité par un nombre important de touristes, qui font vivre plusieurs propriétaires de bateaux. La pression touristique est forte, associée à un éclairage violent des coraux, au dérangement des poissons et à l'usure progressive des coraux par la multiplication des touchers ou des coups de palmes. La réglementation a peu de chances d'être respectée dans ces conditions, si elle n'est pas précédée par une limitation d'accès au récif. La mise aux enchères du droit d'accès au récif, exprimé en nombre de touristes par unité de temps, est un mécanisme puissant de préservation, et de respect de la réglementation : il y va de la valeur de revente du droit d'accès et d'usage. En outre, l'acquéreur emporte le cahier des charges en même temps que le droit d'accès. Mais que deviennent les opérateurs qui ont été évincés ? Les revenus tirés des enchères peuvent permettre de les dédommager ; en tout état de cause, la dégradation du récif, menée à son terme, aurait conduit à la faillite de tous les opérateurs. Les taxes prélevées sur toute revente des droits permettant de soutenir la diversification des activités sur le littoral.

Le même mécanisme d'enchères est susceptible d'être utilisé chaque fois que se crée un *privilège*, dont il n'est écrit nulle part qu'il doit être gratuit. Ainsi du privilège de construction d'un hôtel dans ou à proximité immédiate d'une réserve ou d'un site remarquable.

Les pays et, en leur sein, les catégories sociales, ne portent pas tous la même responsabilité dans le changement global et ses conséquences sur la diversité biologique. Cette inégalité est prise en compte, tant bien que mal, par les conventions internationales. La recherche d'une harmonisation internationale des règles d'accès et d'usage des ressources, des technologies et des produits (médicaments, semences) suppose de la flexibilité de manière à garantir aux plus démunis les moyens de se développer. Pour ce faire, les différentes conventions internationales ont également pour vocation la meilleure prise en compte des populations locales en reconnaissant leurs actions passées, présentes et futures dans la gestion de la biodiversité. Il s'agit du droit des agriculteurs pour la FAO et de la reconnaissance des populations locales et autochtones par la CDB (article 8J).

L'impérieuse nécessité d'une modification de l'ordre international actuel pour affronter les enjeux globaux explique une autre part de la lenteur apparente des décisions et celle, encore plus difficile à admettre par l'opinion publique, de la mise en pratique, du passage à l'acte. De Stockholm (1972) à Johannesburg (2002) en passant par Rio de Janeiro (1992) et après la publication de tant de rapports par les communautés scientifiques (GIEC, Diverstas, IGBP, et tant d'autres) aucun gouvernement dans le monde ne peut aujourd'hui prétendre qu'il n'est pas informé, qu'il ne sait pas… ou qu'il a le temps.

2. Sommes-nous tous égaux dans notre capacité à modifier notre structure de développement ? Dans les pays en développement, le changement global se traduit déjà par des conséquences qui iront en s'aggravant :

— l'appauvrissement des milieux, joint à la destabilisation des productions locales par les subventions agricoles dans les pays riches et à la surexploitation locale des ressources renouvelables, conduisent à un accroissement de l'exode rural : c'est en milieu rural que se trouve la plus grave des pauvretés.

— L'évolution des structures agraires est un résultat de ces évolutions : si l'agronomie moderne réussit, les rendements à l'hectare augmentent, au prix d'investissements et cet accroissement de la productivité conduit les plus faibles à la misère et à l'exode.

— Les villes continuent à croître au rythme de cet exode rural et de l'insécurité des campagnes, qui devient plus forte que celle des villes.

— S'y adjoignent des conflits pour l'accès et l'usage des ressources, dont le nombre et l'ampleur vont croissant.

Dans les pays industrialisés, le changement global devrait se faire sentir par une évolution de l'agriculture en relation avec le changement climatique et les invasions biologiques. Le changement climatique obligera à trouver des mécanismes de réduction des émissions de gaz à effet de serre, dont il devrait résulter une modification de la structure des coûts, avec une énergie beaucoup plus coûteuse qu'actuellement. Les conséquences sanitaires du changement global, avec une remontée vers le nord de pathogènes dans des populations n'ayant pas développé de résistances, sont encore imprévisibles. Le voyage du virus *West Nile*, le développement épidémique de la dengue hémorragique et de la leishmaniose montrent, plus sûrement que le SRAS ou même Ebola, que ces conséquences sanitaires sont certaines, même si leur ampleur n'est pas prévisible.

Quelle est la capacité des uns et des autres à modifier la structure de leur développement pour faire face aux conséquences attendues du changement global ?

En imitant le fonctionnement de la forêt naturelle, les agro-forêts indonésiennes (mais aussi africaines ou amazoniennes) limitent les dysfonctionnements écosystémiques. Avec une perte de biodiversité de l'ordre de 20-25 % par rapport à la forêt naturelle et conservation d'étages multiples dans l'écosystème, les agro-forêts conservent les fonctions écologiques de la forêt d'origine : conservation des sols et de l'eau, de la fertilité etc. Il existe bien des modalités de mise en valeur des milieux qui préservent mieux que d'autres la diversité biologique et la résilience des écosystèmes. Leur mise en œuvre suppose une stabilité politique minimale et une sécurité des droits d'usage, qui est loin d'être partout garantie. La capacité à modifier la structure du développement est certes un problème économique, mais aussi et avant tout un problème de gouvernance. On ne peut pas prôner les mêmes solutions techniques partout, indépendam-

ment des contextes économiques et sociaux. On ne peut prôner des innovations avec prise de risque dans des contextes sans assurances, comme on le ferait dans des pays où l'assurance est omniprésente aux côtés des subventions. Pour Perrings (sd.),

« However, the resources available for famine relief in low-income countries are often limited. Moreover, the risks to farm incomes from market and environmental shocks alike tend to be highly correlated. In small open economies a reduction in producer prices or a drought tend to affect all farmers at the same time. This both restricts the scope for commercial insurance solutions and reduces the effectiveness of government relief. What are the implications of all this ? (…) It is also an argument for the development of private or social insurance mechanisms that address the change in risks to farm incomes associated with intensification. Given the problems confronting individual governments that act as insurers of last resort, this suggests regional social insurance structures. »

Les organisations internationales, Banque Mondiale, Unep, Fao, Ocde, et les grandes Ong telles que l'Uicn, Wwf, Wri et Ci, envisagent le recours à des instruments économiques pour gérer la biodiversité et limiter les conséquences du changement global. Parmi ces instruments, les droits de propriété qui sont supposés soumettre la gestion de la biodiversité au marché et garantir la conservation ; les taxes et subventions ; les marchés de droits, le principe pollueur-payeur.

Ces solutions techniques, toutes également valables, ne trouvent leur efficacité que dans des contextes institutionnels adéquats. Que ces institutions soient étatiques, interétatiques ou non gouvernementales. Par institution, nous entendons *tout agrément entre au moins deux individus ou groupes qui s'impose à plus que ces deux individus ou groupes*. Le mariage est une institution, le Conseil de Sécurité également ; mais si le Parlement est une institution, l'Assemblée nationale n'est que l'organisation qui permet à l'institution parlementaire de vivre.

L'utilisation des techniques et instruments hors contexte institutionnel adéquat est à l'origine de nombreux paradoxes. Ainsi agriculture et agronomie nous promettent la solution des problèmes d'alimentation dans le monde et y font face en éliminant des paysans des pays pauvres devenus non compétitifs du fait des subventions dans le nord. Une agriculture qui stérilise les sols, appauvrit génétiquement les animaux qu'elle élève, les plantes qu'elle cultive, détruit les nappes d'eau et pollue sols, rivières et côtes ; alors même qu'on prétend lui confier le « jardinage de la nature ». Vache folle, grippe aviaire, tout cela avec encore et toujours près d'un milliard d'humains sous-alimentés. Ce ne sont pas ici les techniques qui sont en cause, ni les agriculteurs, mais l'absence de cap, de vision globale, de gouvernance. Et c'est le même sentiment qui prévaut devant l'indigence, puis l'absence de débat rigoureux sur les Organismes Génétiquement Modifiés, dont nul ne peut dire aujourd'hui quelles seront les conséquences écologiques à moyen et long terme.

Un exemple illustrera mieux ce paradoxe : à l'OCDE comme à la CBD, il semble aller de soi que les contrats de bioprospection puissent être la solution pour la gestion durable des ressources génétiques. Mais quel est le temps de retour sur investissement et bioprospection dans le cas des ressources génétiques ? Quel que soit le contrat de bioprospection retenu, la gestion durable de la biodiversité et des ressources génétiques n'est pas garantie et ce pour au moins trois raisons :

— il existe une incertitude sur les innovations qui vont être réalisées ;

— dans le cas où l'innovation est réalisée, il existe deux incertitudes : sur la périodicité et sur le bénéficiaire. D'où une incertitude sur les transferts financiers qui seront réalisés ;

— l'utilité de la préservation devient nulle, pour les ressources génétiques, lorsque toutes les ressources génétiques auront été prospectées et se trouveront dans les laboratoires.

L'allocation initiale de droits sur les ressources génétiques et sur les inventions biotechnologiques par les États ne sera pas neutre pour la réussite ou l'échec des marchés. Ainsi, l'État doit-il céder ses droits sur les ressources génétiques aux enchères ou doit-il les céder gracieusement aux populations locales ? Doit-il imposer des conditions de partage de l'argent et des contraintes sur la gestion des écosystèmes ? Doit-il créer un fonds de développement local associé à des opérations de protection (préservation de la biodiversité) ? Comment l'État peut-il s'assurer que le gestionnaire réalise bien son action ? Le gestionnaire est dans une situation d'asymétrie d'information de type « hasard moral » avec l'État et de type « sélection adverse » [8] avec les firmes privées. Dans ce cas, l'offreur de ressources devient un élément clé dans la gestion de la biodiversité et l'État dans son allocation initiale des droits d'accès et d'usages sur les ressources génétiques doit intégrer des clauses relatives à la responsabilité de l'allocataire des droits dans la gestion durable de la biodiversité et se donner les moyens de les faire respecter (« menace crédible »). Ainsi, *contrairement à l'effet de serre où l'on ne peut vendre des droits que si l'on a réduit ses émissions (de manière durable), dans le cas de la biodiversité, le fait de vendre des droits d'accès et d'usage sur les ressources n'implique pas, en soi, leur préservation à long terme.* Mais plus encore, on voit l'importance du cadre institutionnel dans lequel s'instaurent et fonctionnent les contrats ou les marchés. Pour reprendre l'expression de Galbraith (1993) : *« Un marché sans règles n'est pas régi par la loi du marché mais par la loi de la jungle. Le marché "libre" donne toute liberté au renard dans un poulailler libre. »*

Le changement de structure du développement s'avère très difficile à concevoir, tant l'ampleur des changements nécessaires est conséquente. À partir d'économies dans lesquelles les systèmes de comptabilité publique ne saisissent les dégradations de l'environnement par les ressources qu'elles procurent, et ne peuvent pas, technique-

ment, prendre en compte les pertes d'aménité associées, comment envisager de repenser des structures économiques et institutionnelles permettant d'intervenir un minimum sur les trajectoires de changement ?

Le recours à des instruments incitatifs, et la « mise en prix » de la nature ne sont pas en soi à la mesure de l'enjeu : c'est à des échelles locales, et dans des contextes institutionnels adéquats, qu'ils deviennent éventuellement utilisables, avec les difficultés évoquées par Godard.

C'est le principe de précaution qui, à l'échelle planétaire, doit, impérativement, et rapidement, très rapidement, être appliqué. Le risque est avéré, même si son ampleur n'est pas encore quantifiable. Ce n'est qu'à l'échelle planétaire que peut se concevoir une structure mondiale de gouvernance du système qui relie le monde vivant, le monde économique et le monde physico-chimique, dont l'atmosphère. Il n'est pas pensable que ces trois aspects du même enjeu continuent à se comporter en totale autonomie par rapport aux autres.

Les scientifiques, contre vents et marées, font leur part du travail. Physiciens de l'atmosphère, écologues biologistes et spécialistes de sciences sociales travaillent ensemble à l'échelle mondiale aussi bien dans des structures comme le Giec que dans des enceintes moins formelles comme le Millenium Assessment. La pluralité de points de vue y est considérée comme une richesse, non comme un obstacle, comme une chance, non comme un motif d'oppositions. Les politiques, pour l'instant et sauf exception, ne sont pas encore en état de percevoir l'ampleur des menaces et seraient parfois tentés de s'opposer au porteur de mauvaise nouvelle plutôt que d'affronter celle-ci.

Disparités de consommation par tête et par an (Wri, 2001)

Pays	Consommation totale (1 000 US$) 1997	Céréales Kg. 1998	Papier Kg. 1998	Combustibles fossiles 100 kg 1998	Automobiles Pour 1 000 pers. 1996
USA	216 880	975	293	6 902	489
Chine	1410	360	30	700	3,2
Inde	1166	234	3,7	268	4,4
Nigeria	692	228	19	186	6,7

La consommation ne pourra pas rester ce qu'elle est, ni en quantité, ni, encore moins, dans sa répartition planétaire. L'incantatoire question « faut-il retourner vivre dans les cavernes ? » laisserait penser que ceux qui la posent n'auraient jamais dû les quitter, si ce n'était péjoratif pour les humains de la préhistoire… Lomborg (2001) lui-même ne conteste pas l'ampleur des transformations en cours : il conteste les politiques usuellement avancées, et, à juste titre, place la résorption de la pauvreté au premier plan des mesures propres à aller dans le sens de la conservation de l'environnement et des ressources.

Parce qu'on ne peut y échapper, cette transformation aura lieu. Ou bien elle est acceptée et pilotée par les institutions internationales et nationales, ou bien elle risque de se produire avec un renforcement du contrôle de la planète par des intérêts particuliers s'exprimant à travers les firmes les plus puissantes.

Les villes devront également évoluer. Leur histoire est celle de la création de systèmes autonomes par rapport à la nature, dont l'évolution future est souvent évoquée par la science-fiction sous une cloche de protection contre un environnement vicié… Leur avenir reste celui du reste de la planète : continuant à croître, au rythme de la croissance démographique, il faudra en repenser l'urbanisme pour les reconnecter au réseau du monde vivant. Certaines villes comme Lyon en France, Chicago aux USA ou São Paolo au Brésil ont déjà engagé cette réflexion, dans laquelle Curitiba (Brésil) les avait de longue date précédées : Paris aurait également bien des atouts pour s'engager dans cette réflexion. L'Unesco coordonne un groupe de réflexion de grandes mégapoles sur ce sujet[9]

L'ampleur même des transformations à engager pour affronter le changement global et ses impacts laisse prévoir que tous les pays ne réussiront pas de la même manière à s'adapter, ce qui renforce la nécessité d'une institution internationale régulatrice. Les jeux de concurrence et de préséance ne seront pas très longtemps sérieux au regard d'enjeux planétaires, et non inter-nationaux[10]. Il reviendrait à cette institution de coordonner la conception et la mise en œuvre d'une régulation planétaire indicative, permettant de définir les priorités (les urgences), et construisant des agréments planétaires à propos des enjeux qui se situent à cette échelle : changement climatique, océans, commerce mondial des espèces et des ressources, pollutions transfrontières, physiques, chimiques ou organiques, vivantes (espèces invasives).

Puis, à chaque niveau de décision pertinent, régional, national, local, une attention particulière et un effort important peuvent être consacrés à la conception de cadres institutionnels permettant la coordination des actions en matière d'adaptation des structures économiques, industrielles, agricoles, et de leurs impacts environnementaux, avec utilisation, au cas par cas, de tels ou tels instruments économiques ou juridiques.

À Madagascar, la loi de novembre 1996, dite « Gestion locale sécurisée » ou « Gelose », a construit un tel cadre, en donnant une reconnaissance juridique aux communautés locales, en leur déléguant la gestion de l'accès et de l'usage des ressources du domaine privé de l'État, dans le cadre de contrats entre l'État et elles ; en assortissant cette délégation d'une reconnaissance des droits d'accès et d'usage existants et de la possibilité de recours à des instruments économiques de gestion (Antona *et al.* 2002). Le dépôt du projet de loi avait été précédé d'un examen de l'ensemble des encadrements institutionnels et d'une réforme de ceux qui auraient pu entrer en contradiction avec l'esprit de cette loi. À l'inverse, le projet Campfire, au Zimbabwe, remarquablement conçu au niveau local, s'est trouvé en danger du fait du blocage au niveau des comtés des fonds tirés de la vente de droits de chasse et censés être redistribués aux paysans : l'action locale n'est possible que si elle se trouve en conformité avec les encadrements institutionnelles de l'échelle supérieure et ne peut être conçue de façon autonome.

3. Conclusions. L'accélération des rythmes du changement global et de l'érosion de la biodiversité accroissent à la fois les incertitudes et les irréversibilités. Que faire est aujourd'hui moins important que : « De combien de temps disposons-nous encore pour décider ? »

Les faits sont connus : même en information imparfaite, ne pas agir constitue désormais une faute grave. Le principe de précaution, dans son sens exact, impose de prendre des décisions dont la rapidité serait la qualité première.

Ces décisions seront de grande ampleur, tant l'ensemble des structures du développement et les comportements des acteurs publics et privés devront profondément évoluer. L'échec de la modeste taxe sur les émissions de CO_2 et le contenu du débat sur le principe de précaution et la charte environnementale donnent une idée de l'ampleur du chemin à parcourir dans le cas de la France. Le succès de l'ouvrage de Lomborg dans les journaux financiers, et surtout la façon dont il en est rendu compte, faisant de lui le tueur des porteurs de mauvaise nouvelle, illustre la profondeur du refus de voir et de prendre conscience : le monde tel que nous le connaissons n'a d'avenir que par des bouleversements de nos modes de vie.

Pouvons-nous échapper à un changement de civilisation ? Les auteurs de ces pages ne le pensent pas. Ils considèrent toutefois que ce peut être une chance, si les décisions sont prises à temps, de reconsidérer les déséquilibres mondiaux, bien connus, et d'accompagner le développement des pays en développement et émergents en leur épargnant les errements d'un sentier de croissance dont nous avons atteint les limites.

Ce changement de civilisation pourrait être grandement facilité par une prise de conscience rapide des acteurs de la décision, politiques et grand public. Dans une

société ayant pris conscience, la conception d'institutions capables de coordonner et d'accompagner les indispensables changements devient possible à un coût social et politique admissible. À des processus de décision conçus pour décider lentement et à court terme, le défi est aujourd'hui posé de décider vite et pour le long terme. Tel est le défi que nous pose à tous le changement global. Tel est le défi qu'il pose à tout habitant de la Terre qui souhaite avoir des descendants sur cette planète… la seule.

[1] Voir les déclarations du professeur Maurice Tubiana, entre autres lors du Colloque sur la Charte de l'Environnement, en 2003. Voir également les déclarations des professeurs Etienne Beaulieu et Yves Coppens sur le même sujet.

[2] Cette démarche guide la réflexion européenne sur la croissance. Voir www.europa.eu.int/comm/research/growth/

[3] Ces relations sont pourtant établies depuis au moins 1974 : (Anon.) *Qui se nourrit de la famine au Sahel*, Paris, Maspéro.

[4] Appellation d'Origine contrôlée

[5] Train à Grande Vitesse

[6] voir Barbault *et al.* 2002 ; p. 27, « *principales mesures de gestion des ressources renouvelables* ».

[7] Ainsi, le « principe pollueur-payeur » est-il bien mal nommé, le pollueur ne payant pas vraiment. Il s'agit d'un mécanisme *incitatif* permettant « d'internaliser » le coût de réduction des nuisances. Par exemple, en taxant les émissions de polluant, le produit de la taxe permettant de subventionner ceux des acteurs consentant des investissements de dépollution.
Voir http://www.charte.environnement.gouv.fr/fiches_travail/Fiches_PDF/

[8] Ces expressions du jargon de la théorie des jeux expriment l'incertitude qu'a un « principal » quant au fait que celui avec qui il passe contrat agira bien dans le sens de ses intérêts (« aléa moral »), et le risque que le contrat serve des intérêts opposés (« sélection adverse »)

[9] Voir le site Internet du Programme Mab : www.unesco.org/mab/

[10] L'évidence du besoin d'une gouvernance mondiale ne signifie pas nécessairement qu'il faille une nouvelle organisation. Le Pnue, Programme des Nations Unies pour l'Environnement, complètement réformé et doté d'une autre forme de légitimité que celle qu'on lui accorde actuellement, a vocation à devenir une telle structure, au sein de l'Onu. Il ne s'agirait plus d'une organisation technique, qu'il s'agisse ou non du Pnue, mais bien d'une nouvelle institution pour la gouvernance mondiale face au changement global.

Ressources génétiques et agriculture durable

Michel Trommetter
UMR GAEL INRA UPMF Grenoble

{13} La perte de la diversité biologique dans les systèmes agricoles est perçue comme un coût d'opportunité pour l'économie mondiale. Ce coût d'opportunité potentiel a conduit les acteurs publics mais également privés à mettre en œuvre des programmes de conservation – principalement *ex-situ* mais également *in situ* – des ressources génétiques. La généralisation de la conservation des ressources génétiques végétales date des années 1960, avec le lancement de programmes de prospections et la création de grands centres de conservations de cultivars locaux et d'espèces sauvages apparentées aux espèces cultivées dans les Centres Internationaux de Recherche Agricole du CGIAR.

La conservation des ressources génétiques. L'utilisation du principe de précaution pour favoriser la conservation des ressources génétiques revient à conserver les ressources génétiques (un maximum de diversité biologique) pour préserver un potentiel évolutif. Cette approche part du principe que l'érosion de la diversité biologique disponible et le rétrécissement de la base génétique des variétés commerciales aggravent nettement les conséquences de l'apparition d'un pathogène (par exemple : l'Helminthosporiose sur cytoplasme Texas de Maïs aux USA dans les années 1970). Or, ces phénomènes risquent de s'accélérer avec la mondialisation des échanges (migrations d'espèces et de semences à hauts rendements adaptés ou non aux conditions pédoclimatiques des PVD), les changements globaux particulièrement climatiques, et les questions de substitution intra et interspécifiques. Cela sera d'autant plus vrai que comme le notent Weber et Trommetter (2004) : « *Plus un écosystème est pauvre en diversité, moins il offre de résistance à l'adaptation d'envahisseurs.* » L'objectif de la conservation s'inscrit dans le maintien d'un potentiel évolutif à long terme pour limiter les irréversibilités, donc dans une vision économique du principe de précaution.

La conservation des connaissances, tant sur les ressources que sur les pratiques. La conservation de la variabilité génétique (donc d'un maximum de variétés) est nécessaire mais n'est pas, en soi, suffisante pour assurer une agriculture durable, si l'on oublie que les populations locales ont accumulé des connaissances, tant sur ces variétés locales et sur les races animales domestiquées que sur leurs pratiques agricoles. Certaines de ces variétés et pratiques possèdent des caractéristiques (rendement, adaptabilité et résistance) dont il ne faudrait pas perdre la trace. Pour ce faire, l'OCDE a créé des bases de données sur les connaissances et les pratiques des populations autochtones en voie de disparition (GBIF de l'OCDE).

Dans ce contexte de conservation, la révolution doublement verte (Griffon et Weber, 1996) a pour ambition de limiter l'érosion de la biodiversité

tout en assurant un développement durable en associant production et protection de l'environnement. Pour ce faire, elle propose différentes options non nécessairement exclusives :

- Les agriculture doivent apprendre ou ré-apprendre à se servir de la variabilité du climat : avec, par exemple des variétés à cycle adaptatif.
- Il faut développer des modèles de production adaptés, spécifiques aux milieux considérés.
- Au lieu de lutter contre la diversité, dans une logique de « pureté », on peut s'en servir comme moyen d'améliorer la productivité et de lutter contre les ravageurs. On parle ici autant de la diversité biologique que le fait d'utiliser des variétés diverses sur une même exploitation.

L'enjeu de la révolution doublement verte, comme le notent Weber et Trommetter (2004) est d'accroître la production tout en améliorant la santé des écosystèmes cultivés. Une telle évolution est en cohérence avec la préservation de la biodiversité mondiale, puisqu'elle devrait conduire à l'accroissement des productions avec minimisation des coûts environnementaux, en limitant la défriche, le surpâturage et la déforestation.

Que signifie le maintien d'un potentiel évolutif ? La question n'est pas uniquement liée aux enjeux de la disparition de telle ou telle espèce. Pour les biologistes de la conservation, le problème crucial est celui du maintien d'un potentiel évolutif et ce critère d'évaluation d'impact est fondamental, même s'il n'est pas facilement quantifiable en effet, comme le notent Trommetter et Weber (2004) : « *Telle action réduit-elle notre potentiel évolutif ?, est, en écologie, le pendant de ma décision présente réduit-elle mes possibilités de choix futurs ? en économie. Dans les deux cas, il s'agit de minimiser les irréversibilités et tel est l'objet du principe de précaution.* »

Modification de la propriété et organisation de la recherche. Dans ce contexte de conservation les notions de propriété et d'accès seront primordiales. Cela pose plusieurs questions :

- La question classique de l'accès aux variétés les plus efficaces par et pour les pays du Sud. Plus efficaces par rapport à leurs contraintes culturales tant au niveau de leurs pratiques que de leurs conditions pédoclimatiques.
- L'accès au foncier pour les agriculteurs tant du Nord que du Sud qui peuvent se retrouver confrontés à des politiques d'aménagement du territoire ou à des pressions foncières contraires à leurs intérêts, alors que la situation initiale est économiquement viable et durable.
- La question de l'accès à la diversité génétiques et aux procédés de recherche les plus fondamentaux pour les entreprises semencières.

Dans cet encart, nous focaliserons notre présentation sur le troisième type de questionnement, les deux premiers étant présentés dans le chapitre VI de cet ouvrage rédigé par Michel Trommetter et Jacques Weber.

Un peu d'histoire. Dans les années 1960, en Europe, des droits de propriété ont été créés sur les innovations agricoles pour assurer la préservation de l'innovation tout en assurant un libre accès aux ressources génétiques, donc incitant à la R & D pour réaliser des innovations dépendantes. Ce droit repose sur le Certificat d'Obtention Végétal (Cov) qui est aujourd'hui mis en œuvre dans 55 pays dont les États-Unis qui ont une double protection par Cov mais également par brevet. Le Cov tient compte du fait que l'amélioration végétale repose sur l'utilisation de procédés connus et utilisés par l'ensemble de la profession, donc, a priori non brevetables. Parallèlement, il doit permettre la recombinaison de caractères favorables qui est à la base de la sélection végétale depuis l'origine de la domestication. D'où cette protection à différents niveaux :

- une protection de la variété en tant que telle (appropriation privative pour la durée du certificat pour la variété),
- un libre accès pour les ressources génétiques qui la composent (les ressources génétiques restant bien public).

Il s'agit dans ce cas d'un libre accès gratuit aux ressources génétiques. Cela n'est pas le cas aux Usa, où le système de brevet a pu conduire à des appropriations privatives de ressources génétiques et à une érosion de la diversité génétique utilisée en R & D. Pour s'en convaincre étudions rapidement le projet *Latin American Maize Project* (Lamp) (voir Trommetter 2000 pour plus de précisions). Ce projet, lancé en 1983, vise à régénérer et à évaluer génétiquement 15 000 échantillons de maïs maintenus en Amérique latine (13 pays). Ce projet de régénération a été réalisé grâce à une coopération entre le Cimmyt, le semencier Pioneer Hi-Bred et l'US Department of Agriculture- Agicultural Research Service (Usda-Ars). Parallèlement à cette régénération, 50 accessions, choisies sur leurs caractères agronomiques et en recombinaison, ont servi dans un programme de recherche pour augmenter la diversité dans les variétés de maïs commercialisées aux Usa qui s'était fortement réduite depuis les années 1970. Ce programme de coopération entre la recherche publique et privée a réuni 19 institutions privées et 21 firmes semencières au sein du *US Germplasm Enhancement Maize Project*. Que serait-il advenu des recherches sur le maïs aux Usa sans cette possibilité d'accéder à de la diversité génétique des pays d'Amérique Latine ?

Où va-t-on ? Dans le secteur des semences depuis les années 1990, l'organisation de la recherche a été modifiée, le rôle de l'information génétique et sa diffusion devenant primordiaux. La recherche de cette information génétique a généré des surcoûts liés à l'utilisation des nouvelles technologies du génie-génétique. Dans ce contexte nouveau, les industriels ont revendiqué des droits nouveaux : en particulier le brevet sur le vivant. Dans ce contexte de brevetabilité du vivant, les enjeux selon les pays sont divers :

- Les États-Unis ont favorisé une politique de protection par brevet, fort, des innovations liées aux ressources génétiques et développées par des

entreprises issues du secteur de la chimie ou de la pharmacie. Le brevet sur un OGM recouvre à la fois le gène breveté et la plante dans laquelle il s'exprime. L'État ne préconise ni transfert de technologies, ni licences de dépendances obligatoires. Les conditions sont donc réunies pour qu'il y ait un risque d'appropriation et de limitation des recherches futures.

- L'Europe a favorisé une politique un peu plus restrictive sur les conditions de brevetabilité, mais surtout sur son domaine de validité. Ainsi, même si la décision finale n'a pas encore été prise, il semble que l'Europe mette en œuvre un brevet sur les OGM qui couvre le gène breveté, mais pas la plante dans laquelle il s'exprime, par ailleurs l'Europe, dans sa directive 98/44 sur les innovations biotechnologiques, a instauré des licences de dépendances obligatoires entre brevets et COV.

Le fait que les deux modes de sélections, classique et basé sur le génie génétique (OGM), coexistent, pousse à un renforcement de la protection COV en 1991. Les sélectionneurs classiques craignaient, en effet, une appropriation de leurs variétés commerciales par un brevet d'un concurrent (voir l'approche aux USA ci-dessus). La renégociation du COV a donc conduit au COV 91 qui diffère des précédentes versions sur le principe du libre accès à la variabilité pour la création de nouvelles variétés qui se trouve diminué par une dépendance pour les variétés « essentiellement dérivées ». Donc même si l'Europe semble plus flexible que les USA en matière de protection des innovations dans le secteur agricole, les risques d'appropriations sont aujourd'hui plus forts qu'hier.

Qu'en conclure sur le lien ressources génétiques et agriculture durable ? Sommes nous en train de limiter notre capacité évolutive par la recherche et par la propriété intellectuelle et donc de mettre en danger l'agriculture durable ? Au vu de cet encart, on peut dire que oui et ce pour au moins trois raisons : L'amélioration de la productivité par plus de pureté génétique et variétale au détriment de la diversité ; l'appropriation privative de la diversité génétiques par les brevets même si ce phénomène est moins flagrant en Europe qu'aux USA ; l'appropriation des techniques pour favoriser la recherche, même si ce dernier point est nécessaire pour favoriser l'innovation de base.

Existe t'il des solutions ? Ces solutions sont :

- D'une part de faciliter et d'améliorer les conditions de conservation des ressources génétiques. Cela passe par une meilleure prise en compte des informations détenues sur les ressources génétiques et sur les pratiques agricoles des Pays du sud et par une meilleure coordination des actions de conservation au niveau mondial (réseaux organisés) pour éviter les redondances trop importantes et assurer un financement pérenne de cette conservation.
- D'autre part d'améliorer la capacité des instituts publics de recherche à remplir leurs missions de services publics par rapport aux espèces orphelines et par rapport aux pays du Sud. Cela passe par la création de « structu-

res » de gestion collective de la propriété intellectuelle (Weil et al. 2004). Cette structure est intéressante pour contre balancer le pouvoir de négociation que peuvent avoir les grands groupes industriels impliqués dans les biotechnologies agricoles tant que cette gestion collective n'enfreint pas les règles du droit de la concurrence.

Cette seconde solution n'est qu'une solution de « second rang » du point de vue de la théorie économique. Cela signifie qu'il faudrait donc revoir les règles de mise en œuvre de la propriété intellectuelle au niveau international ou au moins européen (comme la licence de dépendance obligatoire dans la directive 98/44 sur les inventions biotechnologiques de l'Union Européenne), seuls niveaux crédibles pour avoir une véritable réflexion sur les enjeux de la propriété intellectuelle dans un contexte d'agriculture durable.

Renforcer les capacités scientifiques des pays tropicaux : un enjeu pour la biodiversité

Alain Leplaideur
CIRAD, Montpellier

{14} Au Sommet de Rio de 1992, les experts reconnaissaient que les ressources biologiques de la Terre sont primordiales pour le développement économique et social de l'humanité tout entière. Ils indiquaient que les menaces sur les espèces et les écosystèmes n'avaient jamais été aussi graves, du fait du rythme des activités humaines qui ne géraient pas cette ressource. Le PNUE chargea un groupe d'experts juridiques et techniques de préparer un instrument juridique international sur la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique. La Convention sur la diversité biologique (CDB) entra en vigueur en décembre 1993 avec 168 signatures. Cinq de ses articles insistent particulièrement sur la nécessité de renforcer les expertises scientifiques dans les zones tropicales, où la biodiversité est la plus riche.

Le constat est aujourd'hui le suivant : dans les réunions internationales de la CDB, les négociateurs mandatés par les pays du Sud sous-estiment le nécessaire recours à leurs experts scientifiques et juridiques. Des espèces de leur patrimoine sont identifiées et valorisées par d'autres pays sans qu'ils puissent en tirer un bénéfice ni réguler la surexploitation des espèces de leur territoire qui résulte d'un commerce mondial qui s'instaure alors.

Les scientifiques de régions comme l'Afrique de l'Ouest, l'Afrique centrale, l'océan Indien et l'Asie du Sud-Est souhaitent changer cette situation. Aspirant à être reconnus comme des acteurs à part entière dans les grandes initiatives internationales, ils souhaitent disposer des moyens et des procédures nécessaires d'une part pour renforcer leurs capacités d'expertise scientifique en biologie végétale, d'autre part pour mieux les impliquer dans la

préparation et le suivi de leurs politiques nationales et régionales de gestion de leur richesse végétale, en concertation avec leurs usagers locaux, leurs services de l'État et leurs représentants aux réunions de la CDB. En concertation avec les organismes français de recherche dont le MNHN, le CNRS, l'IRD, le CIRAD, dialoguant au sein de l'Institut français de la biodiversité (IFB), ils ont rédigé un mémorandum proposant de s'organiser en réseau autour de plates-formes à vocation régionale, telles celles du Sénégal, du Cameroun, de Madagascar…

C'est pourquoi il est nécessaire de favoriser la structuration en biodiversité végétale dans les pays du Sud autour de cinq activités réclamées : de suivi de la biodiversité végétale et de ses usages, d'inventaire, de collection ; de formation ; de programmes d'échanges d'information sur les espèces et les taxons via des systèmes informatisés ; de recherches liées aux programmes nationaux et régionaux de conservation et de valorisation ; de mise en place de procédures de dialogues entre scientifiques, juristes, usagers et décideurs.

Une telle initiative doit viser à renforcer les échanges scientifiques internationaux. Elle restitue notamment aux pays du Sud l'accès aux données sur leur biodiversité qui sont actuellement conservées dans les instituts du Nord. Elle favorise également les synergies Sud-Sud. Enfin elle s'intègre dans l'effort international en contribuant à l'insertion des pays du Sud, quasi absents pour les francophones, dans les grandes initiatives mondiales en cours, notamment celle du GBIF (Système mondial d'information sur la biodiversité ou Global Biodiversity Information Facility), et au GTI (Initiative taxonomique mondiale ou Global Taxonomy Initiative) qui favorise la standardisation de l'information, son accès par l'informatisation, et la mise en place de « nœuds nationaux GBIF-GTI ».

Amigues J.-P., Desaigues B., Vuong Q. H., 1996,
« L'évaluation contingente : controverse et perspectives », *Cahiers d'économie et de sociologie rurale*, n° 39-40, p. 123-150.

Antona M., Motte E., Salles J.-M., Aubert S. & Ratsimbarison R., 2002,
« Property rights transfer in Madagascar biodiversity policies », *BioEcon Rome meeting*, May 30-31, 25 p.

Barbault R., Cornet A., Jouzel J., Mégie G., Sachs I. & Weber J., 2002,
Johannesburg, sommet du développement durable 2002 :quels enjeux ? quelles contributions des scientifiques ?, ministère des Affaires étrangères – ADPF, Paris, 198p. (www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/johannesburg/pdf/joburg-intro-1.pdf).

Boissau S., Locatelli B. & Weber J., 1999,
Population and Environment Relationship. A UShapedCurve Hypothesis, colloque Jardin Planétaire Chambéry, 6 p.

Boyer R., Chavance B., Godard O., (eds), 1991,
Les Figures de l'irréversibilité en économie, éditions de l'Ehess, Paris.

Burgenmeier B., 2004,
Économie du développement durable, De Boeck, Bruxelles, 267 p.

Chichilnisky G., 1996,
Towards an International Bank for Ecologial Settlements, Unesco/Pnud/Banque mondiale, Washington, D.C./Paris,

Cifor, 2003,
Fast-Wood Forestry : Myths and Realities, Center for International Forestry, Djakarta

Cleaver K. M. & Schreiber G. A., 1994,
Reversing the Spiral : The Population, Agriculture, and Environment Nexus in Sub-Saharan Africa, The World Bank, Washington DC.

Cmed, 1988,
Notre avenir à tous. Rapport de la Commission mondiale sur l'environnement et le développement (« Rapport Bruntland »), Éditions du Fleuve, Montréal, 434 p.

Costanza R., D'arge R., De Groot, R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naaem S., O'neil R. V., Paruelo J., Raskin, R. G., Sutton P., Van Den Belt M., 1997,
« The value of the world's ecosystem services and natural capital », *Nature*, n° 387, p. 253-260.

Dietz T., Ostrom E., Stern P. C., 2003,
« The struggle to govern the commons », in « The drama of the commons », *Science,* n° 302, p. 1907-1912.

Galbraith J. K., 1993,
La République des satisfaits. La culture du contentement aux États-Unis, Seuil, Paris, 188 p.

Godard O. (dir.), 1997,
Le principe de précaution dans la conduite des affaires humaines, Mh et Inra, Paris, 351 p.

Godard O., 2003,
« Y a-t-il des limites à l'utilisation de la nature ? », in **Lévêque C.** et **Van der Leeuw S.** (dir.), *Quelles natures voulons-nous ? Pour une approche socioécologique du champ de l'environnement,* Elsevier, coll. « Environnement », Paris, p. 197-207.

Godard O., 2004,
« Gérer la biodiversité ? Un parallèle avec le changement climatique. Deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité », *Biodiversité et changement global : dynamique des interactions,* Marseille, 25-28 mai 2004, Ifb.

Griffon M., 2003,
Développement durable, ensemble ?, Platypus Press, coll. « Les enquêtes de Marie-Odile Monchicourt », Paris, 129 p.

Griffon M. & Weber J., 1996,
« La révolution doublement verte : économie et institutions ». *Séminaire International « Vers une révolution doublement verte »*, Poitiers, Futuroscope, 8-9 novembre 1995, Paris, (Cirad), 6 p.

Guesdon G. 2003,
L'empreinte écologique au service de réserves de Biosphère Urbaines. Étude qualitative de l'indicateur de Milliam Rees et Mathis Wackernagel, Unesco-Mab, multigr., Paris.

Gunderson L. H. & Holling C. S. (dir.), 2001,
Panarchy. Understanding Transformations in Human and Natural Systems, Island Press, Washington.

Hardin G., 1968,
« The tragedy of the Commons », *Science*, n° 162, p. 1243-1248.

Henry Claude & Marc Henry. 2003,
« État de la connaissance scientifique et mobilisation du principe de précaution », *Revue Économique*, n° 54, p. 1277-1289.

Kourilsky P. & Viney G., 2000,
Le Principe de précaution. Rapport au Premier ministre, Documentation française et Odile Jacob, Paris, 405 p.

Le Prestre P., 1997,
Écopolitique internationale, Gauthier Universitaire, Montréal.

Lomborg B., 2001,
Skeptical Environmentalist, University Press, Cambridge, 540 p.

Martinez-Alier J., 2002,
The Environmentalism of the Poor. A Study of Ecological Conflicts and Valuation, Edgar Elgar, 312 p.

Ocde, 2002, *Handbook of Biodiversity Valuation. A guide for Policy Maker,* Ocde, Paris, 156 p.

O'connor M. & Splash C. (eds) 1999. *Valuation and the Environment. Theory, Methods, and Practice.* Edgar Elgar.

Perrings C., 1995,
« The economic value of biodiversity », in **Heywood, V.H.** et **Watson, R.T.** (eds), *Global Diversity Assessment,* Unep, Cambridge University Press, p. 825-907.

Perrings C., Folke C., Holling C., Janssen B., Mäler K.-C., 1995,
Biological Diversity : Economics and Ecological Issues, Cambridge University Press, Cambridge.

Perrrings C.,
The Economics of Biodiveristy Loss and Agricultural Development in Low Income Countries, The World Bank.

Programme des Nations Unies pour le Développement (Pnud)
Rapport sur le développement humain (Human development Report), Parution annuelle, http://undp.org

Sala O. E., 2000,
« Global biodiversity scenarios for the year 2100 », *Nature*, n° 287, p. 1770-1774.

Trommetter M. & Weber J., 2004,
« Diversité Biologique et mondialisation », in **Montbrial (de) T.** et **Moreaux Defarges P.** (ed.), *Rapport Ramsès 2005*, Ifri, Paris.

Trommetter M. & Weber J., 2003
« Biodiversité et mondialisation : un défi global, des réponses locales », *Revue Politique Étrangère*, n° 2, p. 381-93.

Trommetter M., 2000
« Valeur et valorisation des ressources génétiques », Cahiers Agriculture, p.381-389.

Weber J. & Bailly D., 1993,
« Prévoir c'est gouverner ». *Nature, Sciences, Sociétés*, n° 1.

Weber J., 2003,
Évaluations contingentes : les valeurs n'ont pas de prix, Comm. Acad. Agric., Paris, 14 p.

Weil A. (coordonnateur) et al., 2004
Proposition d'un centre public d'échange et de ressources en biotechnologie, Rapport du groupe de travail aux ministres de l'Agriculture et de la Recherche, Paris, Juin, 70 p.

Zaccaï E., 2002,
Le Développement durable : Dynamique et constitution d'un projet, Peter Lang/Presse universitaire européenne, Bruxelles, Pie.

Quelle politique de conservation ?

Jean-Claude Génot & Robert Barbault

VII

1. Un peu d'histoire. Rappelons brièvement les grandes étapes de l'histoire de la protection de la nature, pour mieux comprendre l'évolution des idées qui se dessine et la nécessité de réorientations.

Par rapport à l'émergence de l'agriculture il y a quelque dix mille ans, la volonté de protection de la nature est relativement récente. Si l'on adopte comme critère la mise en place d'aires protégées, réserves ou parcs naturels, on en relève les premiers signes à la fin du XIXe siècle avec la création, aux États-Unis, en 1872, du premier parc national du monde, celui de Yellowstone (On peut cependant faire remonter plus loin les origines des pratiques conservationnistes en évoquant les croyances philosophiques et religieuses qui reconnaissent une valeur sacrée à des paysages exceptionnels ou aux animaux et à la vie). Il faut cependant attendre la première moitié du XXe siècle pour voir ce mouvement s'affirmer : les premiers parcs naturels en Europe sont créés par la Suède en 1909 ; suivent la Suisse (1915) et la Grande-Bretagne (1949).

En France, la réaction est plus tardive, si l'on excepte l'initiative de la Société nationale d'acclimatation et de protection de la nature, association privée à but scientifique et philanthropique, qui crée en 1928 la réserve zoologique et botanique de Camargue. Il fallut cependant attendre 1960 pour que soit votée la loi sur les parcs nationaux, et 1963 pour la création du premier d'entre eux, celui de la Vanoise.

L'Union internationale pour la protection de la nature est créée en 1948. Sa transformation, huit ans plus tard, en *International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (UICN)* entérine l'idée que la préservation de la nature doit s'inscrire dans une perspective plus large d'utilisation sage de celle-ci et de ses fruits pour le bénéfice des hommes.

Mais un véritable saut est franchi avec la publication de la Stratégie Mondiale de la Conservation, qui souligne le besoin de sauvegarder le fonctionnement des processus écologiques tout en prêtant attention aux exigences de développement. La *Global Biodiversity Strategy*, guide pour l'étude, la préservation et l'utilisation à la fois durable et équitable des ressources et richesses biologiques de la planète, est publiée en 1992 sous l'égide du *World Resources Institute*, de la *World Conservation Union* et de l'*UNEP*, Programme des Nations Unies pour l'Environnement.

Dans la préface, signée des directeurs de ces trois organisations, il est souligné que « *le développement doit être centré à la fois sur les populations humaines et sur la conservation* » :

« *Si on ne protège pas les structures, le fonctionnement et la diversité des systèmes naturels du monde – dont notre espèce et toutes les autres dépendent –, alors le développement se minera de lui-même et échouera. Si on n'utilise pas les ressources de la Terre de façon prudente et durable, alors on privera les peuples de leur futur. Le développement ne doit pas se produire aux dépens d'autres groupes humains ou des générations à venir ni menacer la survie d'autres espèces.* »

Le saut majeur imposé par ce texte, relativement à la philosophie longtemps dominante dans les milieux dédiés à la protection de la nature, est l'insistance sur le fait que la conservation de la biodiversité ne se réduit pas à la protection des espèces sauvages dans des réserves naturelles mais consiste aussi et principalement à sauvegarder les grands écosystèmes de la planète appréhendés comme la base même et le support de notre développement. « *Il ne s'agit donc plus de geler une nature* sauvage, *maintenue dans son état primitif, à l'abri des interventions humaines. Au contraire, il faut préserver la* capacité évolutive *des processus écologiques. Cela implique d'harmoniser la préservation des réserves naturelles avec les zones mises en valeur, dans une gestion variée du territoire. Cela suppose une gestion complexe d'espaces diversifiés. Dans une telle conception, l'homme n'est pas extérieur à la nature, il en fait partie, il est membre actif d'une nature, à laquelle il peut faire du bien, s'il se conduit de manière avisée, s'il en fait bon usage. C'est l'idée même du* développement durable *: il ne s'agit pas d'étendre la logique de la production à l'environnement, mais au contraire de comprendre que nos activités économiques sont incluses, sont insérées* (embedded) *dans notre environnement naturel* » (Larrère et Larrère, 1997).

Cette évolution des idées traduit une mobilisation planétaire des acteurs de la conservation et de la gestion de la nature et de ses ressources, des ONG qui ont su s'imposer avec un éclat particulier au cours de ces dernières décennies, jusqu'à la communauté scientifique concernée.

Il faut bien dire que les connotations philosophiques et idéologiques qui marquèrent la naissance de la protection de la nature, aux États-Unis et dans l'Europe coloniale, laissèrent quelques traces honteuses :

« *Les politiques de conservation de la nature, la création de parcs naturels et de réserves, illustrent de façon caricaturale notre manière d'imposer une certaine conception de la protection de l'environnement. Certes, depuis la création du parc de Yellowstone et la véritable guerre qu'il entraîna en 1877 entre les shoshones et l'armée (au moins trois cents morts), le conservationnisme a, en Occident, quelque peu évolué. Mais qu'en est-il dans le tiers-monde ? L'idéologie qui présida à la création des premiers parcs à l'époque coloniale est parfaitement claire : préserver la nature des indigènes. C'est dans cet esprit que furent créés les parcs nationaux d'Afrique de l'Est d'où les Massaï et leurs troupeaux furent impitoyablement chassés. La contradiction entre le caractère supposé sauvage de la nature et le fait qu'elle soit habitée était résolue par l'assertion suivant laquelle ses habitants étaient eux aussi sauvages* » (Rossi, 2000).

Si l'évolution dans les idées et les pratiques résumée plus haut nous a définitivement éloignés de l'intégrisme borné évoqué par Georges Rossi il n'en subsiste pas moins nombre de problèmes, interrogations et zones d'ombre que le « prêt-à-penser dominant » n'aborde pas comme il conviendrait.

De fait, une révolution épistémologique est en train de s'accomplir en matière de conservation de la nature. L'inscription d'un tel objectif dans le cadre de démarches locales, régionales, nationales et internationales pour tendre vers un développement durable en est la traduction évidente et le moteur.

Un concept original : les parcs naturels régionaux. Indépendamment de l'initiative internationale qui conduisit à la création des réserves de biosphère Encart (15), et quelques années auparavant, la France expérimentait un nouveau type d'espace protégé, tout à fait original : les parcs naturels régionaux (PNR). Le décret de 1967 créant le concept stipule l'obligation de sauvegarder une part du « patrimoine naturel ». C'est la première fois que, dans un texte juridique français, la notion de patrimoine est appliquée à un objet naturel (Chauvin *et al.*, 2004) Selon la définition que retiennent Chauvin et collaborateurs – « Un bien patrimonial est celui dans lequel les hommes se reconnaissent à titre individuel et collectif : ils le considèrent à la fois significatif de leur passé et précieux pour leur avenir » – la patrimonialisation ne permet pas de tout conserver : un choix social et culturel est clairement effectué. La patrimonialisation d'un élément de la biodiversité peut donc se faire au détriment de la sauvegarde d'autres éléments, voire d'engendrer des déséquilibres écologiques (Cormier-Salem et Roussel, 2000).

On ne se trouve donc pas, au départ, dans une stratégie de conservation de la biodiversité – à la différence de ce qui prévaut pour les réserves de biosphère. L'accent n'est pas non plus placé sur la recherche – l'initiative venant des pouvoirs publics, et non de la communauté scientifique comme dans le cas précédent, ceci expliquant cela. Mais, comme dans ces dernières, les collectivités locales s'engagent aux côtés de l'État dans une politique contractuelle associant protection du patrimoine et développement local. En fait, les parcs naturels régionaux sont d'abord des territoires ruraux qui présentent une identité forte, un patrimoine naturel et culturel riche et dont l'équilibre est fragile ou menacé. Ils s'inscrivent ainsi dans la démarche de patrimonialisation adoptée par les pouvoirs publics pour promouvoir des politiques efficaces de protection de l'environnement, impliquant tous les acteurs vivant ou œuvrant sur les territoires en question. Comme outils de gestion patrimoniale, ils développent des programmes de conservation de la diversité biologique et culturelle tout en promouvant des produits du terroir, des techniques traditionnelles. Ils expérimentent des écomusées, des centres permanents d'éducation à l'environnement, des mesures de gestion intégrée agricole et forestière, etc.

On compte actuellement 44 PNR, qui impliquent 3 685 communes et couvrent 13 % du territoire national. C'est donc un dispositif extrêmement intéressant pour mobiliser sur le terrain une stratégie de développement durable insérée localement. Très logiquement, dans le cadre de la fédération qui les réunit, ils développent une politique qui rejoint de plus en plus celle que prône la stratégie de Séville pour les réserves de biosphère, avec trois objectifs majeurs : (1) utiliser ces territoires pour conserver la diversité naturelle et culturelle ; (2) en faire des lieux d'expérimentation du développement durable et des modèles d'aménagement du territoire ; (3) y développer recherche, surveillance continue, éducation et formation aux problématiques de l'environnement et du développement durable. Avouons qu'il y a beaucoup à faire pour atteindre ces trois objectifs dans l'ensemble des PNR… et que les moyens nécessaires n'y sont pas vraiment.

2. **Des réserves sur les réserves.** La conservation de la nature va devoir faire face dans les prochaines décennies à un défi sans précédent pour l'humanité : tenter d'éviter les risques d'extinction d'espèces liées aux changements climatiques, cette menace s'ajoutant aux destructions d'habitats qui se poursuivent. Un récent travail de modélisation relatif à des régions couvrant 20 % de la surface terrestre suggère que 15 à 37 % des espèces pourraient être menacées d'extinction d'ici 2050 compte tenu des scénarios de réchauffement climatique (Thomas *et al.*, 2004). Comme le rappelle Ramade (1999) dans son livre *Le grand massacre*, en même temps que croît la surface des aires

protégées dans le monde depuis la fin du XIXe siècle, l'extinction de vertébrés augmente, montrant ainsi l'échec des politiques de conservation. De plus, si les sites protégés à travers le monde représentent 11,5 % de la surface terrestre, 0,5 % seulement concerne les mers et océans qui couvrent pourtant 70 % de la planète (PNUE, Environnement & Science, 2003).

La loi de protection de la nature a moins de 30 ans. En 1976, on ne parlait pas de biodiversité. La stratégie de conservation de l'époque fut fondée sur des espaces protégés réglementairement sans réelle politique de recherche. Si l'on considère les sites protégés réglementairement, au sens large (IFEN, 2002), zones centrales des parcs nationaux, réserves naturelles, réserves naturelles volontaires, arrêtés préfectoraux de protection de biotope, réserves biologiques domaniales ou forestières, réserves nationales de chasse et de faune sauvage et forêts de protection, cela représente 1,8 % du territoire métropolitain. Ce chiffre est à rapprocher de l'inventaire des zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) qui totalisait 13 millions d'hectares en 1995, soit 24 % du territoire métropolitain (ministère de l'Environnement, 1996). Les espaces protégés actuels ne répondent donc pas aux enjeux de biodiversité en terme de surface, de nombreuses espèces à large domaine vital ne pouvant survivre dans ces espaces souvent trop restreints. De plus les espaces protégés ont naturellement une forte attractivité, ce qui peut induire une surfréquentation et des impacts dommageables (Grenier, 2000). Enfin, les sites protégés ne sont pas épargnés par les influences extérieures (pollutions, espèces invasives, fragmentation, absence d'inondation), ce qui affecte fortement leur fonctionnalité écologique.

L'approche « espèce » est très souvent préférée à l'approche « écosystème », ce qui ne peut mener qu'à la protection d'une faible partie de la biodiversité compte tenu du grand nombre d'espèces (Meffe & Carroll, 1997). Cette démarche est centrée sur des espèces emblématiques, vertébrés, plantes ou papillons, alors que la perte de biodiversité est un phénomène général. Enfin, beaucoup de sites protégés cherchent, à travers une gestion conservatoire, à sauvegarder des espèces liées à des milieux ouverts, autrefois gérés par l'agriculture traditionnelle. Cette protection « in vivo » de la biodiversité, en dehors d'un cadre socio-économique, pose la question de sa pérennité et soulève des problèmes éthiques (Génot, 2003). De plus, ce « jardinage écologique » n'obtient pas forcément les résultats escomptés avec certains outils de gestion comme le pâturage (Lecomte, 1995 ; Lacoste et Moalic, 2003).

Les Conservatoires botaniques nationaux, instruments de la stratégie française pour la biodiversité.

Gérard Largier
Fédération des Conservatoires botaniques, Paris
Jacques Moret
Muséum national d'histoire naturelle, Paris

En France, la connaissance et la conservation de la diversité végétale font depuis longtemps l'objet d'actions spécifiques. Ainsi, depuis 1975, le réseau des conservatoires botaniques se développe progressivement et tend à couvrir l'ensemble du territoire français. La finalité des Conservatoires botaniques nationaux peut se résumer en trois grands axes :

– maintenir les plantes rares et menacées dans leur milieu de vie et conserver les habitats naturels afin de garantir ainsi la co-évolution espèces-milieux ;

– apporter les éléments de connaissance sur la flore et les habitats naturels aux pouvoirs publics et aux gestionnaires afin d'assurer la prise en compte du patrimoine végétal sauvage dans les politiques de protection de la nature et de développement durable des territoires et dans les plans de gestion des espaces ;

– contribuer à la prise de conscience de l'ensemble de la société, du grand public aux décideurs, sur l'importance de la biodiversité et les menaces qui pèsent sur elle. Ce dernier axe n'est pas le moins important.

Le réseau des Conservatoires botaniques nationaux. Les Conservatoires botaniques nationaux travaillent en réseau, sur les mêmes bases scientifiques et techniques, en fonction d'une complémentarité géographique et de spécialisations biogéographiques. Le réseau est animé par la Fédération des Conservatoires botaniques nationaux en relation avec le ministère de l'Écologie et du Développement durable (Direction de la nature et des paysages) et le Muséum national d'histoire naturelle (Unité inventaire et suivi de biodiversité).

Huit établissements sont actuellement agréés en tant que Conservatoires botaniques nationaux et, deux conservatoires botaniques sont en cours de structuration dans l'est de la France (Lorraine, Alsace, Franche-Comté) et dans le domaine Atlantique sud (Aquitaine et Poitou-Charentes) pour compléter à terme la couverture du territoire national métropolitain. Des projets émergent également dans les départements et territoires d'outre-mer, notamment les Antilles. L'ambition du ministère de l'Écologie et du Développement durable est d'assurer à moyen terme la couverture de l'ensemble du territoire national en métropole et outre-mer.

Activités des Conservatoires botaniques nationaux. Le recueil de données de terrain constitue une priorité pour les Conservatoires botaniques nationaux en vue d'identifier les évolutions sensibles de la flore (espèces rares et espèces courantes). La comparaison des données anciennes et des données récentes permet de confirmer ou d'infirmer le maintien des espèces végétales dans leurs localisations anciennes et de préciser l'évolution du statut des espèces en terme de rareté ou de menace. Progressivement les Conservatoires initient des inventaires généraux de la flore qui se concrétiseront notamment par la publication d'atlas de répartition (territoires actuellement concernés : Massif armoricain, Bassin parisien, Auvergne, Midi-Pyrénées). Ces actions permettront le recensement de toutes les espèces de plantes supérieures, objectif recherché par la stratégie mondiale sur la conservation des plantes adoptée par la convention internationale sur la diversité biologique.

La mise en commun de ces informations permet de contribuer activement à une approche nationale du statut des espèces menacées à travers des ouvrages comme le *Livre rouge des plantes menacées de France* (1995) dont le deuxième tome est actuellement en préparation. Cette connaissance du statut des espèces est indispensable pour la proposition, la mise à jour ou la validation de listes d'espèces végétales protégées. Elle permet en partenariat avec le Muséum national d'histoire naturelle d'élaborer des synthèses nationales comme par exemple sur la répartition des espèces concernées par la Directive européenne « habitats, faune, flore ».

Depuis quelques années les CBN s'impliquent également sur la connaissance des habitats naturels en produisant des synthèses régionales, en contribuant à l'élaboration des référentiels et en réalisant ou accompagnant techniquement des travaux de cartographie, en particulier pour la constitution du réseau Natura 2000.

Conserver les espèces végétales et maintenir leur diversité génétique. Cette priorité des Conservatoires botaniques nationaux passe par la conservation *in situ* des espèces et une approche au niveau des populations. Pour cela les Conservatoires botaniques nationaux développent des stratégies conservatoires intégrées qui combinent, selon la situation de chaque plante et de chaque population, la protection réglementaire, la gestion *in situ* et la conservation *ex situ*.

Dans ces stratégies, la conservation *ex-situ* ne constitue pas une fin en soi, mais un appui temporaire au sauvetage d'une population en danger de disparition. La gestion en banque de semence ou en culture conservatoire permet de mettre à l'abri des lots de sécurité, de mieux connaître l'écologie des plantes conservées et de maîtriser leur culture afin de mener à bien dès que possible des renforcements de populations

ou des réintroductions. Chaque Conservatoire botanique national gère une unité de conservation *ex-situ* qui permettra d'atteindre l'objectif de préservation *ex-situ* des espèces les plus menacées d'ici 2012 pour éviter qu'elles disparaissent, objectif retenu par la stratégie mondiale sur la conservation des plantes.

Expertise. La mise en œuvre de la Directive européenne « habitats, faune, flore » a ouvert un nouveau champ à l'expertise des Conservatoires botaniques nationaux dont la collaboration a été sollicitée tant dans la réalisation d'outils méthodologiques (cahiers d'habitats, méthodologie de l'inventaire et de la cartographie des habitats, évaluation de l'état de conservation et définition des indicateurs de suivi) que dans l'application de la Directive depuis la phase initiale de sélection des sites du réseau Natura 2000 jusqu'à la participation aux comités de pilotage.

Information et sensibilisation. Nombre d'espèces ou d'habitats régressent victimes de l'indifférence, de la méconnaissance de leur intérêt voire même de leur existence. Face au constat sans appel de l'appauvrissement de la diversité biologique, les Conservatoires botaniques nationaux développent des actions d'information et de sensibilisation des publics et s'impliquent dans le domaine de l'éducation à l'environnement en partenariat avec les structures spécialisées.

Ces actions visent par exemple à faire connaître et comprendre la biodiversité, et à expliquer les causes de son érosion et les différentes interactions avec les sociétés humaines, à aborder la diversité végétale régionale en la resituant dans le contexte national et international, ou encore à expliquer la politique nationale et les engagements internationaux de la France en matière de préservation de la biodiversité.

3. Quelle nature voulons-nous ? La conservation de la nature au travers de territoires spécialisés et gérés pour maintenir ou favoriser la biodiversité mène à une impasse. Elle est trop souvent focalisée sur certaines espèces « culturelles », or la nature est un tout et les écosystèmes ne sont pas des espaces remplis d'espèces indépendantes les unes des autres, mais bien des réseaux d'espèces en interaction. De nombreux exemples montrent de plus en plus la pertinence d'une approche « habitat » et si la clé d'entrée « espèce » a encore un mérite c'est celui de montrer les limites de la politique de conservation réduite à l'approche « espaces protégés » (Génot, 2000). Le fait de mettre la nature dans des sites réservés à cet effet, sans changer la manière de gérer le reste du territoire, ne peut pas régler les problèmes de biodiversité à long terme, sous peine de s'orienter vers la mise en place d'une « arche de Noé ». Enfin, la gestion monofonctionnelle des réserves de biodiversité avec le génie écologique et la restauration font dire à certains : « *Aujourd'hui, la protection de la nature n'est qu'un aspect de la maîtrise de la nature par l'homme* » (Kandel, 1990).

Les réserves naturelles sont généralement trop petites et focalisées sur certains habitats ou certaines espèces phares. Les parcs nationaux, en France, concernent en majorité les espèces et les habitats de montagne et beaucoup d'entre eux ont la plus grande partie de leur patrimoine naturel en dehors de leur zone centrale. Les terrains du conservatoire du littoral ont surtout pour objectif d'empêcher l'urbanisation et favorisent l'accueil du public. Quant aux conservatoires régionaux de sites ils gèrent de petites surfaces.

Il y a donc une nouvelle stratégie de conservation à mettre en place, avec des territoires plus vastes, même moins fortement protégés par la réglementation, mais gérés plus écologiquement avec des outils adéquats, juridiques et financiers. Il s'agit de mettre en œuvre une gestion globale, c'est-à-dire relevant d'une approche écosystémique à la bonne échelle de temps et d'espace. Les territoires ainsi gérés sont multifonctionnels puisqu'ils font l'objet d'une gestion écologique à des fins socio-économiques. Les forêts peuvent faire l'objet d'une sylviculture proche de la nature. Cette gestion individuelle des arbres vise à produire des gros bois tout en respectant la dynamique naturelle. Elle est pratiquée par des membres de l'association Pro Silva France dont l'approche économique en forêt repose sur des fondements écologiques et conduit à des futaies irrégulières mélangées (Duchiron, 1994). La situation pour les agrosystèmes est moins facile à appréhender que pour les forêts tant agriculture et nature semblent antinomiques. Il paraît inévitable d'intensifier certaines productions agricoles, ne serait-ce que pour éviter l'empiétement sur d'autres espaces naturels, l'objectif 100 % d'agriculture biologique ne paraissant pas viable. Toutefois, des améliorations techniques tenant mieux compte des sols et des cultures doivent permettre de réduire pesticides et engrais organiques et de faire cohabiter ces productions intensives avec une agriculture plus extensive. Cela éviterait l'hyperspécialisation actuelle qui a transformé des régions entières en déserts biologiques. L'agriculture extensive doit permettre de produire de la qualité et de conserver les habitats nécessaires à la survie des espèces des milieux ouverts sans pour autant avoir recours à des mesures agri-environnementales qui ont plus servi à cultiver des secteurs en déprise agricole qu'à limiter l'intensification. Les efforts de conservation de la biodiversité dans les agrosystèmes doivent porter sur l'ensemble de la mosaïque agricole plutôt que sur certains éléments du paysage (Mate, 1998). Mais l'avenir de la biodiversité dans les agrosystèmes dépend largement des futures orientations agricoles européennes. En ce qui concerne la fable moderne du loup et de l›agneau, soit notre société refuse la logique binaire du choix entre élevage et grands prédateurs, et met tout en œuvre pour réussir la cohabitation, soit elle l›accepte et alors, elle devra identifier des zones de montagne sans élevage où le loup ne trouvera que les ongulés sauvages, ses proies naturelles. Dans ce débat passionnel qui reflète la conception qu›ont de la nature les divers protagonistes, il est paradoxal de constater que certains s›opposent au loup au nom de la biodiversité des montagnes ! (Benhammou, 2003).

Les zones humides qui subsistent encore devraient être déclarées d'intérêt général et d'utilité publique, car comme l'a rappelé la campagne de la journée mondiale des zones humides, il n'y a pas d'eau sans zone humide. Les cours d'eau doivent être gérés bien évidemment à l'échelle des bassins versants, sans *a priori* pour les aménagements comme c'est le cas actuellement. Il est urgent de redonner à cer-

taines rivières, là où c'est encore possible, les degrés de liberté nécessaires permettant d'éviter les crues catastrophiques pour la société. Cela suppose l'absence d'aménagement des rives, la protection des zones humides attenantes et la restauration des forêts alluviales. L'absence de concrétisation des projets de parcs nationaux marins en Corse et en Bretagne montre que la prise en compte de la biodiversité marine est difficile à faire passer et que le point crucial actuel semble être la gestion de la ressource. L'exploitation des ressources marines vivantes nécessite des mécanismes de régulation et de contrôle (Académie des Sciences, 2003).

Enfin, il n'est peut-être pas trop tard pour remettre la nature au cœur des villes comme c'est le cas dans de nombreuses cités européennes qui maintiennent plus de surface de forêts-parcs par habitant ou de coulées vertes le long des rivières qu'en France. Cette gestion intégrée et multifonctionnelle des territoires ruraux doit être appliquée en priorité à la périphérie des espaces protégés, dans les sites Natura 2000 et dans les sites de gestion conventionnelle que sont les parcs naturels régionaux et les réserves de biosphère. La gestion écologique des territoires permet de protéger une certaine biodiversité tant qu'elle repose sur certaines règles de fonctionnement des écosystèmes, la nature devenant alors un « sous-produit » de l'activité humaine.

À la question quelle nature voulons-nous, la gestion intégrée répond au besoin de nature culturelle des hommes, fortement ancré en Europe occidentale. Mais seule une nature en libre évolution peut sauvegarder des espèces « ingérables » (Cochet, comm. pers.) qui ne se développent jamais mieux que lorsque l'homme n'agit pas sur leurs habitats comme, par exemple, les communautés saproxyliques, de plus en plus rares dans notre pays où un gros effort est à faire pour la protection des forêts naturelles (Vallauri, 2003). Des zones de naturalité (Peterken, 1996 ; Lecomte, 1999), quel que soit leur itinéraire passé (friche, forêt, pelouse, marais), pour quoi faire ? Pas pour retrouver l'Eden perdu. Mais, comme le soulignent Catherine et Raphaël Larrère (1997), si l'on veut que la nature continue d'exister : « *Il faut se représenter une nature avant sa transformation* ». Wendell Berry (Pro Natura, 1997) parle pour sa part de la nécessité d'avoir des états de référence : « *Nous ne savons pas ce que nous faisons dans la nature tant que nous ne savons pas ce que la nature aurait fait si nous n'avions rien fait.* »

Enfin, cette nature en libre évolution est source d'émotions et de valeur spirituelle. Ces zones de naturalité doivent pouvoir exister non seulement dans certaines réserves naturelles, dans les zones centrales de parcs nationaux ou dans les aires centrales des réserves de biosphère, mais également ailleurs dans des sites acquis par des associations de protection de la nature ou des collectivités territoriales.

Une question centrale à l'heure actuelle pour les grandes espèces est la fragmentation des habitats (Corsi *et al.*, 2002) et la dispersion géographique des espaces protégés. Ce point ne peut être envisagé que dans le cadre de la politique nationale

d'aménagement du territoire et au niveau européen. Pour cela, il faut cesser de considérer la nature comme ce qui reste quand on a tout aménagé mais prendre la nature comme un facteur aussi important que les autres services pour notre épanouissement socio-économique. Une autre question émergente dans les stratégies de conservation de la nature relève de l'articulation entre les différentes politiques, du local (échelons départemental et régional) à l'européen en passant par le national. Chaque niveau institutionnel possède désormais son réseau d'espaces protégés : sites Natura 2000 pour l'Union Européenne, réserves naturelles et parcs nationaux pour l'État, espaces naturels sensibles pour les départements et réserves régionales pour les régions. Ces réseaux de « noyaux durs » de la conservation de la biodiversité sont complémentaires mais insuffisants. Le plus important est la gestion intégrée et multifonctionnelle de la matrice interstitielle qui peut se faire dans des espaces avec recouvrement des politiques entre les divers niveaux. Ainsi les parcs naturels régionaux rassemblent le niveau local et national et les réserves de biosphère le niveau local, national et international.

Il ne faut pas s'arrêter à la superposition ponctuelle des statuts, qui n'est qu'une redondance parmi d'autres. L'aspect fondamental entre les divers niveaux décisionnels est la cohérence des politiques de conservation, soit pour renforcer les outils mis à la disposition des espaces concernés, soit pour les organiser en super réseau et assurer ainsi leur coordination en vue de constituer des « méta-espaces de conservation ». Déjà certaines régions comme l'Alsace (Ecoscop, 2003) et le Nord – Pas-de-Calais ont adopté des politiques de trames vertes et le conseil général de l'Isère a défini un réseau écologique pour son territoire (Econat, 2001). Il est maintenant temps de coordonner toutes ces initiatives au niveau national pour leur donner une cohérence écologique et socio-économique dans le cadre des politiques d'aménagement du territoire.

Il s'agit bien de mettre en place une nouvelle politique de protection de la nature. Celle-ci doit s'appuyer sur les concepts de l'écologie du paysage prenant en compte la dynamique des systèmes écologiques et les échanges entre les espaces protégés restreints et l'ensemble du territoire (Burel et Baudry, 1999) ainsi que sur ceux des sciences de la conservation (métapopulation, population minimum viable, taille des espaces protégés, corridor écologique, espèce clé de voûte, espèce parapluie, etc.) (Meffe & Carroll, 1997).

4. Pour une science de la conservation : une recherche engagée et une gestion réfléchie. La science de la conservation, comprise comme un regroupement de disciplines scientifiques au service de la conservation de la biodiversité, a eu – pour ce qui est de la France – son colloque fondateur en avril 2003 avec « le réveil du Dodo », organisé par l'université de Lyon sous l'égide de l'Ifb. Il y avait déjà eu, certes, d'autres colloques consacrés à l'écologie de la protection de la nature avant cette manifestation, en particulier sur les questions de réintroductions et de renforcements d'espèces animales (Lecomte *et*

al., 1990), les populations animales et végétales introduites ou réintroduites (Barre *et al.*, 2000) et enfin sur la restauration des écosystèmes (Chapuis *et al.*, 2001).

Avec le colloque de Lyon, la nouveauté fut la prise de conscience générale des scientifiques de l'écologie de la nécessité de relations étroites entre chercheurs et gestionnaires. Force est de constater qu'il y a beaucoup à faire pour amplifier les échanges et collaborations entre des chercheurs pas assez impliqués dans des problématiques de gestion et des gestionnaires qui ne formulent pas toujours clairement leurs questions ou souhaitent des réponses immédiates de la part des scientifiques. Il n'y a pas de solutions toutes faites pour combler le fossé entre ces deux mondes, pourtant concernés par la conservation de la biodiversité chacun à sa manière. C'est parfois une question de confiance réciproque, d'intérêt commun et de curiosité. Sur certains territoires comme les parcs naturels régionaux, les parcs nationaux et les réserves de biosphère, il peut y avoir des personnes chargées d'assurer une bonne transmission entre recherche et gestion, aidés en cela par des conseils scientifiques locaux. Il y a également un enseignement sur les sciences de la conservation à élaborer pour les étudiants et des formations spécifiques pour les gestionnaires d'espaces protégés, habituant ainsi chacun à penser à la liaison entre recherche et gestion. À l'initiative du comité français pour le programme Man and Biosphere (MAB), une expérience est menée actuellement dans certaines réserves de biosphère pour mettre en œuvre les concepts des sciences de la conservation, à la fois auprès des coordinateurs des réserves et auprès de leurs comités scientifiques. De même, pour intéresser les étudiants à la gestion de la biodiversité, le comité MAB France a conçu un module de formation spécifique qui s'inscrira dans le cadre de la réforme universitaire Licence Master Doctorat. Mais la relation recherche-gestion ne fonctionnera véritablement bien que lorsque des programmes de recherche appliqués aux questions posées par les gestionnaires seront mis en œuvre. De même la recherche doit aider les gestionnaires de la biodiversité à évaluer les stratégies de conservation ou de restauration retenues ou testées en élaborant de nouveaux indicateurs. Il y a ceux permettant de rendre compte de l'évolution globale de la biodiversité comme « l'indice de capital naturel » très perfectible (IFEN, 2002) et ceux assurant le suivi de la gestion durable des territoires. Enfin, compte tenu de la place actuelle de la systématique en milieu universitaire, les réseaux d'amateurs sont plus que jamais indispensables pour assurer des suivis continus et faire fonctionner certains observatoires de la biodiversité à l'échelon régional ou national, à condition que les protocoles de collecte de données et que le traitement des données soient rigoureux et menés en étroite collaboration avec des scientifiques.

5. De nouveaux outils au service d'un nouvel enjeu. Le choix d'une gestion globale et intégrée des territoires où la nature est prise en compte dans la matrice en dehors

d'espaces à plus forte protection se heurte à un certain nombre de difficultés (Lindenmayer et Franklin, 2002). On a préféré jusqu'à présent une politique de conservation centrée sur des sites protégés et gérés avec des mesures spécifiques pour de nombreuses raisons. Les mesures de gestion conservatoire sont des mesures techniques plus faciles à mettre en œuvre sur le plan social et économique qu'une gestion intégrée nécessitant des remises en cause de pratiques et des changements de mentalité. Elles passent bien sur le plan politique car elles sont simples à comprendre et à expliquer à des élus. Elles sont satisfaisantes sur le plan intellectuel car elles ne nécessitent pas de compromis et de négociation comme la gestion globale. Elles paraissent moins coûteuses à mettre en œuvre qu'une politique de réforme à long terme de la gestion des territoires. Enfin, elles s'inscrivent mieux dans une stratégie institutionnelle, comme le prouvent les politiques européennes, que des mesures de gestion intégrée pour lesquelles une approche transversale avec les autres politiques serait nécessaire. En comparaison, les mesures de gestion globale sont jugées peu spectaculaires, car elles font appel à des actions de formation, de sensibilisation, des études et du suivi continu, voire à des réformes fiscales, administratives et économiques. Une stratégie nationale pour la conservation de la biodiversité nécessite la mise en œuvre de nouveaux outils ou le renforcement de certains dispositifs existants. Certains de ces outils relèvent des domaines de l'éducation, de la recherche, de l'économie et de la politique. Seule une politique volontariste d'éducation aux sciences de la conservation dispensée dans toutes les écoles et universités chargées de former les futurs gestionnaires de l'espace rural (eau, forêt, espace agricole, gestion de la chasse et de la pêche, protection de la nature) permettra de diffuser le concept de gestion intégrée et l'approche écosystémique.

La recherche doit s'orienter vers les problématiques de conservation de la nature et pour cela constituer des pôles ou regroupements de compétences en sciences de la conservation. En particulier, elle doit chercher à valider et mesurer l'impact des principes de gestion découlant de l'approche écosystémique (Unesco, 2000). Les programmes de recherche à long terme et les suivis continus s'appuieront sur des territoires pilotes garantissant une pérennité du suivi de l'interaction entre gestion et recherche comme le sont les réserves naturelles, les parcs nationaux et régionaux et les réserves de biosphère. Un effort particulier doit être fait pour formaliser un observatoire des principales composantes de la biodiversité, synthèse des dispositifs d'inventaires et de suivis continus déjà existants.

La conservation de certains habitats passe par un encouragement fiscal indispensable, comme l'exonération de la taxe foncière sur les propriétés non bâties. C'est ce qui est prévu pour les zones humides dans le projet de loi relatif au développement des territoires ruraux. En forêt, l'exonération de taxe foncière pendant 50 ans pour les plantations de feuillus et les régénérations naturelles prise dans la loi d'orientation sur la forêt

est une bonne chose pour la biodiversité forestière à condition que les essences soient autochtones et bien adaptées à leur station. Des propriétaires qui décideraient de ne plus exploiter leurs terrains doivent pouvoir bénéficier de ce genre de dispositions foncières pour encourager la constitution d'un réseau d'espaces naturels en libre évolution.

Face aux défis sans précédents qui s'annoncent, il paraît indispensable de développer de nouvelles formes de travail inter-réseaux d'espaces protégés, d'expérimenter des collaborations transfrontalières, de reconstituer des continuités écologiques à grande échelle et d'harmoniser les divers statuts de protection des espaces, quitte à créer un nouveau type mixte entre démarche contractuelle et réglementaire. La collaboration inter-réseaux d'espaces protégés est vitale pour une économie de moyens et une meilleure expertise des lacunes en matière de conservation de la biodiversité, notamment pour veiller à une bonne représentativité écologique et biogéographique des habitats à conserver. Notre pays partage des frontières avec d'autres voisins de la communauté européenne : il est important de développer, ou de renforcer là où elles existent déjà, des collaborations transfrontalières en matière de conservation de la biodiversité, à l'image des réserves de biosphère transfrontalières ou des parcs pour la paix. Face aux tendances lourdes d'un aménagement du territoire qui a conduit à une fragmentation des grands massifs forestiers et montagneux, il est urgent de reconstituer des liaisons « vertes » sous forme de milieux boisés ou de ripisylves entre les divers massifs vosgiens, jurassiens, alpins, massif central et pyrénéens et entre secteurs isolés au sein de certains de ces mêmes massifs.

Enfin face à la multiplicité des statuts de protection, il faut réfléchir à leur éventuelle simplification et harmonisation. Ainsi les zones périphériques des parcs nationaux pourraient être considérées comme des parcs naturels régionaux, l'ensemble pouvant constituer une réserve de biosphère, classement intégrateur qui devrait bénéficier d'un statut de conservation durable de la biodiversité. Ce nouveau statut de conservation fondé sur un mélange entre mesures réglementaires et mesures contractuelles incitatives pourrait être attribué aux zones de gestion intégrée entourant les noyaux durs de la conservation (réserve naturelle, zone centrale de parc national, aire centrale de réserve de biosphère) afin d'appliquer tous les outils et dispositifs évoqués précédemment.

Il faut également étudier la faisabilité de « méta-zones de protection » pour certains habitats d'espèces migratrices ou en limite d'aire de répartition, susceptibles d'être modifiées dans la perspective des changements globaux. Enfin, la faisabilité juridique d'une fondation pour la naturalité permettrait de répondre à une demande croissante de conservation d'habitats en dynamique spontanée. Car comme le dit Hans Jonas (1990) : « *C'est justement la nature non changée par l'homme et non exploitée, la nature* "sauvage" *qui est la nature* "humaine"*, à savoir celle qui parle à l'homme et que celle qui lui est totalement soumise est la nature* "inhumaine" *tout court* ».

6. Pour un changement global de stratégie. Comment jugera-t-on de la réussite d'une nouvelle politique de conservation de la nature ? Les indicateurs ne sont pas faciles à mettre en œuvre et l'on ne peut pas imaginer de vérifier sur des listes si toutes les espèces seront toujours là ! Il sera malheureusement plus aisé de se rendre compte si l'on a fait fausse route. En l'occurrence ; si l'on traite la biodiversité dans des espaces spécialisés devenus des « noétopes » ou biotopes du troisième type, sortes de musées du vivant entretenus de manière à figer un maximum d'espèces dans un minimum d'espace sans aucune autonomie ni réelle fonctionnalité écologique et en dehors du contexte socio-économique. Comment éviter cela ? D'abord il faut que la biodiversité sorte de « ses réserves » pour être gérée de façon intégrée sur l'ensemble du territoire. Pour cela, il faut innover en matière de gestion agricole, forestière, hydraulique, piscicole et cynégétique. Cela passe par de la pédagogie, de l'innovation technique, de la négociation, de l'incitation financière et du réglementaire. Ensuite il faut éviter que la biodiversité soit une question de spécialistes et responsabiliser les gestionnaires et propriétaires des ressources naturelles en leur rappelant leurs droits et leurs devoirs face à une situation qui risque de devenir exceptionnelle au regard des changements climatiques. Enfin les protecteurs de la nature doivent également évoluer et arrêter de croire que l'on pourra conserver le maximum d'espèces partout à une échelle locale. La biodiversité va se gérer à une échelle nationale et européenne. Les efforts de préservation pour certaines espèces devront peut-être concerner le cœur de leur aire de distribution biogéographique plus que leur marge ou encore les zones « sources » plutôt que les zones « puits » dans le cas de méta populations. De même, la volonté louable de conserver la biodiversité ne doit pas conduire à des attitudes fixistes car il ne s'agit pas de collectionner des espèces vivantes mais bien de préserver des processus dynamiques et de favoriser des modes de gestion des systèmes naturels respectant certaines structures et intégrant au mieux leur fonctionnalité « écologique ». Face à l'ampleur de la tâche et à la complexité des phénomènes en jeu dans la conservation de la biodiversité, il va falloir faire preuve d'imagination, d'union entre les divers réseaux d'acteurs, d'approches transdisciplinaires et d'une meilleure concertation entre gestionnaires et chercheurs pour aborder les problèmes à une autre échelle de temps et d'espace. Quant à l'État et à ses engagements internationaux en matière de biodiversité, celui-ci aura besoin de se réformer et de moderniser les outils de conservation actuels en ayant présent à l'esprit que : « *Le succès d'une politique de protection de la biodiversité dépend de son aptitude à garantir les conditions de sa pérennisation* » (Degeorges & Nochy, 2004).

Il est clair que l'on ne pourra faire l'économie de véritables observatoires de suivi des principales composantes de la biodiversité, permettant de mesurer l'impact de nos activités ou de notre gestion sur les faunes, les flores et les habitats. Le besoin d'indicateurs pertinents n'est plus à souligner Encart {2}, Chap. II. La majorité des auteurs

s'accordent pour préconiser, compte tenu de la grande inertie des taux d'extinction Chap. II, de focaliser les efforts de recherche et de suivi sur le déclin des populations et la disparition des habitats (Balmford *et al.*, 2003).

Au final, quelle que soit la stratégie de conservation de la biodiversité retenue, elle ne pourra pas faire l'impasse sur un vrai débat de société, à savoir quelle place sommes-nous prêt à accorder à la nature en ce début de XXIe siècle et à quels efforts, renoncements et changements sommes-nous prêts à consentir pour la biodiversité ?

Les réserves de biosphère
et la stratégie de Séville

Catherine Cibien
Comité MAB-France

{15} Lancé à la fin des années soixante par l'Unesco, le programme sur l'Homme et la biosphère « MAB » avait pour objectif de fournir des bases scientifiques pour une gestion rationnelle des ressources biologiques. Il a très tôt affirmé l'importance d'asseoir les stratégies de conservation de la nature sur la connaissance d'une part, mais aussi sur le développement économique et social des populations, dans le respect des cultures locales.

Pour concrétiser une forte volonté d'application, un réseau mondial de territoires, les réserves de biosphère, a été établi à partir de 1977 dans le cadre de ce programme. Initialement lieux de conservation et d'observation pour les chercheurs et les naturalistes, les réserves de biosphère sont, dans leur acception actuelle, des territoires complexes d'interactions entre dynamiques biologiques et dynamiques sociales, où les activités scientifiques gardent une place importante. La définition, les modes d'action et les critères de sélection des réserves de biosphère ont évolué au cours du temps, intégrant de nouvelles dimensions. En 1995, le concept de réserve de biosphère a fait l'objet d'un travail de formulation dont témoignent deux documents-cadre, actuellement en vigueur :

– La stratégie de Séville (Unesco, 1996) recommande les actions à entreprendre aux niveaux international, national et local pour le développement et la mise en œuvre des réserves de biosphère.

– Le cadre statutaire stipule les conditions à remplir pour un bon fonctionnement du Réseau mondial des réserves de biosphère. Il a été formellement adopté par la Conférence Générale de l'Unesco et en est la seule base légale au niveau international.

Dans leur conception actuelle, les réserves de biosphère doivent remplir trois grands ensembles de fonctions, qu'il convient d'intégrer et de mettre en application :

– conserver la biodiversité naturelle et culturelle,

– tester des approches du développement durable,

– être des espaces de recherche, d'éducation, de formation et de participation locale.

Pour être désignées par l'Unesco les réserves doivent être importantes pour la conservation de la biodiversité et de taille appropriée pour remplir leurs trois fonctions. Celles-ci se déclinent dans le cadre d'un zonage à trois niveaux comprenant des « aires centrales » légalement protégées donnant priorité à la protection à long terme de la biodiversité, des « zones tampons » où seules des activités compatibles avec la conservation peuvent se dérouler,

visant à « *augmenter l'efficacité* » des aires centrales en terme de conservation et à tester des méthodes de gestion des ressources compatibles avec le maintien de la biodiversité. Une « aire de coopération » les entoure : le développement durable et l'implication de la population locale aux décisions concernant le territoire y sont privilégiés. Un processus de révision décennale des sites peut conduire les États à proposer leur exclusion du réseau mondial.

Aujourd'hui, les réserves de biosphère ne sont plus des aires protégées au sens traditionnel du terme, mais des projets d'aménagement du territoire s'articulant autour d'aires protégées, des lieux d'expérimentation du développement durable et des zones ateliers pour des chercheurs des différentes disciplines nourrissant les sciences de la conservation au sens large. Ce sont des territoires pour l'homme et la nature (Mab France, 2000). Le concept de réserve de biosphère en fait des sites d'application d'adages souvent martelés, mais difficiles à appliquer : penser globalement et agir localement, mieux connaître pour mieux gérer. Ce sont aussi des territoires où la participation citoyenne est encouragée. Par leur approche intégrative, les réserves de biosphère sont en adéquation avec les principes de l'approche écosystémique adoptés dans le cadre de la Convention sur la diversité biologique (Unesco, 2000).

Comment est mis en œuvre ce concept ? Le réseau mondial compte 440 sites dans 97 pays en 2004. Il est coordonné par le Secrétariat du Mab à l'Unesco. Il comprend des sous-ensembles à l'échelle régionale, dont les bases sont géopolitiques, linguistiques ou historiques : Euromab regroupe les pays d'Europe et l'Amérique du Nord, Afrimab l'Afrique francophone…

Chaque pays est responsable de la mise en œuvre du programme sur son territoire. En France, le réseau des réserves de biosphère est animé et coordonné par le comité Mab. Son rôle est de mettre en œuvre la stratégie de Séville au niveau national, notamment de :

– Compléter le réseau des réserves de biosphère françaises, en y ajoutant de nouveaux territoires et en veillant à améliorer sa représentativité biogéographique. Actuellement plusieurs projets sont à l'étude, dont deux transfrontaliers.

– Aider les sites existants à remplir leurs fonctions. Les réserves non fonctionnelles doivent être révisées ou supprimées dès lors qu'elles ne correspondent pas aux critères du cadre statutaire

– Animer le réseau national en développant les échanges (lettre de liaison, site internet, groupes de travail thématiques sur la gestion forestière, la pédagogie au développement durable…) et en suscitant des réflexions et des partenariats : améliorer l'efficacité des relations entre la recherche, le monde universitaire et les gestionnaires de territoires et d'espèces fait ainsi l'objet de plusieurs projets. Établir des programmes de surveillance continue répondant à la fois aux besoins des gestionnaires locaux (tableaux de bord) et à des besoins nationaux est aussi à l'étude.

– Participer aux politiques et activités de conservation, gestion, aménagement du territoire et recherche en créant des ponts entre le réseau international et les organismes et réseaux français intervenant dans ces domaines…

– Accroître la visibilité politique et institutionnelle du MAB et du réseau des réserves de biosphère

– Développer la coopération internationale du réseau des réserves de biosphère, tant au niveau national qu'au niveau de chaque site. Les réserves transfrontalières sont des laboratoires particulièrement intéressants puisqu'une unité écologique, géographique et parfois sociale est gérée de façon transnationale : confrontation d'organisations administratives, sociales différentes, difficulté de coopérer dans une langue commune… Le travail de la réserve de biosphère des Vosges du Nord – Pfälzerwald depuis 1993 montre bien en pratique les enjeux et les difficultés de la construction européenne (Thiry *et al.*, 1999).

Le réseau des réserves de biosphère françaises s'est progressivement constitué depuis 1977 et compte aujourd'hui dix sites. La désignation « réserve de biosphère » par l'Unesco est confiée à un organisme local qui doit établir une politique de gestion et de développement durable pour le territoire concerné, en associant les acteurs locaux. Cet organisme a surtout une fonction de coordination et d'animation locale. Le concept de réserve de biosphère autorise une grande souplesse quant à sa mise en œuvre et les États s'appuient sur des formules variées. En France, deux réserves de biosphère s'appuient sur des parcs nationaux (Cévennes et Guadeloupe), cinq sur des parcs naturels régionaux, deux en totalité (Luberon et Vosges du Nord) et trois en partie (la réserve de biosphère du Fango est incluse dans le parc naturel régional de Corse, la mer d'Iroise est la partie insulaire de celui d'Armorique ; environ la moitié de la réserve de biosphère de Fontainebleau est le Parc naturel régional du Gâtinais français). La réserve du Mont Ventoux s'appuie sur un syndicat mixte. Une association est en cours de création pour impliquer les différentes parties prenantes de la réserve de biosphère de Fontainebleau.

Malgré la diversité des structures, les réserves ont une ligne d'action fixée par les textes internationaux qui facilitent les coopérations. Elles ont des objectifs à remplir et une grande souplesse est laissée quant à leur mise en œuvre, permettant adaptation et créativité. Cette caractéristique est à la fois une force et une faiblesse, l'absence de cadre juridique pouvant conduire à une considération plus limitée des pouvoirs publics et par conséquent à une faiblesse des moyens alloués. Par contre, elle a permis de trouver des solutions très originales à des problèmes parfois complexes de gestion des ressources dans différentes régions du monde (consulter de nombreux exemples dans Unesco, 2003). L'échec relatif des programmes de conservation et des modes de développement dont notre époque témoigne montre bien

qu'une grande humilité est nécessaire et qu'une grande place doit être gardée à l'expérimentation de nouveaux modèles. Si une mise en œuvre complète du concept de réserve de biosphère relève probablement de l'utopie, tenter de remplir ses différentes fonctions dans des contextes écologiques, sociaux, politiques variés contribue à tester des approches du développement durable.

Le pari de la réconciliation

Anne Teyssèdre, Denis Couvet et Jacques Weber

{16} Faire entrer la biodiversité dans l'économie de marché pour la préserver : cette idée incongrue, proposée par Edward Wilson en 1992, a dans un premier temps suscité une levée de boucliers parmi les scientifiques, biologistes et économistes. Les premiers invoquant des raisons morales – « *la nature n'a pas de prix* », les seconds voyant là une utopie – « l'*économie ne s'intéresse qu'aux ressources rares, ce qui n'est pas encore le cas de la biodiversité* ». Avec le constat récent des exigences spatiales des espèces et des écosystèmes, mises à mal par notre propre espèce omniprésente, cette idée rallie depuis quelques années de plus en plus d'écologues et d'économistes de l'environnement.

Dominée par les populations humaines en expansion, aux besoins énergétiques et spatiaux élevés, la biodiversité terrestre s'érode actuellement à grande vitesse Chap. II. En préservant 10 à 20 % de leurs territoires, quoiqu'il se passe dans les 80 à 90 % restants, les gouvernements ont longtemps espéré sauvegarder une bonne partie de leur biodiversité. Lourde erreur : en 2001, l'américain Michael Rosenzweig a montré qu'une fraction donnée d'espaces protégés, au sein d'habitats humains inhospitaliers, ne peut héberger au plus, à terme, que la même fraction d'espèces inféodées à ces espaces ! Chap. II. Confiner la biodiversité dans 20 % d'espaces protégés reviendrait donc à se croiser les bras en attendant une extinction massive causée par notre propre espèce !

Il est clair aujourd'hui, pour de nombreux écologues, que la biologie de la conservation doit élargir sa cible aux territoires habités ou exploités par les humains. Il faut « réconcilier » les habitats anthropisés, selon le terme de Rosenzweig (2001), pour y faire prospérer tout à la fois les hommes et la biodiversité. Mais puisqu'il ne peut être question de demander aux premiers de se sacrifier pour le bien-être d'autres espèces, l'unique solution consiste à associer la biodiversité au développement économique et social des populations humaines : l'écologie de la réconciliation se veut une stratégie gagnante pour les deux parties (Rosenzweig, 2003). Bref, la conservation doit aujourd'hui œuvrer au développement socioéconomique et écologique des régions.

Comment « réconcilier » les habitats ? De nombreuses tactiques et actions sont possibles (Daily et Ellison, 2002 ; Rosenzweig, 2003). La plupart s'appuient

sur le constat que l'avenir des sociétés humaines est lié à celui des écosystèmes qu'elles exploitent, et donc de la diversité des espèces qui constituent ces écosystèmes, puisque celle-ci joue un rôle primordial dans leur fonctionnement (Daily, 1997). Le principe conducteur général est d'utiliser une approche bioéconomique pour exploiter les écosystèmes sans les dégrader.

Biodiversité et économie de marché. Dans une économie de marché, la valeur d'un bien ou d'un service dépend du rapport de l'offre sur la demande. Plus ce rapport est faible, plus le bien est rare, et plus son prix est élevé. Si ce n'est au moyen d'une taxe imposée (qui réduit l'offre), les ressources abondantes et faciles d'accès ne peuvent avoir aucune valeur économique, et ceci quelle que soit leur importance pour notre espèce : c'est le cas de l'oxygène de l'air que nous respirons tous gratuitement, par exemple.

Les écosystèmes terrestres et marins, naturels ou modifiés par notre espèce, produisent de nombreuses ressources nécessaires aux humains que ceux-ci ne peuvent se procurer qu'en quantités limitées : poissons, mammifères sauvages ou domestiques, céréales, fruits, substances médicamenteuses, fibres d'usage textile, bois de chauffage, etc. Ces denrées limitées font depuis longtemps l'objet de transactions économiques.

Outre ces ressources valorisées et commercialisées – que les sociétés tentent aujourd'hui de gérer durablement avec plus ou moins de succès –, les écosystèmes fournissent également d'autres ressources, traditionnellement considérées comme abondantes et d'accès immédiat, et remplissent d'autres fonctions d'importance vitale pour notre espèce, classiquement ignorées des économistes : les forêts et le phytoplancton non seulement produisent de l'oxygène et des nutriments, mais aussi capturent le gaz carbonique émis par la respiration des êtres vivants et la combustion des carburants fossiles, stabilisant ainsi le climat. Les communautés vivantes des sols combattent l'érosion, entretiennent la fertilité des sols et purifient l'eau. De nombreux insectes pollinisent les plantes, notamment cultivées ; beaucoup d'oiseaux dispersent les graines des plantes et/ou contrôlent les insectes phytophages, etc.

Ressource moins vitale, sans doute, la proximité de paysages naturels ou semi-naturels, riches en espèces végétales et animales, est généralement appréciée des humains si ce n'est nécessaire à leur épanouissement.

Tant que ces « bienfaits de la nature » semblaient inépuisables, ils ne pouvaient avoir aucune valeur économique. Du fait de l'impact croissant de notre espèce sur l'environnement, certaines de ces ressources et de ces fonctions sont devenues limitantes : leur maintien relève aujourd'hui du service économique.

Pour favoriser l'approche économique de la biodiversité, des écologues américains ont baptisé « biens » et « services » respectivement les ressources et les fonctions écologiques limitantes des écosystèmes exploitées par les humains, qu'elles soient nécessaires à leur survie ou seulement utiles à leur bien-être (cf. Daily 1997 ; premier inventaire des « fonctions de service

public » par Horldren & Ehrlich, 1974). Certains économistes, dont Geoffrey Heal (2000 a), ont adopté cette terminologie, tandis que d'autres s'y refusent, y voyant un anthropomorphisme : les écosystèmes n'étant pas des agents économiques, il ne peut être question de leur attribuer des « biens » ou des « services » (Weber, 2002). Il y a là un malentendu : pour G. Daily comme pour G. Heal, les écosystèmes ne sont clairement pas des agents économiques mais écologiques : ils fournissent aux hommes des « services écologiques » limités qui, entre les mains de ces derniers, peuvent acquérir une valeur économique. Plus explicitement, le maintien par des humains de l'intégrité d'une fonction écologique utile et limitante remplie par un écosystème – le maintien d'un « service écologique » rare, en d'autres termes – relève du service économique.

Avec le constat récent de la vulnérabilité des écosystèmes, les biens et services écologiques traditionnellement non valorisés ont acquis leur droit d'entrée dans l'économie de marché (Heal 2000a, Daily & Ellison 2002).

Lorsque le service écologique demandé à un écosystème excède sa capacité de fonctionnement, celui-ci devient inopérant. Il faut alors choisir entre *1)* concevoir, construire et entretenir à grands frais un système artificiel équivalent, *2)* remettre en état l'écosystème perturbé. La deuxième option, incontestablement la meilleure pour l'environnement, peut aussi être la plus économique. Dès 1996, privée d'eau potable par la pollution agricole des collines surplombant son bassin versant (Catskills), la ville de New York s'est vue confrontée à un tel choix. Sans hésiter, elle a décidé de restaurer les écosystèmes des Catskills pour un coût six fois inférieur à celui d'une énorme installation de traitement des eaux. Ce fut la première démonstration, spectaculaire, de la valeur économique des services écologiques ! (Chichilnisky et Heal, 1998)

Restaurer un écosystème surexploité, c'est très bien, mais la meilleure stratégie consiste à l'exploiter en deçà de ses limites : c'est une stratégie de développement durable.

Pour bénéficier durablement de l'ensemble des « biens » et « services » écologiques, par définition limités, fournis par un écosystème exploité, il faut prendre en compte dans sa gestion économique tous ces biens et services, ainsi bien sûr que les dommages qui leur sont infligés. Pour exploiter durablement un écosystème près des limites de son fonctionnement, il faut donc :

— identifier et mesurer tous les biens et services écologiques qu'il fournit, c'est-à-dire toutes les ressources et fonctions écologiques limitantes utilisées par les humains, qu'elles soient vitales ou non, consommées ou non ;

— identifier si possible d'autres biens et services écologiques potentiels, dont la gestion et l'exploitation peuvent être bénéfiques aux hommes et à la biodiversité ;

— valoriser chacun de ces biens et services au plan économique pour l'intégrer dans la gestion de l'écosystème ;

— par ailleurs, bien sûr, limiter les prélèvements annuels des ressources renouvelables en deçà de leur production annuelle.

En outre, pour freiner davantage l'érosion de la biodiversité, il faut promouvoir toutes les activités socioéconomiques, et notamment les nouveaux marchés, qui valorisent et/ou favorisent la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes au bénéfice des populations humaines.

Inventaire et mesure des biens et services fournis par les écosystèmes. Dans cette étape, il est important d'identifier de nombreux biens et services écologiques, qu'ils soient vitaux, utiles ou simplement appréciés par les hommes, dans le but de les conserver.

Pour identifier et mesurer les biens et services écologiques fournis par un écosystème exploité, il faut analyser le fonctionnement de cet écosystème en relation avec les populations humaines qui l'exploitent. Dans cette analyse, écologues, économistes et sociologues doivent associer leurs compétences.

Il faut notamment préciser, dans l'ensemble des produits et fonctions limités fournis par l'écosystème, quels sont les « biens et services » effectivement exploités ou potentiellement exploitables par les populations humaines, seuls susceptibles d'acquérir une valeur économique. Parce que l'utilisation par les humains de potentielles ressources écologiques dépend largement de variables culturelles telles que les coutumes alimentaires, les technologies, les activités de loisirs ou l'artisanat, l'identification des biens et services effectifs ou potentiels nécessite la collaboration d'écologues et de sociologues.

L'analyse du fonctionnement de l'écosystème en relation avec les hommes qui les exploite relève quant à elle de la bioéconomie, et requiert une approche multidisciplinaire.

Depuis quelques années, à l'instigation de l'écologue américain Harold Mooney, plusieurs centaines de chercheurs de 70 pays ont entrepris une vaste enquête sur l'état des écosystèmes terrestres et marins en relation avec les sociétés humaines, à l'échelle locale et régionale : le Millenium Ecosystem Assessment (2000, cf. aussi Mooney *et al.*, 2003). Il s'agit plus spécifiquement d'évaluer et d'analyser la contribution actuelle des services écologiques aux sociétés humaines, aux plans économique, social, culturel et sanitaire, dans le but à la fois de préserver ces services et de soutenir le développement harmonieux des sociétés. Les premiers résultats de cette enquête mondiale écologique, économique et sociale seront publiés en 2005.

Quelle valeur accorder aux biens et services écologiques ? En économie, les « externalités » sont les effets positifs ou négatifs non inclus dans les transactions économiques. La gestion optimale de tout système économique doit prendre en compte ces effets, les « internaliser ». L'exploitation durable d'un écosystème doit donc intégrer les externalités positives liées au soutien des biens et services écologiques, ainsi que les externalités négatives liées aux atteintes à ces services. C'est le principe bien connu du pollueur payeur. Mais quelle valeur accorder à ces biens et services ?

Depuis les années 1990, de nombreux chercheurs ont tenté d'*estimer* la valeur économique des services écologiques dans le but de les conserver. Puisque la valeur sur le marché d'un objet quelconque dépend de son abondance, bien plus que de son utilité – songez au coût exorbitant d'un tableau de Picasso ou d'un rubis -, le « prix » d'un bien ou d'un service ne peut être estimé que pour une petite quantité de ce service, délivré dans des conditions d'abondance et d'accessibilité données : on parle dans ce cas de « coût marginal ». Il est impossible d'estimer le coût total de l'ensemble des services fournis aujourd'hui par les écosystèmes, par exemple.

Pour estimer ce coût marginal, les économistes ont utilisé diverses méthodes, selon le service considéré : mesures indirectes du coût sur le marché ; évaluation du coût évité par la mise en place d'une technologie de remplacement (exemple des Catskills vu plus haut) ; évaluation des dommages financiers liés aux externalités négatives ; estimation du coût total de déplacement de visiteurs, etc. Pour des raisons variées, les méthodes utilisées et les résultats obtenus ont rarement fait l'objet de consensus parmi les spécialistes. Mais ces difficultés d'évaluation économique ne constituent pas un écueil insurmontable : le but est de *valoriser* les services des écosystèmes, non pas de *mesurer* leur valeur économique actuelle !

Même dans le cas idéal où elle serait correctement évaluée, la valeur économique mesurée d'un service écologique peut être inférieure à la valeur qu'on doit lui accorder pour la protéger. Dans un article récent, Olivier Godard (2004) montre qu'il ne suffit pas d'intégrer les externalités négatives liées à la dégradation d'un agrosystème (ou de tout autre écosystème exploité) dans sa gestion économique pour prévenir cette dégradation : il faut en outre prendre en compte les exigences de « reproduction » de cet agrosystème, qui dépendent de sa résistance aux perturbations (résilience).

Dans un article clair et stimulant sur ce sujet, Geoffrey Heal (2000b) a montré que l'évaluation économique des services écologiques est non seulement rarement satisfaisante, mais qu'elle n'est ni nécessaire, ni suffisante pour les conserver. Pour préserver une ressource ou un service limité, il faut non pas estimer son prix actuel implicite sur le marché, mais lui attribuer une valeur économique suffisante pour inciter les humains à le conserver, au moyen de subventions par exemple.

En bref, les évaluations économiques des services écologiques et de la biodiversité ne doivent être que des outils d'aide à leur valorisation.

Comment valoriser les biens et services écologiques ? Après avoir identifié, et si possible évalué grossièrement au plan économique, les biens et services écologiques effectifs ou potentiels fournis par un écosystème exploité, les scientifiques – écologues, agronomes, sociologues et économistes de l'environnement – doivent proposer des mesures environnementales et/ou élaborer des scénarios de développement économique impliquant leur valorisation, au bénéfice de la biodiversité et des populations humaines. Dans ces

scénarios, la priorité va bien sûr au maintien des services écologiques nécessaires à la survie des hommes : purification de l'eau, entretien des sols, etc. Ainsi, l'étude du fonctionnement des écosystèmes en relation avec les activités humaines génère notamment une « ingénierie des écosystèmes » qui doit permettre aux sociétés de restaurer fonctionnellement les écosystèmes dégradés (Palmer *et al.*, 2004).

Pour valoriser les biens et services écologiques au plan économique, plusieurs méthodes sont possibles. D'une part, au niveau des gouvernements ou des collectivités :

— Subventionner le soutien de biens et services écologiques. Exemples : subventionner la présence d'espèces rares (Endangered Species Act aux États-Unis), les pratiques agricoles peu polluantes, le stockage du carbone dans les arbres (projet international), etc. Subventionner également les recherches, l'éducation et la diffusion des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes, les biens et services écologiques et les enjeux de leur conservation.

— Taxer les atteintes à ces biens et services. Exemples : taxer le déversement d'engrais ou d'autres substances toxiques dans les sols (Texas) ; taxer les hydrocarbures (nombreux pays)…

— Créer ou encourager de nouveaux marchés impliquant ces biens et services, au bénéfice de la biodiversité et des sociétés humaines. Exemples : autorisation aux paysans, par le gouvernement péruvien, d'exploiter et de commercialiser la laine de vigogne naguère en voie d'extinction (cela bénéficie non seulement aux paysans et aux vigognes, mais à l'habitat régional) ; marché de crédits « pics à tête blanche » (une espèce rare inféodée aux forêts de pins des sables), aux États-Unis ; marché de « permis d'émission de carbone » (projet international, conditionné par la ratification du protocole de Kyoto), etc. (Daily & Ellison, 2002).

Bien entendu, subventions et taxes peuvent être combinées pour conserver les mêmes biens et services. C'est ainsi qu'au Costa Rica, les taxes sur l'agriculture servent à subventionner la reforestation et le maintien des forêts, au titre des divers services fournis par ces dernières aux agriculteurs : alimentation en eau des terres en aval, purification de l'eau et stabilisation du climat en particulier (Janzen, 2000).

Les collectivités publiques, ONG, entreprises et personnes privées peuvent également contribuer à la conservation des écosystèmes en valorisant des biens et services écologiques habituellement ignorés dans les transactions économiques. Exemple : la prise en compte des risques d'inondation par les compagnies d'assurances (États-Unis) favorise la conservation des zones humides. Elles peuvent également œuvrer à la valorisation *sociale* de ces biens et services, qui favorise leur valorisation économique, notamment par l'information et l'éducation.

Pour illustrer leur texte sur « *les valeurs de la Nature et la nature des valeurs* » Gretchen Daily et ses collaborateurs (2000) ont présenté le bilan économique hypothétique d'une entreprise agricole australienne en 2020, exploitant blé, moutons et forêt. Nous reprenons ce tableau ci-dessous pour sa valeur didactique :

Biens et services de l'écosystème exploité

Bien ou service	Part du chiffre d'affaire (%)
Blé	40
Laine	15
Bois	10
Biodiversité	5
Filtration de l'eau	15
Séquestration du carbone	7.5
Contrôle de la salinité des sols	7.5

Comment limiter l'exploitation d'une ressource collective. Pour exploiter durablement une ressource renouvelable, il faut limiter les prélèvements annuels de cette ressource en deçà de sa production annuelle. En particulier, pour « ponctionner » durablement une population animale ou végétale cible, il faut prélever chaque année, au maximum, le nombre de nouveaux individus d'une certaine classe d'âge produits (« recrutés ») annuellement. Aujourd'hui, étant donné la densité élevée des populations humaines, l'exploitation collective de ressources biologiques limitées telles que des poissons ou du gibier doit s'appuyer sur des études de dynamique des populations et des communautés, dans le but de déterminer les conditions optimales d'exploitation et de fixer l'effectif annuel maximum des prélèvements.

Ces données connues, il faut réglementer strictement l'accès à cette ressource pour éviter une surexploitation collective. L'accès doit être réservé à un nombre connu d'exploitants, bénéficiant chacun d'une licence nominative lui donnant le droit de prélever au maximum une certaine quantité (quota) de la ressource.

En rupture avec la surpêche qui a sévi au XXe siècle sur l'ensemble des mers du globe, et qui cause la disparition actuelle généralisée des « stocks » de poissons et des réseaux trophiques (Pauly 1998, et Chap. III), certains États comme la Nouvelle-Zélande ont récemment institué un mode de gestion durable des pêches basé sur l'attribution de « quota individuels transférables » (ITQ en anglais), qui comme leur nom l'indique peuvent être vendus entre pêcheurs.

Conclusion. Œuvrer efficacement pour le maintien des biens et services fournis aux hommes par les écosystèmes, c'est très bien, mais cette stratégie utilitariste pourra-t-elle sauver une fraction significative des millions d'espèces aujourd'hui menacées par les hommes Chap. II ?

En théorie, oui. Chaque service écologique, l'épuration de l'eau par exemple, est assuré non pas par une seule ou un petit nombre d'espèces, mais par un réseau de nombreuses espèces interconnectées par des relations de prédation, compétition, mutualisme, commensalisme, etc. De même, chaque espèce exploitée ou appréciée des hommes ne vit que grâce à la présence de nombreuses autres espèces, peu ou pas connues. C'est pourquoi préserver un service écologique ou une espèce, c'est soutenir avec lui ou elle quantité d'autres espèces et d'autres fonctions, moins valorisées (cf. notamment Rosenzweig, 2003). Et chaque écosystème fournit à lui seul bon nombre de biens et de services (Daily, 1997). En outre, la stabilité, la résilience et la productivité des écosystèmes augmentent avec leur richesse en espèces (Tilman, 1997) : pour bénéficier durablement des ressources qu'ils dispensent, il faut en ménager la biodiversité.

Bref, l'approche fonctionnelle de la conservation des écosystèmes converge avec l'approche plus structurelle de Rosenzweig. La clé est de définir et de valoriser au plan économique une grande variété de « biens » et de « services » écologiques, impliquant des réseaux d'espèces nombreux, pour œuvrer à leur conservation. Cette approche peut être mise en place dans les projets actuels de développement durable respectueux de l'environnement, tels que les réserves de biosphère ou le réseau Natura 2000 Encart {15}. Et c'est vraisemblablement dans cette optique que de nombreux scientifiques collaborent aujourd'hui au Millenium Ecosystem Assessment (*op. cit.*).

Sans attendre les premiers résultats de cette enquête mondiale, et d'une manière plus générale, la « *réconciliation des habitats* » – ou l'aménagement des territoires en d'autres termes – doit s'appuyer sur une approche systémique de l'interaction entre Homme-Biodiversité intégrant des variables écologiques, économiques et sociales. Ceci pour identifier les principales pressions environnementales (locales ou régionales) pesant sur la biodiversité, proposer des réponses (scénarios de développement) acceptables au plan économique et social, et vérifier l'efficacité de ces réponses. Plusieurs centres de recherche américains et européens, dont le Centre de recherches sur la biologie des populations d'oiseaux au Muséum, se sont d'ores et déjà lancés dans cette entreprise. Les premières analyses confirment les rôles prépondérants de l'agriculture intensive et du réchauffement climatique dans l'érosion de la biodiversité des pays considérés (Donald *et al.*, 2001 ; Benton *et al.* 2003 ; Julliard *et al.* 2004) : il est urgent d'intégrer la bioéconomie dans l'aménagement des territoires.

Bien sûr, et fort heureusement, les scientifiques n'ont aucun pouvoir de décision en la matière : leurs recherches ne peuvent déboucher que sur des propositions bioéconomiques à l'intention des décideurs et usagers. C'est pourquoi la concertation entre chercheurs et gestionnaires, ainsi que l'information des usagers, doivent aujourd'hui devenir deux priorités dans l'aménagement des territoires et la « réconciliation » des habitats anthropisés.

Académie Des Sciences, 2003,
Exploitation et surexploitation des ressources marines vivantes, Éd Tec & Doc., 552 p.

Balmford A., Green R. E. & Jinkins M., 2003,
« Measuring the changing state of nature. » *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 18, Amsterdam, p. 326-331

Barre V., Bigan M. & Giral (Coord.), 2000,
« Devenir des populations animales et végétales introduites ou réintroduites : déclin ou prolifération ? », *Revue d'écologie (la Terre et la Vie),* Suppl. 7, p. 1-146. Compte rendu du colloque de Niederbronn-les-Bains (Bas-Rhin) 6-8 mai 1999.

Benhammou F., 2003,
« Les grands prédateurs contre l'environnement ? Faux enjeux pastoraux et débat sur l'aménagement des territoires de montagne », in *Le Courrier de l'environnement de l'Inra*, n° 48, p. 5-12.

Benton T. G., Vickery J. A. & Wilson J.-D., 2003,
« Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ? », *Trends in Ecology and Evolution* n° 18, p. 182-188.

Burel F. & Baudry J., 1999,
Écologie du paysage. Concepts, méthodes et application, Éditions Tec & Doc, 359 p.

Chapuis J.-L., Barre V. & Barnaud G. (eds), 2001,
Recréer la nature. Réhabilitation, restauration et création d'écosystèmes. Principaux résultats scientifiques et opérationnels, Mate. Mnhn, 173 p.

Chauvin E., Louafi S. & Roussel B.,2004,
« Prendre en compte les savoirs et savoir-faire locaux sur la nature. Les expériences françaises. », Iddri, Document de travail, n° 1, 28 p.

Chichilnisky G. & Heal G., *1998,*
« Economic returns from the biosphere », *Nature,* n° 391, p. 629-630.

Cormier-Salem M. C. & Roussel B., 2000,
« Patrimoines naturels : la surenchère », *La Recherche*, n° 333, p. 106-110

Corsi F., Boitani L. & Sinibaldi I., 2002,
« Corridors écologiques et espèces : grands carnivores dans la région alpine », *Sauvegarde de la nature,* Conseil de l'Europe, n° 127, 24 p.

Daily G., 1997,
Nature's Services : Social dependence on natural ecosystems, Island Press, Washington D. C., 393 p., isbn 1-55963-475-8.

Daily G. & Ellison K., 2002,
The new Economy of Nature, Island Press, Washington D. C., 260 p., isbn 1-55963-945-8.

Daily G., Söderqvist T. & Aniyar S. *et al.,* 2003,
« The value of nature and the nature of value », *Science*, n° 289, p. 395-396

Degeorges P. J. & Nochy A., 2004,
« Le loup, "affaire d'État" », *Les cahiers Proses Sciences Po,* n° 9, 27 p.

Donald P. F., Green R. E. & Heath M. F., 2001,
« Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations », *Royal Society for the Protection of Birds, London*, n° 268, p. 25-29.

Duchiron. M.-S., 1994,
Gestion des futaies irrégulières et mélangées, auto-édition, 201 p. + annexes

Econat, 2001,
Les Corridors biologiques en Isère. Projet de réseau écologique départemental de l'Isère (Redi), Conseil général de l'Isère, rapport, 71 p.

Ecoscop, 2003,
« Cartographie d'une trame verte en plaine d'Alsace », Rapport d'étude (1/3), Région Alsace, rapport, 130 p., *Environnement & Science,* n° 90.

Génot J.-C., 2000,
Écologiquement correct ou protection contre nature ? Édisud, 155 p.

Génot J.-C., 2000,
« Conservation de la nature : gérer les espaces ou les habitats ? Le cas du parc naturel des Vosges du Nord, réserve de la biosphère », *Courrier de l'environnement de l'Inra*, n° 39, p. 5-18.

Génot J.-C., 2003,
Quelle éthique pour la nature ? Édisud, 191 p.

Godard O., 2004,
« La pensée économique face à la question de l'environnement », *Leçons de Philosophie économique*, n° 2 : *Économie normative et philosophie morale*, Economica, Paris.

Grenier C., 2000,
Conservation contre nature. Les îles Galàpagos, Ird Éditions, Paris, 376 p.

Heal G. (2000a),
Nature and the Market Place, Island Press, Washington D.C.

Heal G. (2000b),
« Valuing ecosystem services », *Ecosystems*, n° 3, p. 24-30.

Holdren J. & Ehrlich P., 1974,
« Human population and the global environment », *American Scientist*, n° 62, p. 282-292.

Institut Francais de L'environnement, 2002,
L'Environnement en France, édition 2002, La Découverte, 606 p.

Janzen D. H., 2000,
« Costa Rica's area de Conservacion Guanacaste : a long march to survival throug non damaging biodevelopment », *Biodiversity*, n° 2, p. 7-20.

Jonas H., 1990,
Le Principe de responsabilité, Flammarion, 470 p.

Julliard R., Jiguet F. & Couvet D., 2004,
« Common birds facing global changes : what makes a species at risk ? », *Global Change Biology*, n° 10, p. 148-154.

Kandel R., 1990,
Le Devenir des climats, Hachette, 127 p.

Lacoste J.- P. & Moalic H., 2003,
« Le pâturage fait son bilan », *Espaces Naturels,* n° 3, p. 19-20.

Larrère C. & Larrère R., 1997,
Du bon usage de la nature. Pour une philosophie de l'environnement, Alto, Aubier, 313 p.

Lecomte J., 1995,
« Nouveau regard sur la gestion des espaces naturels protégés », *Le Courrier de l'Environnement,* n° 25, p. 27-30. « Réflexions sur la naturalité », *Le Courrier de l'Environnement,* n° 37, 1999, p. 5-10.

Lecomte J., Bigan M., & Barre V. (eds), 1990,
« Réintroductions et renforcements de populations animales en France », *Revue d'écologie (la Terre et la Vie),* Suppl. 5, 1-350 p. ,compte rendu du colloque de Saint-Jean-du-Gard, 6-8 décembre 1988.

Lindenmayer D. B., Franklin J.-F., 2002,
Conversating Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach, Island Press. Washington, 351 p.

Mab France, 2000,
Les Réserves de biosphère : des territoires pour l'Homme et la Nature, Gallimard Jeunesse.

Meffe G. K. & Carroll C. R., 1997,
Principles of Conservation Biology, Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, 729 p.

Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l' Environnement, 1998,
Quelle diversité en zone de grande culture ? Cnrs, 65 p.

Ministère de l'Environnement, 1996,
La Diversité biologique en France. Programme d'action pour la faune et la flore sauvages, 318 p.

Mooney H. A., Cropper A. & Reid W., 2003,
« The millenium ecosystem assessment : what is it all about ? », *Trends in Ecology and Evolution,* n° 19, p. 221-224.

Ouvrage Collectif, 2000,
Millenium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well Being : a Framework for Assessment, Island Press, New York.

Palmer M., Bernhardt E., Chornesky E. *et al.*, 2004,
« Ecology for a crowded planet », *Science,* n° 304, p. 1251-1252.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard *et al.*, 1998,
« Fishing down marine food webs », *Science,* n° 279, p. 860-862.

Peterken G. F., 1996,
Natural Woodland. Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions, Cambridge University Press, Cambridge, 522 p.

Pro Natura, 1997,
Manuel de protection de la nature en Suisse. Apprendre, comprendre et défendre la nature. Delachaux et Niestlé, 352 p.

Ramade F., 1999,
Le Grand Massacre. L'avenir des espèces vivantes, Hachette, Paris, 1999, 287 p.

Rosenzweig M. L., 2001,
« Loss of speciation rate impoverish future diversity », *Proceedings of National Academy of Sciences of the Usa*, n° 98, p. 5404-5410

Rosenzweig M. L., 2003,
Win-Win Ecology, Oxford University Press, Oxford – New York, 211 p., isbn 0-19-515604-8

Rossi G., 2000,
L'Ingérence écologique. Environnement et développement rural du Nord au Sud. Cnrs Éditions, Paris, 248 p.

Tilman D., 1997,
« Biodiversity and ecosystem functioning », in **Daily G.**, *Nature's Services : Social dependence on Natural Ecosystems,* Island Press, Washington D. C, p. 93- 112.

Thiry E., Stein R. & Cibien C., 1999,
« Les réserves de biosphère transfrontalières : nouveaux modes de coopération entre les Vosges du Nord et Pfazerwald », *Nature et Ressources*, n° 35 (1), p. 18-29.

Thomas C. D., Cameron A., Green R. E., Bakkenes M., Beaumont L. J., Collingham Y. C., Erasmus B. F. N., De Siquera M. F., Grainger A., Hannah L., Hugues L., Huntley B., Vanjaarsveld A. S., Midgley G. F., Miles L., Ortega-Huerta M. A., Peterson A. T., Phillips O. L. & Williams S. E., 2004,
« Extinction risk from climate change », *Nature,* n° 427, p. 145-148.

Unesco, 1996,
Réserves de biosphère : la stratégie de Séville et le cadre statutaire du Réseau mondial, Unesco, Paris.

Unesco, 2000,
La Solution du puzzle : l'approche écosystémique et les réserves de biosphère, Unesco, Paris. 31 p.

Unesco, 2003,
Réserves de biosphère. Des lieux privilégiés pour l'Homme et la Nature, Unesco, Paris.

Vallauri D., 2003,
Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France, Forêts métropolitaines, Wwf.
Éditions Tec & Doc, 261 p.

Weber J., 2002,
« Évaluation contingente : les valeurs ont-elles un prix ? » *Communication for the French Académie d'Agriculture,* 11 p.

Wilson E. O., 1993,
The Diversity of Life, Harvard University Press, Harvard. (Trad. par M. Blanc : *La Diversité de la Vie,* Éd. Odile Jacob, Paris, 496 p., isbn 2-7381-0221-2.)

Que décider ? Comment ? Vers une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité pour un développement durable

Bernard Chevassus-au-Louis, Robert Barbault & Patrick Blandin

VIII

Introduction. La stratégie française de recherche sur la biodiversité (Anonyme, 2003e) s'insère dans deux réflexions plus globales, elles-mêmes composantes de la stratégie nationale du développement durable adoptée en juin 2003 par le gouvernement français (Anonyme, 2003c).

La première réflexion est celle de la recherche sur et pour le développement durable. Dès 2002, cette démarche avait donné lieu à la rédaction d'un ouvrage collectif des organismes français de recherche, qui a été présenté lors du sommet de Johannesburg (Anonyme, 2002a). La recherche figure également parmi les treize thèmes développés par le « livre blanc des acteurs français du développement durable » élaboré pour préparer ce sommet (Anonyme, 2002b). Cette réflexion sur la recherche s'est ensuite approfondie dans le cadre d'un groupe de travail mandaté par Claudie Haigneré, ministre déléguée à la Recherche et aux nouvelles Technologies et Tokia Saïfi, secrétaire d'État au Développement durable. Ce groupe, présidé par le professeur Roger Guesnerie, a remis son rapport intermédiaire en juin 2003 (Anonyme, 2003a). Ce rapport insiste en particulier sur quatre points :

— le caractère fortement transversal des problèmes de développement durable et la nécessité d'une mobilisation coordonnée de toutes les disciplines scientifiques. Pour développer ces approches intégrées et interdisciplinaires, les sciences humaines et sociales, d'une part, la modélisation, d'autre part, sont identifiées comme devant jouer un rôle tout particulier ;

— l'importance du développement d'interactions fortes, précoces et suivies entre la société et les acteurs de la recherche, afin d'identifier et de hiérarchiser les problèmes. Corrélativement, la prise en compte de cette démarche dans l'évaluation, tant des personnels que des organisations des recherches, paraît indispensable ;

— la nécessité de la mise en place de dispositifs pérennes pour le recueil de données et de l'élaboration d'indicateurs pertinents, comme fondement de toute démarche de long terme ;

— la nécessité d'accentuer l'effort de communication scientifique et de formation supérieure adapté à ces enjeux spécifiques.

C'est à la suite de ce travail de portée générale que les ministères commanditaires ont demandé à l'Institut français de la biodiversité (IFB, voir www.gis-ifb.org) d'élaborer une « stratégie sectorielle » de recherche dans ce domaine.

La seconde réflexion est celle relative à la stratégie nationale pour la biodiversité, présentée en février 2004 par Roselyne Bachelot, ministre de l'Écologie et du Développement durable (Anonyme, 2004a). Signataire en 1992 de la Convention de Rio sur la diversité biologique, la France, comme toutes les parties prenantes, devait en effet, aux termes de l'article 6 de cette convention :

— *« Élaborer des stratégies, plans ou programmes nationaux tendant à assurer la*

conservation et l'utilisation durables de la diversité biologique ou adapter à cette fin ses stratégies, plans ou programmes existants ;

— intégrer dans toute la mesure possible (…) la conservation et l'utilisation durables de la diversité biologique dans ses plans, programmes et politiques sectoriels ou intersectoriels pertinents. »

Cette stratégie avait été préparée en sollicitant en particulier une contribution conjointe du comité français pour l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature, devenue « Union mondiale pour la nature ») et du CNDD (Conseil national du développement durable) (Anonyme, 2003b). Elle concerne l'ensemble des aspects de la politique publique dans ce domaine et identifie en particulier le développement de la connaissance scientifique et de l'observation parmi les quatre grandes orientations retenues.

Avant de développer les grands axes de cette stratégie nationale de recherche sur la biodiversité, il nous semble nécessaire de présenter les grands changements de paradigmes qu'impose, par rapport à une vision « classique » d'une recherche sur la diversité biologique, la prise en compte de la question des changements globaux et des impératifs du développement durable.

Les différents rapports précédemment cités insistent tous, en effet, sur la profonde évolution des mentalités, des pratiques, des organisations qu'appelle une véritable prise en compte de ces nouvelles problématiques. Le CNDD souligne en particulier, dans sa première contribution de mai 2003, que : « *Aucun problème ne peut être résolu sans changer l'état d'esprit qui l'a engendré.* »

Nous illustrerons ce nouvel esprit autour de trois grands thèmes, le premier étant celui des rapports entre connaissance et action, le second abordant la question des limites d'une vision patrimoniale d'une nature « en équilibre » et le dernier développant les enjeux d'une intégration de la biodiversité au sein de la problématique du développement durable.

1. De nouveaux paradigmes à élaborer et à intégrer.

1.1. *De la chaîne des connaissances au système d'apprentissage*. Comme indiqué en introduction, la perspective des changements globaux nous conduit à prendre conscience de la possibilité, dans les décennies à venir, de la poursuite, voire de l'accélération de modifications importantes et rapides de l'environnement planétaire, ces modifications pouvant avoir un impact majeur sur les êtres vivants.

Cette prise de conscience intervient alors que notre perception de l'état de notre connaissance sur la biodiversité a elle-même fortement changé au cours de la fin du vingtième siècle. L'ampleur du travail restant à accomplir, en termes d'inventaire et de compréhension de la biodiversité, apparaît aujourd'hui beaucoup plus considéra-

ble que dans les années quatre-vingt, alors que la rapidité des changements globaux impose des actions urgentes. Ce double constat rend caduque la mise en place d'une approche séquentielle classique « décrire, comprendre, agir ».

Pour ne prendre qu'un exemple, si l'on prend l'estimation modérée de 10 millions d'espèces vivantes et un rythme mondial annuel de description de nouvelles espèces d'environ 20 000 (Bouchet, 2000), on aboutit à une estimation d'environ quatre siècles pour achever l'inventaire de la biodiversité au niveau spécifique, qui n'est qu'un des niveaux de description possible. Si l'on croise cette approche avec les estimations parfois avancées (Rozensweig, 2000 ; Chap. II) d'une érosion de la biodiversité pouvant faire disparaître chaque année plus d'une espèce sur 1000, on constate qu'une proportion notable des espèces pourrait avoir disparu avant même d'avoir reçu un nom.

Il convient donc de passer d'une vision linéaire et séquentielle à une vision d'un système dans lequel les trois aspects de description, de compréhension et de gestion se développent simultanément et de manière interactive, afin que chaque activité bénéficie aussi vite que possible des résultats des autres. Une telle vision systémique aboutit à la notion de « spirale d'apprentissage », enchaînement intégré de séquences de description, de recherche et d'action, qui apparaît la seule manière possible d'affronter la nécessaire gestion d'une réalité connue de manière extrêmement partielle et surtout biaisée (en particulier parce que la plupart des espèces connues sont des espèces visibles à l'œil nu).

Cette nouvelle vision a des conséquences pratiques importantes en termes de positionnement de la recherche. Elle amène tout d'abord à s'interroger sur les modes de recherche pertinents dans ce contexte. Outre le modèle hypothético-déductif basé sur l'expérimentation en milieu contrôlé, il existe en effet d'autres approches fécondes, comme la recherche-observation, basée sur la description et le suivi spatio-temporel des phénomènes (à l'exemple de l'épidémiologie) ou la recherche-action, qui implique des interactions étroites entre chercheurs et gestionnaires d'une ressource ou d'un espace. Si l'on évalue l'intérêt de ces modes de recherche non seulement par rapport au critère de production de connaissances certifiées mais, plus globalement, par rapport à leur contribution à la « spirale d'apprentissage », on voit aisément que certaines hiérarchies implicites dans la communauté scientifique peuvent se voir fortement remises en cause, ce qui n'est pas sans conséquences en termes d'évaluation des chercheurs et de leurs productions (Hubert & Bonnemaire, 2000). On lira en particulier sur cette question le passage « développement durable et production de connaissances » du rapport de Roger Guesnerie (Anonyme, 2003a, p. 23-29).

Autre conséquence de cette vision systémique, le regard est amené à se porter beaucoup plus sur l'intensité des échanges entre les composantes du système que sur la qualité intrinsèque de ces composantes. Cela signifie que si l'on veut améliorer l'effi-

cacité de la « spirale d'apprentissage », il convient d'accorder au moins autant d'efforts à la circulation des flux (d'hommes, d'informations, de concepts…) qu'à l'optimisation du fonctionnement interne de chaque composante. Les notions d'autoorganisation et de capacité d'adaptation des systèmes complexes, liées à des interactions intenses et multiples entre de nombreuses composantes dotées chacune d'un petit nombre de comportements « simples », peut fournir une base théorique à cette nouvelle vision (Zwirn, 2003). Nous reviendrons en particulier sur ce point lorsque nous aborderons la question des systèmes d'information sur la biodiversité.

1.2. ***Du patrimoine à préserver au potentiel adaptatif.*** L'un des grands changements conceptuels de la fin du vingtième siècle a été à notre avis l'abandon – ou du moins la relativisation – de la notion d'état d'équilibre en biologie et en écologie. Ce changement a d'ailleurs concerné d'autres disciplines comme l'économie ou l'ethnologie, nous y reviendrons. Cette évolution résulte à la fois d'observations empiriques et de progrès conceptuels.

Sur le plan empirique, l'observation fine des écosystèmes et de leur histoire a conduit à mettre en évidence le caractère souvent contingent de leur état à un instant donné, résultant de phénomènes historiques (effets fondateurs dans les biocénoses, « catastrophes » plus ou moins périodiques, impacts durables des environnements passés…). De ce fait, un état observé d'un écosystème, même considéré comme « naturel », ne pouvait être considéré sans prudence comme un « état de référence » qu'il convenait de préserver ou, en cas de perturbations humaine ou naturelle, de « restaurer ». Toujours sur un plan empirique, de nombreuses opérations de protection ou de restauration visant en particulier à diminuer l'impact anthropique ont montré leurs limites, avec notamment la disparition d'espèces inféodées, souvent de manière complexe, aux activités humaines. Le narcisse des Glénans est un exemple emblématique de cette difficulté. Cette espèce endémique était menacée par la surexploitation (arrachage des bulbes) et a été classée parmi les espèces protégées par le Convention de Berne de 1979. Mais il est apparu que sa persistance n'était possible que si la fauche ou le pâturage des moutons maintenaient une prairie rase, d'où la nécessité d'encourager ces pratiques. En outre, le développement excessif des goélands, eux-mêmes protégés, conduit à un enrichissement du sol en azote qui semble préjudiciable à cette plante (Guy, 1990).

Sur un plan conceptuel, les progrès de la modélisation et la possibilité de suivre le comportement pas à pas d'un système – au lieu d'être seulement à même de calculer son éventuel état asymptotique – ont montré combien des équilibres stables ne constituaient que des cas très particuliers d'évolution de systèmes régis par des lois et des paramètres constants : des modèles de comportements fluctuants plus ou moins périodiques, voire chaotiques, ont été développés par la dynamique des popu-

lations et des peuplements (Ricard, 2003). Ils ont montré en particulier qu'il n'était pas nécessaire de rechercher systématiquement l'influence d'un facteur environnemental majeur pour expliquer une évolution majeure d'un écosystème. En effet, des phénomènes non-linéaires (effets de seuils, points critiques…) peuvent conduire à deux évolutions très différentes pour deux systèmes initialement similaires. Popularisée par René Thom avec la notion mathématique de « catastrophe » (Thom, 1989), cette nouvelle vision s'est peu à peu étendue à de nombreux domaines des sciences, en particulier de la biologie.

De manière moins radicale, ces approches ont permis également de montrer que le temps nécessaire pour atteindre un nouvel équilibre stable était souvent très supérieur à la durée de stabilité des paramètres biologiques ou écologiques déterminants. De ce fait, l'état d'équilibre, même s'il existe, apparaît comme une abstraction sans grande pertinence concrète.

Cette nouvelle vision rompt avec une longue tradition de l'écologie : la notion de « climax », terme désignant la structure d'équilibre – en termes de composition et d'abondance relative des espèces – d'une communauté végétale a été un concept majeur tout au long du vingtième siècle. Confronté à l'observation de perturbations naturelles récurrentes des communautés au niveau local empêchant d'atteindre cet état d'équilibre, certains théoriciens ont réintroduit la notion d'équilibre au niveau du « paysage » (ensemble des unités écologiques interconnectées d'une région) en dénommant « métaclimax » l'équilibre dynamique entre ce paysage et un régime de perturbation supposé stable à cette échelle. La longue histoire de cette idéologie de « l'équilibre de la nature », qui a conditionné une conception « fixiste » de sa conservation, est décrite en particulier par Blandin (2004).

Cette nouvelle perspective amène donc à considérer la situation instantanée d'une population, d'une espèce ou d'un écosystème non pas comme un état stable et optimum mais comme un point sur une trajectoire, qui peut n'être elle-même que l'une des trajectoires possibles. De ce fait, la notion de gestion durable prend une connotation très différente de celle relative aux ressources non renouvelables, (pétrole, minerais,…), pour lesquelles elle implique essentiellement une gestion économe permettant aux générations futures d'accéder à ces ressources. Dans le cas de la biodiversité, la question devient celle de « l'adaptabilité durable », à savoir l'identification des composantes ou des processus d'un système écologique qu'il convient de préserver, renforcer, modifier pour que son évolution ne handicape pas, voire bénéficie aux générations futures. Comme l'écrivaient dès 1984 Lamotte *et al* (cf. également Blandin, 1986) : « *Conserver la nature, c'est lui conserver ses potentialités évolutives.* »

Un tel énoncé permet de mesurer l'ampleur du défi posé à la science : abandonner le paradigme de « l'équilibre harmonieux des écosystèmes », c'est accepter de sou-

mettre à un examen critique l'état d'un écosystème, c'est-à-dire reconnaître la possible légitimité d'une certain nombre de pratiques (introduction ou éradication d'espèces, modification des habitats…) jugées jusqu'alors regrettables, car « modifiant l'équilibre » ou ne visant pas à revenir à un état de référence antérieur. Mais en même temps, il importe de reconnaître que ce nouveau paradigme « tout est perturbation » n'est pas non plus exempt de connotation idéologique et peut conduire, à l'extrême, à une déconstruction de la nature nous dédouanant de toute éthique environnementale[1.3.5].

Ce concept de « l'adaptabilité durable » met également en lumière deux questions sur lesquelles nous reviendrons : celle de l'implication de l'homme au sein même de la plupart des écosystèmes et de celle de l'éthique de l'évolution.

De manière plus fondamentale, Patrick Blandin (Blandin & Bergandi, 1997 ; Blandin, 2004) souligne que cette prise en compte de la dimension historique et contingente des écosystèmes peut être redoutée, et donc refusée, par certains chercheurs travaillant sur la biodiversité, car susceptible d'affaiblir le statut scientifique et épistémologique de leurs études : la description, même détaillée, d'évènements uniques, non reproductibles, est souvent considérée comme ne permettant guère la découverte de lois de portée générale.

1.3. ***De la protection de la nature au développement durable.*** Le troisième changement de paradigme résulte de l'intégration des préoccupations environnementales dans le concept plus large de développement durable, la notion de développement combinant elle-même des enjeux de viabilité économique et d'équité sociale. On peut en effet avoir de cette intégration et de ce « tripode » économique, social et environnemental une vision ambivalente.

La vision positive est celle, souvent avancée, d'une prise de conscience : le développement, pour être durable, ne peut plus se fonder sur un usage immodéré des ressources naturelles et sur la dégradation souvent irréversible de l'environnement. Même si cette prise de conscience résulte au moins autant de constats de rétroactions négatives à assez court terme (pollution des eaux, problèmes sanitaires) que de préoccupations à plus long terme, elle représente incontestablement un progrès dans la prise en compte de l'environnement. Autre dimension positive, l'introduction de la notion d'équité sociale amène à repenser les modes d'exploitation de certaines ressources, écologiquement acceptables mais discutables en termes de répartition des profits au sein d'une société ou entre les pays. Les débats sur les ressources génétiques, la gestion des pêches ou le « bio-piratage » illustrent cette nouvelle préoccupation.

Mais on peut avoir de cette intégration une vision plus négative, en redoutant la possibilité d'un asservissement des objectifs de protection de l'environnement aux impératifs du développement, aussi bien au Nord qu'au Sud. Certains font remarquer

(Godard & Hubert, 2002) que le concept de développement durable apparaît plus flou et moins exigeant que le concept « d'écodeveloppement », mis notamment en avant par le PNUE (Programme des Nations Unies pour l'Environnement) dans les années 1970 et qui introduisait plus clairement une volonté de rupture par rapport au modèle dominant du développement occidental.

Quoi qu'il en soit, c'est maintenant au sein de ce tripode économique, social et environnemental du développement durable qu'il apparaît nécessaire de penser les questions de la biodiversité. Un tel positionnement nous semble avoir plusieurs conséquences importantes en termes d'attitude et de démarche intellectuelle.

1.3.1. *Un nécessaire élargissement*. Si les enjeux de la « protection de la nature » se focalisaient principalement sur des milieux à faible pression anthropique, et visaient souvent à réduire encore cette pression (réserves, parcs nationaux), les enjeux du développement durable se situent à l'inverse dans les agro-écosystèmes, les écosystèmes urbains, les écosystèmes côtiers exploités. Ces systèmes sont au moins autant, sinon plus, des anthroposystèmes que des écosystèmes et c'est en leur sein que la biodiversité sera amenée à contribuer, positivement ou négativement, au développement. Dans le même esprit, l'intérêt pour la gestion des espèces « banales » et abondantes, jouant donc un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes, viendra élargir une vision trop focalisée sur les espèces rares et menacées.

Même s'il existe de fait un continuum entre différents degrés d'anthropisation des écosystèmes, un tel renversement de perspective vers la « nature ordinaire » – amorcé dès la loi de protection de la nature de 1976 (Blandin, 1986) – est loin d'être évident pour de multiples raisons, conceptuelles, méthodologiques, voire idéologiques. Pour ne prendre qu'un exemple, la délimitation même du système, lorsqu'il s'agit d'un système fortement anthropisé, pourra donner lieu à des divergences radicales selon qu'il sera vu comme un « sociosystème » ou comme un « écosystème » : pour la production du coton au Mali, les bourses américaines ou le comportement des émigrés en Europe font partie du sociosystème, alors que l'écologue se préoccupera plutôt d'intégrer dans son approche le régime des pluies sur le plateau guinéen. De même, la notion de « bassin versant » apparaît pertinente pour fédérer les sciences du milieu physique (hydrologie, pédologie…) autour de la gestion de l'eau mais ne mobilisera les sciences humaines et sociales que si son pourtour correspond également à une entité administrative compétente (ce qui est le cas pour les grands bassins versants français avec les Agences de bassin).

En fait, il devient nécessaire de raisonner à l'échelle de complexes géographiques beaucoup plus vastes – pays, continents, planète. C'est à quoi incite le concept d'empreinte écologique (Wackernagel & Rees, 1996 ; Chap. III) : l'empreinte écologique est

une mesure du fardeau imposé à la nature par un individu, une population ou un pays – voire l'humanité tout entière. Concrètement, ce fardeau est appréhendé par la superficie de terres « sauvages » et cultivées nécessaires pour assurer durablement les niveaux de consommation de ressources et d'énergie dudit individu ou de ladite population et pour recycler les déchets qu'ils produisent. Ainsi, pour qu'il y ait développement durable, il faut appréhender simultanément villes et campagnes, aires protégées et nature « habitée », agrosystèmes et milieux « naturels ».

1.3.2. *Dépasser l'opposition entre innovation et précaution***.** La notion de développement, en particulier dans les pays du Nord, est souvent associée à celle d'innovation, processus créateur de richesses et de bien-être. Celle d'environnement véhicule au contraire des attitudes souvent critiques vis-à-vis de ces innovations, lorsqu'elles apparaissent avoir des impacts négatifs et sous-estimés sur les ressources naturelles. L'émergence du principe de précaution incarne selon certains la montée en puissance de cette vision critique. Il est donc tentant de considérer qu'innovation et précaution constituent les bannières de deux mondes antagonistes – « Prométhée contre Gaïa » pour reprendre l'expression de la philosophe Isabelle Stengers (2003) – et d'en déduire que la science devrait « choisir son camp », chaque camp revendiquant d'ailleurs le monopole de la « vraie » science (Chevassus, 2001).

La notion de développement durable suppose au contraire que la science contribue à nourrir aussi bien la dynamique de l'innovation que la pratique de la précaution, afin d'élaborer des « innovations durables », dont les éventuels effets négatifs auront été identifiés et corrigés dès l'origine. Il convient donc de dépasser ce dilemme entre innovation et précaution, en soulignant que la science peut non seulement contribuer à ces deux démarches, mais aussi s'en enrichir : la prise en compte des risques climatiques ou de ceux liés aux prions sont des exemples d'attitudes de précaution ayant débouché sur des acquis scientifiques majeurs.

Cette vision apparaît particulièrement pertinente dans le cas spécifique de la biodiversité : la précaution d'aujourd'hui, qui incite à conserver un patrimoine encore mal connu et mal compris, contribuera sans doute à l'innovation de demain.

1.3.3. *L'intégration de la diversité culturelle***.** Une conséquence, liée à la précédente, est la prise en compte du comportement des sociétés comme une des composantes de la biodiversité. C'est le concept d'ethnodiversité et de prise en compte des savoirs locaux, mis en avant dans l'article 8 de la Convention sur la diversité biologique signée à Rio de Janeiro en 1992. Cette prise en compte peut néanmoins se lire de plusieurs manières différentes.

La première est de considérer cette composante comme l'expression la plus remarquable, dans notre espèce, de la diversité et d'en faire un élément du patrimoine vivant, au même titre que les autres aspects de la biodiversité. La seconde, plus marquée du courant de l'écologie culturelle, serait de considérer que cette diversité est en grande partie le résultat d'une coévolution entre les sociétés et leur environnement, qu'elle représente des adaptations originales et qu'elle traduit donc « l'empreinte » dans notre espèce de la biodiversité présente et passée de la planète. Enfin, une dernière vision, plus « utilitariste », est de considérer les usages locaux comme ayant, par définition, permis à la biodiversité actuelle d'être ce qu'elle est. De ce fait, décrire et préserver ces connaissances et pratiques locales serait un excellent moyen de conserver la biodiversité (Roussel, 2003 ; Chouvin *et al*, 2004).

Au-delà de la diversité des points de vue émerge la même question que celle que nous avons évoquée à propos de la diversité des écosystèmes : en quoi cette diversité ethnique et culturelle représente-t-elle un « équilibre harmonieux » qu'il conviendrait de préserver en tant que tel (ce qui était sans doute la vision des premiers ethnologues) ? Ne faut-il pas au contraire la considérer comme un état transitoire et contingent dans une longue histoire et se poser la question de la dynamique de cette diversité, en évitant de trop « sacraliser » les situations existantes, aussi bien au Nord qu'au Sud ?

Deux autres points nous semblent à souligner par rapport à cette prise en compte des savoirs locaux. Le premier est que cette attitude doit s'appliquer au sein même de notre société, et pas seulement vis-à-vis de sociétés « exotiques ». De nombreuses personnes, exerçant des activités variées, observent aujourd'hui encore la nature et ses évolutions et élaborent des savoirs qu'il convient de valoriser. Nous reviendrons sur ce point en évoquant l'organisation du suivi de la biodiversité.

Le second point est que cette distinction entre la biodiversité et l'ethnodiversité nous renvoie à la distinction plus globale entre nature et culture. Or cette distinction même, c'est-à-dire la volonté de ranger les entités du cosmos en deux catégories différentes, n'est pas considérée comme pertinente par beaucoup de civilisations. D'autres visions du monde, plus intégrées, existent et l'anthropologue Philippe Descola (2004) a regroupé cette diversité des cosmologies autour de quatre modes majeurs, dont l'un est le mode occidental moderne.

Corrélativement, il est clair que ces autres visions poseront la question du développement durable en termes très différents, dès lors que l'environnement n'est plus considéré comme une entité distincte de la société. Prendre en compte la diversité culturelle, c'est également prendre en compte la diversité même de la notion de culture et, plus globalement, la diversité des conceptions possibles de ce que doit être un « développement durable ».

1.3.4. *La nécessité d'une culture du débat*. La troisième conséquence de l'acceptation du paradigme du développement durable est celle du passage d'une vision monocritère, centrée sur la protection de l'environnement, à une culture du débat contradictoire entre des enjeux divergents. Si la simple dialectique entre les enjeux du développement économique et ceux de l'équité sociale engendrait déjà de nombreuses tensions, il est évident que l'introduction d'un troisième pôle, porteur de ses propres enjeux et exigences, ne pourra qu'augmenter la complexité des choix.

La conservation de la nature, comme finalité spécifique, pouvait éventuellement, dans une vision positiviste, se fonder sur les « lois » scientifiques échappant à la contingence politique et guidant donc des choix « objectifs ». Bruno Latour (1999), en faisant l'analogie avec le fameux mythe platonicien de la « caverne », décrit et critique cette attitude faisant de la science écologique une « révélation » éclairant l'humanité plongée dans les ténèbres et lui imposant ses choix.

La recherche d'une option de développement durable, à un moment donné dans une société donnée, impose à l'évidence une attitude moins dogmatique : les éléments économiques, sociaux et environnementaux doivent pouvoir être examinés avec le même degré de légitimité, même si le débat amène à privilégier finalement certains d'entre eux.

La mise en place de tels débats pose cependant plusieurs questions complexes. Nous en évoquerons deux, celle de la représentativité des acteurs et celle des conceptions éthiques sous-jacentes.

La représentativité des acteurs économiques et sociaux est une question ancienne et ayant donné lieu à différentes propositions et modes de représentation maintenant entrés dans les mœurs. La représentation, au sens politique du terme, de la biodiversité, est une question plus récente, car il s'agit de représenter dans le débat social des entités qui, de fait, ne s'expriment pas, qu'il s'agisse de biodiversité actuelle ou, a fortiori, à venir. Certains considèrent qu'il incombe notamment aux scientifiques « d'incarner » dans le champ social les intérêts de la biodiversité. Bruno Latour (1999) développe cette vision, en insistant sur le fait que ce statut de « porte-parole » ne doit pas les rendre pour autant incontestables : comme tous les porte-parole, ils doivent acceptés d'être soumis à critique. En effet, quels qu'en soient les représentants, la question de connaître réellement le « mandat de négociation » de la biodiversité, à savoir ce qui est acceptable, tolérable moyennant aménagement, ou ce qui représente une menace existentielle est un problème dont on mesure la difficulté et qui appelle à l'évidence à un certain pluralisme de la représentation.

1.3.5. *Quelle éthique pour le développement durable ?* La seconde question est celle des éthiques du développement durable, dont les enjeux amèneront à faire se confronter

de manière plus ou moins explicite les éthiques de la protection de l'environnement et celles du développement, qui se sont élaborées jusqu'alors pour répondre à des préoccupations très différentes.

Les éthiques de l'environnement et de la biodiversité sont en effet multiples. Elles s'expriment plus ou moins explicitement à travers divers débats, notamment ceux autour de l'appropriation du vivant (Chevassus, 2000). On trouvera dans Larrère (1997), Bergandi (2000, 2001) et Blandin (2004) des analyses détaillées de cette diversité, que nous ne présenterons que sommairement.

L'éthique des premiers protecteurs de la nature Chap. VII était souvent une « esthétique », comme chez les peintres à l'origine de la création, en 1853, de la première aire protégée dans la forêt de Fontainebleau. Cette éthique peut également être « théocentrique » et souligner l'impératif pour l'homme de respecter l'œuvre du Créateur. Au forum national de Washington sur la biodiversité en 1986, ce point de vue a été exprimé de manière nette : *« To wipe out unnecessarily whole species (…) is a crime against our Creator »* (Cobb, 1988, cité in Blandin, 2004).

La thèse de la valeur intrinsèque de tous les êtres vivants et de leur droit à l'existence est également avancée et fonde le courant « biocentrique ». Cette vision amène à positionner notre espèce comme une parmi d'autres et à relativiser, voire à remettre radicalement en cause, son droit de perturber le devenir des autres. De manière plus limitée, l'existence de droits propres pour certaines espèces, en particulier les espèces animales domestiques, liées désormais par une « communauté de destin » avec l'homme, est défendue par des philosophes comme Élisabeth de Fontenay (1998). Ce destin commun résulte de la domestication, qui a modifié l'animal pour les besoins de l'homme et crée donc une responsabilité de celui-ci pour assurer désormais l'avenir de ces espèces. Cette notion de « droit des animaux » vis-à-vis de l'homme est d'ailleurs implicitement présente dans certains textes législatifs (Hermitte, 1993). Ce point de vue est relayé par ceux qui considèrent que l'élimination progressive des formes de discrimination, racisme, sexisme et maintenant « spécisme » (discrimination négative à l'encontre des autres espèces) constitue un progrès moral pour l'humanité.

Plus globalement, l'idée que la nature entière possède des droits propres que l'homme doit respecter, même aux dépens de son propre devenir, fonde le courant « écocentrique », qui affirme que l'homme se doit de s'intégrer sans lui nuire au fonctionnement de la planète Terre. Dans cette vision, la terre est elle-même assimilée à un « super-organisme » vivant : c'est l'« hypothèse Gaïa » (la Terre-mère de la mythologie grecque), développée il y a une vingtaine d'années par le Britannique James Lovelock (Barbault, 1994, Stengers, 2003).

Ces différentes éthiques peuvent être qualifiées de « non-utilitaristes », dans la mesure où elles ne se fondent pas, pour justifier la préservation de la biodiversité, sur

un intérêt matériel immédiat pour l'homme. Blandin (2004) souligne que la difficulté à promouvoir la protection de la nature sur de telles bases éthiques a conduit peu à peu, vers le milieu du vingtième siècle, à l'émergence d'un discours beaucoup plus utilitariste, selon lequel les services rendus par la nature étaient mis en avant pour justifier la nécessité d'une protection. Cette évolution peut également s'expliquer par la perception progressive d'une contradiction interne des éthiques non-utilitaristes lorsqu'elles sont confrontées aux aspirations des sociétés au développement : comment une éthique peut-elle conduire à faire des choix susceptibles de restreindre la capacité même de certains hommes à accéder aux satisfactions – esthétiques, morales – dont elle fait l'apologie ?

Avant de conclure ce rapide panorama des éthiques de l'environnement, nous soulignerons qu'elles se placent toutes dans la vision cosmologique occidentale d'une nature comme entité distincte, vision dont nous avons indiqué précédemment le caractère particulier.

Pour sa part, l'éthique du développement est à l'évidence fondée sur des références nettement anthropocentriques et utilitaristes. Comment ces différentes références peuvent-elles se combiner pour fonder une éthique du développement durable ? Une éthique « syncrétique », combinant ces différentes visions, est-t-elle envisageable ?

Une première option est celle de « l'anthropocentrisme étendu », prenant en compte l'intérêt non seulement des hommes actuels mais des générations à venir. Cette option, que l'on peut qualifier de classique et humaniste – car elle conserve comme finalité ultime le devenir des hommes – établit le lien entre les impacts sur la nature et les conséquences qui peuvent en résulter, à court ou à plus long terme, pour l'avenir de l'homme lui-même. C'est en particulier l'approche du philosophe allemand Hans Jonas dans son ouvrage de 1979, *Le Principe responsabilité*, principe ainsi énoncé : « *Agis de façon que les effets de ton action soient compatibles avec la permanence d'une vie authentiquement humaine sur terre [et] de façon que les effets de ton action ne soient pas destructeurs pour la possibilité future d'une telle vie* » (Jonas, 1990). Le respect de la nature devient donc, *via* ses conséquences possibles, un respect du devenir de l'homme lui-même, et représente une sorte de généralisation du principe de Kant « *agis uniquement d'après la maxime qui fait que tu peux vouloir en même temps qu'elle devienne une loi universelle* ». C'est également l'approche du japonais Tomonobu Imamichi (in Ladrière, 1997), qui a défini le concept d'« éco-éthique » comme l'obligation pour la technologie de veiller à créer un « habitat » favorable à l'homme et à son devenir, l'habitat étant défini comme l'environnement aussi bien écologique que social des hommes ;

Cette vision se décline également dans l'approche du « catastrophisme éclairé », défendu par le philosophe Jean-Pierre Dupuy (2002). Cette approche invite en effet à se détourner de toute option présentant un risque, si faible soit-il, de catastrophe

majeure pour l'humanité. Cette éthique anthropocentrique étendue apparaît comme le fondement implicite de la plupart des politiques environnementales. H. D. Rosa l'a notamment montré dans l'analyse de la mise en place du réseau européen « Natura 2000 » (Rosa & Da Silva, 2003).

Une autre option syncrétique, proposée par Patrick Blandin (2004, cf. également Bergandi, 2001 ; Blandin et Bergandi, 2003) est celle de « l'éthique de la coévolution » : elle se fonde sur le constat que l'homme et les autres espèces vivantes sont de fait en situation de dépendance réciproque pour s'adapter et poursuivre leur évolution, au moins dans le cadre de notre planète. Permettre donc à cette dynamique de s'exprimer – ce qui rejoint la notion précédemment évoquée d'adaptabilité durable – peut être considéré comme une attitude avantageuse pour les deux parties. Une telle éthique combine les approches biocentrique et anthropocentrique et s'écarte du dualisme culture-nature pour proposer une vision de « communauté symbiotique » de l'ensemble des êtres vivants. Selon les termes de Bergandi (2001), elle recherche donc une voie médiane, une « convergence pragmatique », entre un « anthropocentrisme environnementalement éclairé » et un « écocentrisme non misanthropique » pour aboutir à une forme « d'humanisme étendu ».

Au-delà des concepts, il conviendrait de confronter ces différentes visions à des situations concrètes pour voir si elles conduisent effectivement à des options de gestion très contrastées. Rosa & Da Silva (2003) observent en effet une certaine convergence dans la traduction pratique d'éthiques éventuellement opposées. Ainsi, dans l'anthropocentrisme strict, ce serait au défenseur de la biodiversité d'apporter la preuve qu'une action humaine va apporter une perturbation grave aux écosystèmes. Dans le biocentrisme ou l'écocentrisme strict, il y a inversion de la charge de la preuve : c'est l'homme qui doit prouver que son action ne va apporter aucune perturbation notable. Or, l'obligation de négociation et la difficulté de démonstrations indiscutables dans les domaines concernés amènent, dans les faits, les deux parties à apporter des éléments de justification et à abandonner un rôle strict d'accusateur ou de défenseur.

Ce nouveau cadre conceptuel global étant posé, nous allons maintenant présenter comment se déclinent et s'articulent les grands volets de la stratégie française de recherche sur la biodiversité.

2. Les quatre axes de la stratégie française. Cette stratégie s'organise autour de quatre axes complémentaires :

— inventorier et décrire les évolutions,
— comprendre la dynamique et prévoir les changements,
— évaluer la fonction et mesurer les impacts,
— développer des pratiques de gestion durable.

Nous ne développerons pas ici la question connexe de l'implication de la recherche dans la formation et l'information de l'ensemble de la société mais il est clair que, dans ce domaine de la biodiversité, cette responsabilité de la recherche pour diffuser de nouveaux concepts et de nouvelles approches est particulièrement importante. On trouvera en particulier dans la contribution conjointe UICN France-CNDD (Anonyme, 2003b) de nombreuses suggestions concrètes dans ce domaine.

Nous soulignerons seulement que la diffusion des nouveaux paradigmes précédemment évoqués au sein même de la communauté scientifique représente un enjeu dont il ne faut sous-estimer ni l'importance, ni la difficulté.

2.1. ***Inventorier la biodiversité, décrire ses évolutions.*** Comme nous l'avons indiqué, l'inventaire de la biodiversité apparaît aujourd'hui une tâche dont l'ampleur avait été sans doute sous-estimée et dont l'essentiel reste à réaliser. Outre des estimations beaucoup plus élevées qu'autrefois du nombre d'espèces restant à décrire (au moins 10 millions d'espèces pour 1,7 décrites) (Anonyme, 2000 ; Bouchet, 2000), la réévaluation de ce travail est liée à deux autres phénomènes :

— le caractère dynamique du système à observer, cette dynamique étant accélérée par les changements globaux, les introductions d'espèces ou les modifications des habitats. Il ne s'agit donc pas d'établir des inventaires une fois pour toutes, comme pour les ressources minières, mais de se doter de dispositifs de suivi régulier dont les pas de temps sont à préciser et devront être adaptés : la progression d'un insecte ravageur des cultures nécessitera des observations quasi quotidiennes en période chaude, alors que l'extension de l'aire de répartition d'un arbre forestier se satisfait largement de pointages annuels.

— la nécessité de ne pas se limiter à l'inventaire de la diversité spécifique et de prendre en compte les autres niveaux d'organisation de la biodiversité. Tout d'abord, la variation intra-spécifique, autrefois minorée par les conceptions typologiques de l'espèce et par des observations essentiellement morphologiques, apparaît aujourd'hui comme une dimension clé, que l'analyse du polymorphisme moléculaire (protéines, acides nucléiques mais aussi métabolites secondaires) a clairement révélée. La connaissance de cette diversité intra-spécifique, de sa structuration (variabilité génétique intra-individuelle, variations inter-individuelles au sein des populations, variations entre populations…) et de sa dynamique apparaît indispensable pour percevoir et comprendre les évolutions intervenant en particulier lors de modifications directes ou indirectes de l'environnement (fragmentation de l'habitat, exploitation, transplantation, réintroduction…). Elle constitue donc une composante de la notion « d'adaptabilité durable » évoquée dans la première partie. Ainsi, la nécessité de prendre en compte la diversité des populations locales et de leurs adaptations spécifiques dans des opé-

rations de repeuplement ou de réintroduction (poissons, oiseaux, mammifères sauvages) est maintenant largement admise.

Parmi les points faibles de la situation actuelle, nous soulignerons en particulier :

— la question clé des référentiels taxinomiques et, corrélativement, de la conservation et de la mise à disposition des collections naturalistes. La nécessité de disposer de flores et de faunes validées, régulièrement révisées, harmonisées sur de vastes zones géographiques est maintenant reconnue par tous, de même que l'importance des collections de référence sécurisées et informatisées, permettant un accès en ligne à un maximum d'informations. Les outils techniques sont maintenant disponibles et des organisations et programmes européens (Cetaf : Consortium of European Taxonomic Facilities, Fauna Europea…) ou mondiaux (Gbif : Global biodiversity Information Facility) sont en place pour coordonner les efforts, mais les moyens humains et matériels apparaissent actuellement nettement insuffisants par rapport à l'ampleur de la tâche. Le programme Reftax (Référentiels Taxonomiques), géré par l'Ifb, constitue la contribution française au Gbif. Il a pour but d'établir la liste de référence des noms scientifiques des espèces, en indiquant le nom actuellement valide, les synonymes anciens parfois encore utilisés et, à terme, le ou les noms communs de l'espèce ;

— la faiblesse numérique des compétences en systématique, cette discipline ayant fait l'objet d'une grande désaffection dans la plupart des organismes nationaux de recherche. Or la question des référentiels et des collections ne peut à l'évidence être traitée que si l'on dispose de telles compétences, qu'il s'agisse d'identifier de nouvelles espèces ou de réviser les classifications existantes. Dans un rapport récent (Anonyme, 2000), l'Académie des Sciences s'est émue de cette situation mais il faudra de longues années pour disposer à nouveau d'un potentiel scientifique à la hauteur de la tâche ;

— la nécessité de développer des indicateurs de la biodiversité, synthétisant les informations disponibles et permettant, comme dans les domaines économiques ou sociaux, d'être un outil de diagnostic et de suivi commun aux différents acteurs. Il ne s'agit certainement pas de se limiter à rechercher un indicateur unique polyvalent, qui pourrait avoir les mêmes effets pervers que la « dictature du Pnb » vis-à-vis du développement. On sait par exemple que certains indicateurs de diversité spécifique comme l'indice de Shannon, réagissent peu, voire de manière paradoxale, à la surexploitation des stocks halieutiques (Lobry *et al.*, 2003). Le développement d'une batterie d'indicateurs, dont on connaît la sensibilité et la spécificité, est donc un impératif fort pour la recherche. Mais l'on mesure également l'intérêt d'indicateurs « synthétiques » pour faire avancer la prise en compte des enjeux, à l'image du rôle que joue « l'équivalent-tonne de dioxyde de carbone » dans le protocole de Kyoto. Cette approche ne rendra pas caduque non plus le repérage direct d'espèces vulnérables ou de milieux menacés, nécessitant des approches spécifiques. Le travail réalisé depuis près de quarante ans

par l'UICN pour établir et actualiser régulièrement la « Liste rouge » des espèces menacées ou disparues est à cet égard exemplaire (www.iucnredlist.org);

— le faible nombre de séries temporelles longues et fiables. Les données d'inventaire disponibles sont souvent ponctuelles, ou, lorsqu'elles ont été réalisées à plusieurs reprises, ne constituent pas de véritables répétitions, ne serait-ce que parce que des possibilités de repérage géographique précis n'étaient pas disponibles. Ainsi, même si certaines remontent au dix-huitième siècle, la plupart des données collectées par le Muséum national d'histoire naturelle (Anonyme, 2002c) concernent les trente dernières années. Une série historique comme celle de la présence du loup en France (1750-1925), obtenue à partir d'une thèse portant sur des documents d'archives, constitue, hélas, un cas exceptionnel. Lorsque l'on dispose de telles séries longues, on constate parfois que des tendances considérées comme monotones (croissance ou décroissance de populations) peuvent se révéler beaucoup plus complexes et obligent à réviser les interprétations qui en découlent. La gestion des stocks de poissons en fournit de nombreux exemples (Thibault *et al.*, 1987; Lasker, 1989). Thibault *et al.* soulignent par exemple que la décroissance des pêches de saumons observées depuis 1966 en Bretagne est à interpréter en prenant en compte que des séries plus longues, établies en Angleterre, montrent que 1966 correspond à un maximum d'abondance depuis les années cinquante. Il convient donc à la fois de mettre en place ces dispositifs de suivi, mais également de développer des recherches pour reconstituer des séries passées, à l'image des travaux des climatologues et des historiens sur les évolutions passées du climat. Lasker (1989) indique par exemple que l'étude de l'abondance des écailles dans les sédiments marins a permis de montrer que de grandes fluctuations d'abondance existaient chez la sardine et l'anchois du Pacifique bien avant le développement de la pêche industrielle (cf. également Chavez *et al*, 2003). Outre, sur le très long terme, les travaux des paléontologues sur les grandes crises de la biodiversité, il convient de mentionner, pour une période plus récente, les approches des archéo-zoologistes et des archéo-botanistes, qui aident à comprendre l'évolution et la dispersion d'espèces en liaison avec les activités humaines (Vigne, 2003). La récente étude de Pascal *et al.* (2003) sur l'évolution de la faune française de vertébrés au cours des 10 000 dernières années est un bel exemple de cette approche.

2.2. ***Comprendre la dynamique, prédire les changements.*** L'état de la biodiversité étant mesuré et suivi, il convient également d'en comprendre la dynamique au sens précis du terme, à savoir la nature et l'importance des facteurs responsables des évolutions observées, en particulier les rôles respectifs des activités humaines et des facteurs naturels, à l'instar de ce qui a été progressivement développé pour les gaz à effet de serre et le réchauffement climatique.

Plusieurs considérations sont à prendre en compte dans cette démarche. Tout d'abord, l'importance des effets indirects et les limites corrélatives des approches sectorielles. Il apparaît de plus en plus nettement que les modifications de la biodiversité résultent principalement d'évolutions de pratiques dans des domaines variés et n'ayant pas forcément de liens forts avec la biodiversité. Par exemple, le rôle de l'exploitation directe (pêche amateur ou professionnelle) par rapport aux politiques énergétiques (barrage) ou agricoles (remembrement) sur la réduction des stocks de poissons migrateurs européens est de plus en plus minoré (Thibault, 1987). D'où la nécessité d'élargir les échelles d'observation à l'ensemble de l'espace social et de mettre en relation des bases de données variées, comme nous l'avons signalé dans l'analyse des stratégies d'inventaire.

Autre difficulté, la nature souvent complexe des relations de couplage entre la modification naturelle ou anthropique d'un facteur de l'environnement et la réaction d'une population ou d'un peuplement. Cette complexité rend souvent peu pertinentes des études expérimentales en faisant varier 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 ; voir également Chap. III). 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 s'exprime à travers des modifications complexes de la chaîne trophique pouvant favoriser, au moins temporairement, les espèces d'eaux froides Encart (7), Chap. IV. Il conviendrait donc de développer des approches comparatives, de type « épidémiologiques », dans lesquelles la comparaison d'évolutions similaires ou divergentes dans les temps (série longues) ou l'espace (comparaison d'écosystèmes homologues) permet d'inférer les facteurs impliqués. Ceci nous ramène à l'importance – déjà soulignée – de diversifier les modes de recherche et à l'impérieuse nécessité de mettre en place de véritables observatoires de recherche en environnement (Ore), organisés en réseau et dotés des moyens nécessaires à leur fonctionnement à long terme.

Dernier point qu'il nous semble nécessaire d'évoquer, la séparation des rôles respectifs des facteurs naturels et des activités humaines est parfois difficile. Ainsi les modèles d'analyse de viabilité des populations montrent que le déclin d'une population peut résulter de deux phases successives : au cours de la première, une fragmentation de l'habitat ou une surexploitation excessive réduit la taille de la population. En dessous d'un certain seuil, des phénomènes endogènes de nature écologique (envahissement de la niche écologique par d'autres espèces), démographique (probabilité de

rencontre des reproducteurs) ou génétique (consanguinité) vont conduire à une forte probabilité d'extinction « naturelle », même si les perturbations externes ont cessé.

Ce phénomène pourra donc donner lieu à des interprétations conflictuelles du rôle de l'homme dans les évolutions observées, par exemple dans le cas du déclin des pêcheries de morue en Atlantique (Mac Garwin, 2004).

Pour conclure ce volet de la stratégie nationale, nous insisterons sur la nécessité de renforcer deux champs disciplinaires importants, qui ont connu une certaine désaffection au sein des sciences du vivant depuis une vingtaine d'années. Ces disciplines nous semblent en effet fondamentales pour comprendre la dynamique complexe de la biodiversité face aux changements globaux.

Le premier domaine est celui de la biologie environnementale des organismes, c'est-à-dire l'étude des relations entre les organismes et leur milieu de vie, dans les conditions réelles d'expression de ces relations (ce qui était en fait la définition initiale de l'écologie par Haeckel en 1866 !). 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 ou végétales 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, alors que cette question est d'une importance primordiale pour augurer, par exemple, des conséquences des changements climatiques ou de la modification des habitats (Le Maho, 2002 ; voir également Chap. III).

Or, 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).

Ces observations 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 & Boujard, 1987). Il apparaît donc aujourd'hui techniquement possible et scientifiquement souhaitable de donner un nouvel élan à de telles recherches et de rompre avec un modèle qui voudrait que les individus ne soient que des porteurs fugaces et des transmetteurs passifs de gènes (Atlan, 1999).

Le second domaine est celui de l'écotoxicologie, en dépassant là aussi les études sur des organismes « modèles » isolés et en milieu contrôlé pour aborder la difficile question de l'impact chronique de polluants sur des populations ou des peuplements. La présence – désormais avérée, détectable et certainement durable – de très nombreuses molécules de synthèse dans tous les écosystèmes fait en effet l'objet des avis les plus divers sur les conséquences éventuelles de ce phénomène. Cette divergence forte des opinions est en grande partie une mesure de notre ignorance : le rapport Kourilsky-Viney sur le principe de précaution (Kourilsky & Viney, 2000) évalue à 7 % des molécules celles qui ont fait l'objet d'une évaluation détaillée de leurs impacts sanitaires et environnementaux. Or, plus de 100 000 substances chimiques sont actuellement utilisées en Europe, dont 10 000 dépassent une production annuelle de 10 tonnes (Ineris, 2000, 2002). Le programme européen Reach (Registration, Evaluation, Authorization of Chemicals), approuvé récemment, vise à remédier à cet état de fait mais il est à craindre que le faible nombre d'experts en toxicologie environnementale ne constitue une limite forte à des progrès rapide dans ce domaine, et que, par rapport à cette question des faibles doses chroniques, l'accent ne soit mis en priorité sur les risques pour la santé humaine plutôt que sur les impacts environnementaux.

2.3. ***Évaluer la fonction, mesurer les impacts.*** Ce troisième axe du programme national de recherche sur la biodiversité en est certainement la clé de voûte, puisqu'il aborde la question du rôle de la biodiversité et de sa contribution aux ambitions du développement durable, à travers en particulier la notion de « services écologiques ». Soulignons cependant qu'il ne pourra faire effectivement l'objet de recherches pertinentes que si les deux premiers axes sont suffisamment investis et interagissent avec lui. Rappelons également que cette approche « utilitariste » est éthiquement connotée et ne saurait constituer le seul éclairage possible des choix de gestion.

En termes de recherche, cette question du rôle de la biodiversité se décompose en deux volets de difficulté très différente et mobilisant des ensembles disciplinaires assez distincts.

2.3.1. *Les services rendus par la biodiversité***.** Le premier volet est relatif à la mise en évidence de services rendus par des « composants » de la biodiversité (un gène, une population ou espèce particulière, un écosystème…) à travers des produits ou des services.

Cet inventaire est déjà impressionnant et nous ne le détaillerons pas. La totalité de nos aliments, une partie de notre énergie et de nos matériaux, une grande partie de nos médicaments Chap. V dérivent de composantes de la biodiversité présente ou passée. Nous n'évoquerons que deux aspects de cet inventaire :

Le premier est qu'il demeure entièrement d'actualité. Dans le domaine alimentaire, la recherche de micro-organismes permettant de conférer aux produits des caractéristiques nouvelles de goût, de texture est une composante importante de l'innovation (Balandreau, 2000) ; dans le domaine pharmacologique, la recherche de nouvelles molécules « tête de série » demeure active, en particulier chez les espèces marines, même si les molécules identifiées sont ensuite modifiées et produites le plus souvent par synthèse (Chevassus N., 2000). Un exemple récent est la découverte, dans l'estomac des manchots, d'un peptide à activité antibactérienne et antifongique assurant la conservation de poissons ingérés pendant trois semaines à une température de 38 °C (Thouzeau *et al*, 2003).

La seconde remarque est liée au développement des techniques de génie génétique, qui permettent de transférer et de faire s'exprimer un gène d'une espèce donnée dans n'importe quelle autre espèce. L'idée d'aller repérer des gènes intéressants, en particulier d'adaptation à des milieux difficiles, dans des espèces sans intérêt économique direct pour améliorer les espèces domestiques animales et végétales est à la base de nombreux discours sur le potentiel des OGM. Quelle qu'en soit la portée réelle, cette perspective a donné lieu au développement de nouvelles formes d'appropriation, étatiques ou privées, de la biodiversité (Aubertin *et al.,* 1998 ; Aubertin, 2000 ; Chevassus, 2000). Ces approches apparaissent souvent plus soucieuses de profits à court terme que de gestion à long terme de ce patrimoine. L'impact indirect sur la biodiversité de ces nouvelles formes d'appropriation peut donc se révéler dans les faits plus préjudiciable que les éventuels impacts écologiques directs liés à la dissémination des OGM.

Outre cette contribution à l'élaboration de produits particuliers, les écosystèmes jouent un rôle fondamental dans la qualité d'un certain nombre de biens communs : qualité de l'eau, qualité de l'air, régulation du climat, dépollution, formation et conservation des sols, pollinisation des cultures… C'est la notion – de plus en plus mise en avant – de « service écologique », qui élargit considérablement la perspective précédente axée sur les seuls produits et qui met effectivement l'accent sur une contribution forte de la biodiversité à un certain nombre de facteurs clés du développement durable.

Pour terminer ce rapide survol de ce premier volet, signalons la question de l'évaluation économique de l'ensemble des valeurs représentées par ces produits et ser-

vices. Si les produits faisant l'objet d'échanges marchands peuvent être aisément évalués en termes monétaires, il n'en est pas de même des dimensions non monétaires de ces produits et, a fortiori, des services écologiques ne donnant pas lieu à des échanges marchands. Les économistes ont donc développé dans ce domaine des méthodes indirectes aboutissant parfois à des chiffres considérables (cf. Costanza, 1997 dans Vivien, 2000), dépassant largement le PNB mondial, mais l'on peut s'interroger sur la validité de telles approches.

2.3.2. *Les conditions de la fonctionnalité***.** Si le volet précédent suppose un travail d'inventaire s'appuyant sur des techniques et des méthodes bien établies, il n'en est pas de même du second volet, c'est-à-dire la définition des conditions nécessaires à la production par les écosystèmes de ces produits et services. Autrement dit, quelles sont les composantes d'un écosystème qui apparaissent indispensables à cette production et qui devraient, de ce fait, faire l'objet d'une attention particulière ? Existe-t-il dans un écosystème une hiérarchie des espèces, certaines apparaissant nécessaires et d'autres « facultatives » ?

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 ; Loreau & Behera, 1999 ; Loreau, 2000 ; Naeem, 2000 ; Ponsard *et al.* 2003 ; Loeuille & 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 (Blandin *et al*, 1976). Blandin (2004) souligne que les tenants de la diversité spécifique contestent, voire dénoncent cette notion d'espèces « similaires », en soulignant que toute espèce est originale et peut représenter un potentiel pour l'avenir, même si elle joue un rôle apparemment mineur dans un écosystème à un instant donné.

— 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 impor-

tant 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 « clés de voûte »), cette géométrie favoriserait la résistance de ce réseau aux perturbations (Ponsard *et al.*, 2003).

— Le fait d'introduire ou de retirer une espèce aura des conséquences sur les autres espèces, qui pourront modifier leurs comportements ou leurs relations. Cette capacité plus ou moins grande d'adaptation des espèces – on parle de « plasticité » et l'on retrouve l'importance de la biologie des organismes – sera donc une composante importante de la stabilité des écosystèmes.

— Il convient, pour parler du « rôle » de la biodiversité, de bien identifier les caractéristiques de l'écosystème auxquelles on s'intéresse : s'agit-il de productivité, par exemple de la production annuelle, par une prairie permanente, d'herbe consommable par des herbivores ? De « résistance », capacité à rester stable face à une perturbation ? Ou de « résilience », capacité à revenir à l'état initial après une perturbation ? Ces deux dernières notions de résistance et de résilience peuvent en effet apparaître plus importantes dans une perspective à moyen terme que la productivité maximale et la biodiversité semble y jouer un rôle plus net.

— Enfin, la question du potentiel évolutif est à considérer et oblige à ne pas considérer les seules propriétés instantanées d'un écosystème. Cette notion est bien connue en agronomie : un champ clonal de maïs hybride est un optimum instantané en termes de productivité dans un contexte technico-économique donné, mais son potentiel évolutif est restreint. Sans aller jusqu'à cet extrême, il apparaît que de nombreux agrosystèmes obéissent au même compromis en faveur du court terme. La question de leur « adaptabilité durable », évoquée dans la première partie, est donc à poser.

2.4. ***Développer des pratiques de gestion durable.*** Comme nous l'avons indiqué dans la première partie, l'élaboration de projets de développement durable nécessite une démarche impliquant tous les acteurs concernés. La recherche ne saurait donc prétendre fournir des solutions clés en mains et universelles. En revanche, elle se doit d'élaborer de nouveaux outils de gestion adaptés à deux aspects importants du nouveau contexte :

— d'une part le fait d'avoir à gérer des systèmes fortement anthropisés et des éléments de « nature ordinaire » Voir 1.3.1 ;

— d'autre part, l'influence sans doute forte sur la biodiversité de politiques sectorielles ayant d'autres finalités (urbanisme, transport, agriculture, énergie…), ce qui oblige à élaborer des outils pouvant s'insérer dans ces politiques sectorielles.

Cela ne signifie certes pas que la recherche doive se désengager de l'appui à des opérations ayant la conservation comme finalité première : améliorer ces outils de conservation, des cryobanques à la gestion durable des espaces protégés (Babin, 2002 ; Barthold *et al.*, 2003) ou des collections vivantes, demeure un thème qu'il convient de maintenir, mais dont on mesure mieux aujourd'hui les limites, en France comme ailleurs.

Nous présenterons ces nouveaux enjeux en distinguant de manière un peu arbitraire les outils écologiques et les outils socioéconomiques, étant entendu que ces deux types d'outils seront à mobiliser dans des situations concrètes. Nous renvoyons également à la réflexion plus détaillée du chapitre VII sur les bases d'une nouvelle stratégie de conservation de la nature.

2.4.1. *De nouveaux outils écologiques*. La gestion d'espaces « ordinaires », fortement anthropisés, ne permet pas d'appliquer sans adaptation un certain nombre de lois écologiques de base. Ainsi, l'application de la théorie insulaire (Rosenzweig, 2000 ; voir également Chap. II) à la conservation d'espèces forestières oblige à imaginer des forêts d'une taille incompatible avec le morcellement actuel des massifs forestiers. D'où l'intérêt d'outils d'aménagements écologiques, assurant une connectivité entre ces composantes et donnant à ce maillage une « taille virtuelle » équivalente à un massif continu (haies, forêts linéaires le long des routes et des cours d'eau…). De même, le concept de « refuges » permet d'éviter l'apparition d'une entomofaune résistante aux produits insecticides en délimitant et en localisant de manière pertinente un certain nombre de zones non traitées. Cette approche peut être appliquée aussi bien à des insectes vecteurs de maladies qu'à des ravageurs des cultures mais la localisation de ces refuges doit être réfléchie en fonction de la biologie de chaque espèce.

Autre exemple, la transposition de la notion de « réserve » au milieu marin pour assurer une gestion durable des pêches pose de difficiles problèmes. La taille efficace et la répartition spatiale des réserves doivent en effet s'adapter aux caractéristiques biologiques des espèces à protéger, en particulier à leur mode de reproduction et de dispersion des larves, d'où de nécessaires travaux combinant observation et modélisation (Allison *et al*, 1998 ; Roberts, 1997). En outre, sur un plan sociologique, les pêcheurs sont plus accoutumés à la gestion par quotas ou période de pêche qu'à la notion de réserve, considérée souvent davantage comme une « concession aux écologistes » que comme un véritable outil de gestion (Pauly & Watson, 2003). On voit donc, comme nous l'avons évoqué dans la première partie, que le développement de ces nouveaux outils obligera à des approches interdisciplinaires combinant étroitement les sciences physiques, biologiques et sociales Chap. III.

Dans le même esprit, l'identification des objectifs des gestionnaires de l'espace mérite des efforts accrus pour être traduite en question de recherche pertinente. Ain-

si, des concepts comme la « pénétrabilité » d'un Causse pour des éleveurs de moutons (Hubert, 2000) ou l'adaptation d'un système agraire à la production d'une eau minérale de qualité (Deffontaines & Brossier, 2000) ont nécessité un important travail interdisciplinaire avant d'être traduits en termes de « génie écologique ». On trouvera en particulier dans le récent ouvrage de Bernard Hubert (2004) de nombreux exemples de cette démarche et de sa difficulté à échapper au « réductionnisme disciplinaire », qui voudrait souvent transformer un objet complexe comme un système pastoral en questions de comportement animal ou de productivité végétale.

Autre aspect de ces nouveaux outils, le traitement des invasions ou des proliférations d'espèces (rongeurs, oiseaux piscivores…) doit trouver un équilibre délicat entre protection stricte et éradication massive et s'adapter aux « représentations sociales » de ces espèces. Même si elle apparaît désuète et non pertinente aux scientifiques, la dichotomie « utile ou nuisible » est en effet un cadre de pensée souvent utilisé pour la gestion de la biodiversité.

Signalons également que la notion de « connectivité » ne peut être présentée comme une panacée et n'est pas dénuée d'ambiguïté : le fait de conserver un certain niveau de fragmentation des habitats peut conduire à des risques d'extinction locale de populations mais peut également favoriser sur le long terme des phénomènes d'adaptation, voire de spéciation. Il conviendra donc là aussi de trouver la voie entre des attitudes de conservation stricte de tout isolat local et d'autres préconisant un large brassage sur l'ensemble de l'aire de répartition d'une espèce.

L'élaboration de ces différents outils nécessite donc de combiner les observations de terrain, les modélisations, et les expérimentations et de s'insérer dans la logique de la « spirale d'apprentissage » évoquée dans notre première partie.

2.4.2. *De nouveaux outils socio-économiques***.** Dès lors que la conservation de la biodiversité s'appuiera en partie sur des stratégies sectorielles ayant d'autres finalités (transport, habitat, agriculture…), il conviendra :

— d'une part de développer des approches interdisciplinaires pour appréhender ces différents secteurs et y décliner de manière cohérente un objectif donné. La stratégie nationale (Anonyme, 2003e) fournit dans ses annexes des éléments de stratégies spécifiques pour les domaines de l'agriculture, de la santé, du changement climatique…

— d'autre part, de définir les systèmes d'incitation adaptés à ces secteurs spécifiques et à leurs acteurs, en termes de capacité à faire prendre en compte des enjeux liés à la biodiversité. En effet, selon les caractéristiques techniques, économiques et sociales d'une activité, l'efficacité des mesures – taxation ou exonération, quotas, contractualisation, réglementation – sera variable. Il y a donc un important champ de recherches à explorer pour fournir aux gestionnaires des outils adaptés à leurs objectifs.

En outre, la recherche française a vocation à se pencher sur la mise en œuvre de ces politiques dans des contextes très diversifiés au niveau de notre planète et il importe donc de développer ces recherches en partenariat avec de nombreux pays du Sud où les enjeux du développement durable sont particulièrement difficiles à affronter.

3. Conclusion. Au terme de cette présentation de la stratégie française de recherche sur la biodiversité, nous souhaitons revenir sur trois aspects que nous avons évoqués et qui, dans le contexte actuel, donnent à ces recherches des caractéristiques pouvant apparaître pénalisantes par rapport à d'autres thématiques. Plutôt que nier ces réalités, il nous semble en effet indispensable de les reconnaître et de les prendre en compte si l'on veut obtenir une réelle mobilisation de la communauté scientifique nationale et internationale sur ces enjeux.

Le premier aspect est le nécessaire investissement sur la mise en place et le suivi des systèmes d'information et d'observation adaptés. Cette nécessité a été identifiée depuis longtemps, en particulier par le Programme interdisciplinaire de Recherche en Environnement du Cnrs (Piren) au début des années quatre-vingt. Mais le risque est grand de voir cet enjeu délaissé à la fois par les scientifiques et les gestionnaires dans un stérile renvoi de balles, alors que nous avons montré qu'il constitue un fondement indispensable à la fois à la recherche et à la gestion. Il convient donc que les débats nécessaires s'instaurent, que les ambiguïtés sur les rôles des uns et des autres soient levées, afin de déboucher sur des solutions durables.

Le second est l'indispensable interaction avec les gestionnaires, dans ce que nous avons appelé la « spirale d'apprentissage ». Là aussi, cette démarche peut apparaître comme marginale et potentiellement moins productive par rapport à la recherche « classique », peu habituée à devoir construire et conduire en partenariat ses problématiques. Elle peut également susciter des réticences chez les gestionnaires, plus familiarisés avec une stricte séparation des tâches. Une approche pragmatique, visant à identifier, soutenir et mettre en valeur des réussites dans ce domaine sera sans doute la meilleure stratégie pour dépasser ces réticences.

Enfin, la dernière contrainte est la prise en compte du pas de temps souvent long de nombreux processus écologiques ou socio-économiques, qui oblige à ne pouvoir conclure qu'après des investissements humains et matériels de longue durée. Nous n'insisterons pas sur les éventuelles incompatibilités entre cette exigence et certaines visions de productivité à court terme de la recherche. Par contre, nous sommes persuadés qu'il y a là une opportunité considérable pour illustrer vis-à-vis de la société l'importance d'un dispositif public de recherche s'inscrivant dans la durée et pouvant prendre en compte ces enjeux.

Allison G. W., Lubchenco J., Carr M. H., 1998,
« Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation », *Ecol. Appl.*, n° 8, 1998, p. 79-92.

Anonyme, 2000,
Ordonner la diversité du vivant, Rapport de l'Académie des Sciences, rst n° 11 ; Ed. Tec & Doc, Paris, 258 p., ISBN 2-7430-0432-0.

Anonyme, 2002a,
La Science au service du développement durable. Contribution des organismes publics de recherche français, éditions du ministère délégué Recherches et nouvelles Technologies, 112 p., www.recherche.gouv.fr/rapport/devdurable/default.htm

Anonyme, 2002b,
Livre blanc des acteurs français du développement durable, Comité français pour le sommet mondial du développement durable, Johannesburg, p. 99-103, www.environnement.gouv.fr/actua/com2003/developpement_durable/documentation. htm

Anonyme, 2002c,
Service du Patrimoine naturel. Catalogue des bases de données et des publications, éditions du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 92 p., ISBN 2-85653-543-7.

Anonyme, 2002d,
Cahiers d'habitats Natura 2000, tome VII *: Espèces animales*, La documentation française, Paris, 353 p., ISBN 2-11-004975-8.

Anonyme, 2003a,
La Recherche au service du développement durable, Rapport intermédiaire, éditions du ministère délégué Recherches et nouvelles Technologies, 53 p., www.recherche.gouv.fr/rapport/devdurable/devdurable.htm

Anonyme, 2003b,
Au nom du Vivant. Contribution à la stratégie nationale pour la biodiversité, éditions Comité français de l'UICN et Conseil national du développement durable, 2003, 56 p., www.uicn.fr

Anonyme, 2003c,
Stratégie nationale de développement durable, Comité interministériel pour le développement durable, 170 p., www.environnement.gouv.fr

Anonyme, 2003d,
Biodiversité et conservation dans les collectivités françaises d'outre-mer, éditions Gargominy, Comité français pour l'UICN, 246 p., ISBN 2-9517953-3-5.

Anonyme, 2003e,
Stratégie sectorielle de recherche pour la biodiversité, éditions du ministère délégué Recherches et nouvelles Technologies et ministère de l'Écologie et du Développement durable, 33 p., www.gis-ifb.org

Anonyme, 2004a,
La Stratégie nationale pour la biodiversité, éditions du ministère délégué Recherches et nouvelles Technologies, 49 p., www.environnement.gouv.fr

Atlan H., 1999,
La fin du « tout génétique » ? Vers de nouveaux paradigmes en biologie, INRA, coll. « Sciences en question », Paris. ISBN 2-7380-0863-1.

Aubertin C., 2000,
« L'ascension fulgurante d'un concept flou », *La Recherche*, n° 333, p. 84-87.

Aubertin C., Boisvert V., & Vivien F. D., 1998,
« La construction sociale de la question de la biodiversité », *Natures, Sciences, Sociétés*, n° 1, p. 7-19.

Babin D., 2002,
Des espaces protégés pour concilier conservation de la biodiversité et développement durable, Les Cahiers de l'Ifb, Ifb, Paris, 52p.

Balandreau J., 2000,
« Gérer la diversité microbienne », *La Recherche*, n° 333, p. 28-30.

Barabasi A. L., & Bonabeau E., 2003,
« Réseaux invariants d'échelle », *Pour la Science*, n° 314, p. 58-63.

Barbault R., 1994,
Des baleines, des bactéries et des hommes, Odile Jacob, Paris, p. 209-211.

Barthold C. *et al.*, 2003,
« Bilan de dix ans de débats passionnés sur la gouvernance des espaces protégés en France », *Revue forestière française*, n° 6, p. 495-509.

Baudry J., 1988,
« Approche écologique des paysages », *Courrier de la cellule environnement de l'Inra*, n° 4, p. 15-17.

Bergandi D., 2000,
« Écologie, éthique environnementale et holisme ontologique », in **Fagot-Largeault A.** et **Ascot P.** (ed.), *L'Éthique environnementale*, éditions SenS, p. 65-79, isbn 2-908-965-20-8.

Bergandi D., 2001,
« Biodiversité », in **Hottois G.** et **Missa J.-N.** (dir.), *Nouvelle encyclopédie de bioéthique*, De Boeck Université, Bruxelles, p. 104-112. isbn 2-8041-3712-0.

Blandin P., 1980,
« Évolution des écosystèmes et stratégies cénotiques », *Recherches d'écologie théorique*, Maloine, Paris, p. 221-234.

Blandin P., 1986,
« Bio-indicateurs et diagnostic des systèmes écologiques », *Bulletin d'écologie*, n° 17 (4), p. 215-307.

Blandin P., 2004,
« Biodiversity, between science and ethics », in **Shakir Hanna S. H**. et **Mikhails W. Z. A.** (eds.), *Soil Zoology for Sustainable Development in the 21th Century*, Le Caire, p. 3-35.

Blandin P., Barbault R. & Lecordier C., 1976,
« Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique », *Bulletin d'écologie*, n° 7 (4), p. 391-410.

Blandin P. & Bergandi D., 1997,
« Entre la tentation du réductionnisme et le risque d'évanescence dans l'interdisciplinarité : l'écologie à la recherche d'un nouveau paradigme », in **Larrère, R. & Larrère, C.** (eds.), *La Crise environnementale (Paris, 13-15 janvier 1994)*, Inra, coll. « Les Colloques », n° 80, Versailles, p. 113-129.

Blandin P. & Bergandi D., 2003,
« La nature avec ou sans hommes ? », *La Recherche,* Hors série n° 11 : *La Terre,* p. 67-71.

Blandin P. & Lamotte M., 1988,
« Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe », *Bulletin d'écologie*, n° 19 (4), p. 547-555.

Blandin P. & Luce J.- M., 1994,
« La surveillance des systèmes écologiques et de la biodiversité, problèmes conceptuels et méthodologiques », *Bulletin de la société entomologique de France*, n° 99, p. 39-54.

Bouchet P., 2000,
« L'insaisissable inventaire des espèces », *La Recherche*, n° 333, p. 40-45.

Chavez F. P., Ryan J., Lluch- Cota S. E. & Ñiquen M., 2003,
« From anchovies to sardines and back : multi-decadal change in the pacific ocean », *Science*, n° 299, p. 217-221.

Chevassus B., 2000,
« L'appropriation du vivant : de la biologie au débat social », *Courrier de la cellule environnement de l'Inra*, n° 40, p. 5-21, ISSN 1241-3992, www.inra.fr/internet/Produits/dpenv

Chevassus B., 2001,
« Quatre attitudes face aux controverses », *La Recherche*, n° 339, p. 82-85.

Chevassus N., 2000,
« L'industrie aime bien, sans plus », *La Recherche*, n° 333, p. 92-95.

Chouvin E., Louafi S. & Roussel B., 2004,
Prendre en compte les savoirs et savoir-faire locaux sur la Nature. Les expériences françaises, Les documents de travail de l'Iddri (Institut du développement durable et des relations internationales), n° 1, 28 p., www.iddri.org

Condé S., 2000,
« L'Europe en quête de consensus », *La Recherche*, n° 333, p. 46-47.

De Fontenay E., 1998,
Le Silence des bêtes, Fayard, Paris.

Descola P., 2004,
« Le monde, par-delà la nature et la culture », *La Recherche*, n° 374, p. 63-67.

Desffontaines J.-P. & Brossier J., 2000,
« Système agraire et qualité de l'eau. Efficacité d'un concept et construction négociée d'une recherche », *Natures, Sciences, Sociétés*, n° 8-1, p. 14-25.

Dupuy J.-P., 2002,
Pour un catastrophisme éclairé. Quand l'impossible devient certain, Seuil, Paris.

Ferraroli S., Georges J.-Y., Gaspar P. & Le Maho Y., 2004,
« Where leatherback turtles meet fisheries », *Nature,* n° 429, p. 521-522.

Griffin D., Kellogg C., Garrison V. & Shinn E., 2003,
« La mondialisation des poussières », *Pour la Science*, n° 309, p. 80-85.

Guy P., 1990,
« De l'avenir de la diversité biologique chez les végétaux », *Courrier de la cellule environnement de l'Inra,* n° 12, p. 15-24., ISSN 1241-3992, www.inra.fr/internet/Produits/dpenv

Godard O. & Hubert B., 2002,
Le Développement durable et la Recherche scientifique à l'Inra. Rapport intermédiaire de mission, 45 p., www.inra.fr/developpement-durable/RapportDevDur.pdf

Hermitte M. A., 1993,
« L'animal à l'épreuve du droit des brevets », *Natures, Sciences, Sociétés*, n° 1, p. 47-55.

Hubert B., 2002,
« Les recherches sur le Méjan : les disciplines au cœur des tensions entre science et politique », *Natures, Sciences, Sociétés*, n° 10-2, p. 67-69.

Hubert B., 2004,
Pour une écologie de l'action, Arguments, Paris, 430 p. ISBN 2-909109-29-1.

Hubert B. & Bonnemaire J., 2000,
« La construction des objets dans la recherche interdisciplinaire finalisée : de nouvelles exigences pour l'évaluation », *Natures Sciences Sociétés*, n° 8-3, p. 5-19.

Ineris Magazine, www.iineris.fr/actualites/actualites.htm

Jonas H., 1993,
Le Principe responsabilité, Trad. française, éditions du Cerf, Paris.

Kourilsky P. & Viney G., 2000,
Le Principe de précaution, Odile Jacob, Paris.

Ladrière J., 1997,
L'Éthique dans l'univers de la rationalité, Artel-fides, Québec, p. 12, 63-64, 229-243.

Lamotte M., Sacchi C. F. & Blandin P., 1984,
« Écologie », *Encyclopaedia Universalis*, 2e édition, vol 5, p. 439-453.

Lasker R., 1989,
« Les déterminants du recrutement », in **Troadec J.-P.** (ed.), *L'Homme et les Ressources halieutiques*, Ifremer Plouzané, p. 189-222, isbn 2-905434-25-2.

Latour B., 1999,
Politiques de la Nature. Comment faire entrer les sciences en démocratie, La Découverte, Paris, isbn 2-7071-3078-8.

Larrère C., 1997,
Les Philosophies de l'environnement, Puf, Paris.

Le Maho Y., 2002,
« Nature and function », *Nature,* n° 416, p. 21.

Le Maho Y., 1995,
« Le suivi des animaux dans la nature », in **Legay J-M** & **Barbault R.**, *La Révolution technologique en écologie*, Masson, Paris, p. 137-153.

Lobry J., Gascuel D. & Domain F., 2003,
« La biodiversité des ressources démersales du plateau continental guinéen : utilisation d'indices classiques pour un diagnostic sur l'évolution de l'écosystème », *Aquatic Living Resources*, n° 16, p. 59-68.

Loeuille N. & Loreau M., 2004,
« Nutrient enrichment and food chains : can evolution buffer top-down control ? », *Theoretical Population Biology*.

Loreau M., 2000,
« L'Europe comme laboratoire », *La Recherche*, n° 333, p. 75-76.

Loreau M. & Behera N., 1999,
« Phenotypic Diversity and Stability of Ecosystem Processes », *Theoretical Population Biology*, n° 56, p. 29-47.

Mac Garvin M., 2004,
« La pêche : des captures à la prise de conscience », *Signaux précoces et leçons tardives : le principe de précaution 1896-2000*, Rapport de l'Agence européenne de l'Environnement, traduction française de l'Ifen, Orléans, p. 27-48, www.ifen.fr

May R. M., 1972,
« What is the chance that a large complex system will be stable ? », *Nature*, n° 237, p. 413-414.

Naeem S., 2000,
« Expérimenter sur des écosystèmes », *La Recherche*, n° 333, p. 71-75.

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) », *Revue d'écologie (la terre et la vie)*, n° 42 (4), p. 357-376.

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.- D., Keith P., Clergeau P., 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, 381 p., www.rennes.inra.fr/scribe/recherche/inventaire.htm

Pauly D. & Watson R., 2003,
« Les derniers poissons », *Pour la Science*, n° 311, p. 39-43.

Ponsard S., Devaud J.- M. & Tabacchi E., 2003,
« Biodiversité : les espèces tissent leurs réseaux », *Pour la Science*, n° 314, p. 122-126.

Ricard J., 2003,
« La complexité biologique », *Pour la Science*, n° 314, p. 30-33.

Roberts C. M., 1997,
« Connectivity and management of Caribean coral reefs », *Science*, n° 278, p. 1454-1 457.

Rossa H. D. & Da Silva J. M., 2003,
« Natura 2000 network : what's the underlying ethics ? », *4th Congress of the European Society for Agricultural and Food Ethics* (20-22 mars 2003), Toulouse, p. 86-91.

Roussel B., 2003,
« La Convention sur la diversité biologique : les savoirs locaux au cœur des débats internationaux », *Les synthèses de l'Iddri* (Institut du développement durable et des relations internationales), n° 2, 4p., www.iddri.org

Rosenzweig M. L., 2000,
« La biodiversité en équation », *La Recherche*, n° 333, p. 40-45.

Stengers I., 2003,
« Gaïa la chatouilleuse », *La Recherche,* hors-série n° 11 : *La Terre,* p. 36-39.

Thibault M., 1987,
« Eléments de la problématique du saumon Atlantique en France », in **Thibault M. & Billard R.** (ed.), *Restauration des rivières à saumons*, Inra, Paris, p. 413-425, isbn 2-85340-964-3.

Thibault M., Guirriec H., Huet G., Kermarrec J.-Y., Nihouarn A., Pennec Y., Porcher J.-P. & Touzery H., 1987,
« Le saumon Atlantique en Bretagne. Situation actuelle et perspectives », in **Thibault M. & Billard R.** (ed.), *Restauration des rivières à saumons*, Inra, Paris, p. 327-334, isbn 2-85340-964-3.

Thom R., 1989, *Paraboles et catastrophes*, Flammarion, Paris, 192 p.

Thouzeau C., Le Maho Y., Froget G., Sabatier L., Le Bohec C., Hoffmann J. A. & Bulet P., 2003,
« Spheniscins, avian B-defensins in preserved stomach contents of the king penguin, Aptenodytes patagonicus », J. *Biol. Chem*, n° 278, p. 51053-51 058.

Vigne J.-D., 2003,
« Domestication animale et biodiversité : quand l'homme s'approprie les animaux », *Qu'est-ce que la diversité de la vie ?*, Odile Jacob, coll. « Université de tous les savoirs », Paris, p. 207-231.

Vivien F. D., 2000,
« Quel prix accorder à la biodiversité ? », *La Recherche*, n° 333, p. 88-91.

Wackernagel M. & Rees W., 1996,
Our Ecological Footprint, Ed. New Society Publishers, Gabriola Island BC (Canada), 160 p.

Zwirn H., 2003,
« La complexité, science du XXIe siècle ? », *Pour la Science*, n° 314, p. 28-29.

Bibliographie commentée

Aubertin C. & Viven F. D., 1998,
Les Enjeux de la biodiversité, Economica, Paris, 12 p.
Un point de vue bien informé « sciences sociales » et « économie » sur les enjeux de la biodiversité. Analyse claire de la situation dans cette perspective et accessible à des publics non spécialisés.

Balmford A., Green R. E. & Jenkins M., 2003,
« Measuring the changing state of nature », *Trends in Ecology and Evolution,* n° 18, p. 326-330.
Comment mesurer l'impact actuel de notre espèce sur la biodiversité ? Étant donné la grande inertie des taux d'extinction, les auteurs proposent de focaliser les recherches sur le déclin des populations et la disparition des habitats. Premiers résultats.

Barbault R., 1997,
Biodiversité, Les fondamentaux Hachette, Paris, 159 p.
Petit manuel d'introduction aux sciences de la biodiversité et à la biologie de la conservation, en particulier. Premiers cycles universitaires.

Barbault R., 1998,
Des baleines, des bactéries et des hommes, Odile Jacob, Paris, 338 p.
Essai sur la dynamique de la biodiversité à volonté de vulgarisation. Donne le cadrage écologique et évolutif qui permet de comprendre ce qu'est la diversité du vivant, ce qu'elle signifie pour le fonctionnement de la planète et le développement des sociétés humaines. Pour publics éclairés mais pas nécessairement spécialisés.

Barbault R., 2000,
« La vie, un succès durable », *Natures, Sciences, Sociétés,* n° 8, p. 40-46.
Le concept de développement durable vu par un écologue et transposé au cas du phénomène « vie ». Pour lecteurs éclairés non spécialistes.

Chapin F. S. *et al.*, 2000,
« Consequences of changing biodiversity », *Nature,* n° 405, p. 234-242.
Les changements de biodiversité provoqués par les actions des hommes altèrent les processus écosystémiques et la vulnérabilité des écosystèmes aux changements globaux. Cela a de profondes conséquences sur les services que tirent les hommes des écosystèmes.

Chauvet M. & Olivier L., 1993,
La Biodiversité, un enjeu planétaire. Préserver notre patrimoine génétique, Éditions Sang de la terre, Paris, 416 p.
Synthèse très accessible sur la nature de la biodiversité et ses enjeux avec un centrage fort sur les ressources génétiques et leur gestion.

Chichilnisky G. & Heal G., 1998,
« Economic returns from the bios., ere », *Nature,* n° 391, p. 629-630.
Première démonstration de la valeur économique des services écologiques, mesurée par le coût évité de la construction d'une énorme usine d'épuration des eaux dans le New Jersey.

Costanza R. (ed), 1991,
Ecological Economics. The Science and Management of Sustainability, Columbia University Press, New York, 527 p.
L'un des ouvrages fondateurs de l'économie écologique. Rassemble de nombreux articles d'un grand intérêt qui tentent de poser les bases d'une science de la gestion durable. Niveau universitaire.

Costanza R. *et al.*, 1997,
« The value of the world's ecosystem services and natural capital », *Nature,* n° 387, p. 253-260.
Article un peu tapageur et discuté mais qui donne à réfléchir sur ce que signifie l'évaluation économique des écosystèmes planétaires. Au fait, combien valons-nous ?

Czech B., 2000,
« The importance of ecological economics to wildlife conservation », *Wildlife Society Bulletin*, n° 28, p. 2-69.
Article pour spécialistes et curieux : sur l'importance économique de la conservation de la nature, avec l'éclairage de cette nouvelle économie dite écologique en pleine émergence. Clair et d'accès facile.

Daily G. (ed.), 1997,
Nature Services. Social Dependence on Natural Ecosystems, Island Press, Washington D.C., 393 p., Isbn 1-55963-475-8.
Présentation des principaux services écologiques fournis aux hommes par les écosystèmes, dont le maintien conditionne l'avenir de nos sociétés.

Daily G. & Ellison K., 2002,
The New Economy of Nature, Island Press, Washington D.C., 260 p., Isbn 1-55963-945-8.
Pour maintenir sur Terre une biodiversité élevée, il faut valoriser au plan économique les « biens et services » écologiques fournis par les écosystèmes. Premiers essais concluants.

Di Castri F. & Younes T. (eds), 1996,
Biodiversity, Science and Development. Towards a Next Partnership, CAB International, Wallingford (UK), 646 p.
Ouvrage multi-auteurs qui développe, à propos de la biodiversité, les relations qui existent entre diversité du vivant, sciences et capacités de développement, y compris dans le contexte politique et culturel des conflits et partenariats possible Nord/Sud.

Donald P. F., Green R. E. & Heath M. F., 2001,
« Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations »,
in *Proc. R. Soc. Lond.* B, n° 268, p. 25-29.
Première analyse du déclin récent de l'avifaune en région agricole, à l'échelle européenne, qui met en cause l'intensification de l'agriculture.

Ferrière R., Dieckmann U. & Couvet D. (eds), 2004,
Evolutionary Conservation Biology. Cambridge University Press, 445 p.
Génétique de la conservation, dynamique des populations et écologie de communautés sont fondues dans cet ouvrage afin de donner naissance à une « Biologie de la Conservation Évolutive », une approche intégrative de gestion des espèces prenant en compte les relations interspécifiques et les processus évolutifs.

Gaston K. J. (ed), 2000a,
Biodiversity : a Biology of Numbers and Difference. Blackwell Science, Oxford, 396 p.
Une série d'essais de spécialistes sur ce qu'est la diversité du vivant analysée à la fois sous l'angle de la biologie des nombres et sous celui de la biologie des différences.

Gaston K. J., 2000b,
« Global patterns in biodiversity », *Nature,* n° 405, p. 220-227.
La distribution de la biodiversité à l'échelle de la planète peut être exprimée par quelques gradients caractéristiques.

Gaston K. J., Blackburn T. M. & Klein Goldewijk K., 2003,
« Habitat conversion and global avian biodiversity loss », *Royal Society for the Protection of Birds, London*, n° 270, p. 1293-1300.
Première évaluation de l'impact global de l'expansion de l'agriculture sur la biodiversité terrestre, du Néolithique à 2000.

Genot J.-C., 1998,
Écologiquement correct ou protection contre nature ?, Édisud, Aix-en-Provence, 155 p.
Réflexion critique d'un professionnel de la protection de la nature sur les pratiques et débats en vigueur dans le domaine. Donne à réfléchir : quelle nature voulons-nous ?

Genot J.-C., 2003,
Quelle éthique pour la nature ?, Édisud, Aix-en-Provence, 191 p.
Gérer la nature, c'est forcément la dénaturer. Un livre qui bouscule les idées toutes faites et pose correctement les bases d'une éthique bien nécessaire.

Grenier C., 2000,
Conservation contre nature. Les îles Galàpagos, Ird, Paris, 376 p.
Réflexions sur la place de l'Homme dans la nature et les effets pervers de certaines pratiques de conservation, partant du cas emblématique des Galàpagos et le dépassant.

Harrison P. & Pearce F., 2000,
AAAS. Atlas of Population and Environment, University of California Press, Berkeley, 206 p., Isbn 0-520-23084.
Un atlas mondial récent, très documenté, des ressources naturelles et de l'état des principaux écosystèmes terrestres et aquatiques, en relation avec l'expansion des populations humaines.

Heal G., 2000a,
Nature and the Market Place, Island Press, Washington D.C., 184p., Isbn 1-55963-796-X.
Ouvrage important sur la valorisation économique des services écologiques, démarche nécessaire au maintien des écosystèmes et de la biodiversité.

Heal G., 2000b,
« Valuing ecosystem services », *Ecosystems*, n° 3, p. 24-30.
Dans cet article, G. Heal montre que l'évaluation économique des services écologiques n'est ni nécessaire ni suffisante pour les conserver.

Jollivet M. (ed), 2001,
Le Développement durable, de l'utopie au concept. De nouveaux chantiers pour la recherche, Elsevier, Paris, 288 p.
Qu'est-ce que le développement durable pour des chercheurs de différents domaines ? Pour des publics curieux mais pas nécessairement spécialisés.

Julliard R., Jiguet F. & Couvet D., 2004,
« Common birds facing global changes : what makes a species at risk ? », *Global Change Biology,* n° 10, p. 148-154.
Première mesure et analyse du déclin de la biodiversité en France, mettant en évidence les rôles de la spécialisation et du réchauffement climatique.

Kate K. T., 2002,
« Science and the Convention on Biological Diversity », *Science,* n° 295, p. 2371-2372.
Point récent sur le contexte institutionnel de mise en œuvre de la Convention sur la diversité biologique (Cbd).

Lamy M., 1999,
La Diversité du Vivant, Le Pommier-Fayard, Paris, 156 p.
Un ouvrage clair sur la diversité du vivant. Niveau terminales ou premiers cycles universitaires.

Larrere C., 1997,
Les Philosophies de l'environnement, PUF, Paris, 124 p.
Analyse très fine des courants de pensée qui ont animé, notamment aux États-Unis, les théoriciens et praticiens de la protection de la nature, jusqu'à l'émergence de la biologie de la conservation moderne. Indispensable pour comprendre les fondements culturels et philosophiques de prises de position actuelles en matière de sauvegarde de la diversité du vivant.

Larrere C. & Larrere R., 1997,
Du bon usage de la nature. Pour une philosophie de l'environnement, Alto, Aubier, 355 p.
Les deux auteurs, l'un philosophe et l'autre ingénieur agronome, en réexaminant les termes d'un long débat qui opposait l'homme à la nature, posent ici les jalons d'une nouvelle vision de cette dernière. Un bon usage de la nature qui donne à penser pour soi-même.

Lawton J. H. & May R. M. (eds), 1995,
Extinction Rates, Oxford University press, Oxford, 233 p.
Tout ce que l'on savait en 1995 sur la biologie des extinctions passées, en cours ou à venir. Ouvrage de spécialiste.

Lévêque C., 1997,
La Biodiversité, PUF, Paris, 127 p.
Petit essai très clair sur la biodiversité et ses enjeux.

Lévêque C. & Mounolou J.-C., 2001,
Biodiversité. Dynamique biologique et conservation, Dunod, Paris, 248 p.
Manuel à usage universitaire sur la dynamique de la biodiversité et sa conservation.

Levin S. A. (ed), 2001,
Encyclopedia of Biodiversity, 5 volumes, Academic press, San Diego, 5 000 p.
Tout ce que vous voulez savoir sur la diversité du vivant, par les meilleurs spécialistes mondiaux de la question ; sa nature sous toutes les coutures, sur tous les continents, des micro-organismes aux séquoias géants ; les menaces qui pèsent sur elle, ce que l'on sait sur les facteurs et les taux d'extinction ; les enjeux qu'elle suscite ; les pratiques et stratégies de conservation, etc. Très complet et très utile pour les journalistes, enseignants… et curieux.

Loreau M., Naeem S. & Inchasti P., 2002,
Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives, Oxford University Press, Oxford, 294 p.
Synthèse et développement des perspectives sur la question fondamentale des relations entre diversité des espèces et fonctionnement des écosystèmes. Fruit d'un colloque international qui réunit à Paris les têtes de file du domaine. Pour spécialistes.

Lubchenko J., Olson A. M., Brubaker L. B., Carpenter S. R. *et al.,* 1991,
« The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda », *Ecology,* n° 72, p. 371-412.
Un article important, qui marque la prise de conscience par la Société Américaine d'Écologie de la nécessité de faire évoluer cette discipline pour aborder la biosphère dans la perspective d'un développement durable.

Malezieux E., Trebuil G. & Jaeger M. (eds), 2001,
Modélisation des agrosystèmes et aide à la décision, Cirad-Inra, 447 p.
Des essais théoriques et des études de cas concrets qui illustrent les problèmes évoqués dans le titre.

Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A. B. & Kent J., 2000,
« Biodiversity hotspots for conservation priorities », *Nature,* n° 403, p. 853-858.
Faut-il concentrer les efforts de conservation sur quelques hauts lieux de biodiversité où celle-ci est particulièrement menacée ?

Purvis A. & Hector A., 2000,
« Getting the measure of biodiversity », *Nature,* n° 405, p. 212-219.
Peut-on mesurer la biodiversité ? Même si aucun nombre n'exprimera jamais ce qu'est la diversité du vivant, l'analyse de celle-ci sous ses divers aspects est particulièrement féconde pour l'homme qui la détruit à un rythme sans précédent.

Rosenzweig M. L., 2001a,
« Loss of speciation rate impoverish future diversity », *Proceedings of National Academy of Sciences of the Usa*, n° 98, p. 5404-5410.
Le nombre total d'espèces présentes à terme dans une province biogéographique varie linéairement avec la superficie de cette province… tant qu'elle est habitable !
La destruction actuelle des habitats doit se solder à terme par la perte d'une fraction équivalente des espèces qui y sont inféodées.

Rosenzweig M. L., 2001b,
« The four questions : What does the introduction of exotic species do to diversity ? », *Evolutionary Ecology Research*, n° 3, p. 361-367.
Quelles sont les conséquences des flux actuels élevés d'espèces exotiques sur la biodiversité locale et globale, à court terme et à long terme ?

Rosenzweig M. L., 2003,
Win-Win Ecology, Oxford University Press, Oxford – New York, Isbn 0-19-515604-8, 211p.
Pour survivre et fonctionner, les espèces et les écosystèmes ont besoin d'espace, mais ils doivent faire face aujourd'hui à une espèce omniprésente et destructrice : la nôtre. L'avenir de la biodiversité, et celui de notre propre espèce, dépendent de notre capacité à « réconcilier » les habitats au bénéfice des deux parties. Quelques pistes pour cette réconciliation nécessaire.

Sala O. E., Chapin Ill F. S., Armesto J.-J., Berlow E. *et al.*, 2000,
« Global diversity scenarios for the year 2100 », *Science,* n° 287, p. 1770-1774.
À partir de projections sur l'intensité des grands changements futurs (usage des terres, climat, concentration en azote…) imposés par notre espèce aux principaux biomes terrestres, les auteurs construisent des scénarios du devenir de la biodiversité.

Sachs I., 1997,
L'Écodéveloppement : stratégie pour le xxie siècle, Syros, Paris, 124 p.
Un jalon essentiel pour aborder les problèmes que recouvrent l'expression « développement durable » par l'un des fondateurs de l'idée.

Solagral, 1994,
Biodiversité : le fruit convoité, Fph/Solagral, 100 p.
Un essai de vulgarisation réussie sur les enjeux et conflits d'intérêts que suscite la biodiversité.

Sandlund O. T., Hindar K. & Brown A. H. D. (eds), 1992,
Conservation of Biodiversity for Sustainable Development, Scandinavian University Press, Oslo, 324 p.
Ouvrage multi-auteurs illustrant les problématiques de conservation de la biodiversité dans une perspective de développement durable. Pour spécialistes.

Tilman D., 2000,
« Causes, consequences and ethics of biodiversity », *Nature,* n° 405, p. 208-211.
Comment expliquer l'existence sur terre d'un si grand nombre d'espèces ? Quels sont les effets de la biodiversité sur les écosystèmes ? Quelles réponses sociétales à l'érosion de la biodiversité faut-il attendre ?

Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'antonio C. *et al.*, 2001,
« Forecasting agriculturally driven global environmental change », *Science*, n° 292, p. 281-284.
Sans changement radical des pratiques et politiques agricoles, l'expansion de l'agriculture au cours des 50 prochaines années s'accompagnera d'une destruction catastrophique à grande échelle des écosystèmes terrestres, marins et d'eau douce. Essai de quantification.

Thomas C. D., Cameron A., Green R. E., Bakkenes M. *et al.,* 2004,
« Extinction risk from climate change », *Nature*, n° 427, p. 145-148.
Sans autre modification des habitats actuels, le réchauffement de 0,8 à 2,5 °C du climat planétaire en 2050 pourrait se traduire par l'extinction de 15 à 37 % des espèces de vertébrés terrestres, papillons et plantes à fleurs dans diverses régions du Globe.

Unep, 1992,
Global Biodiversity Strategy. Guidelines for Action to Save, Study and Use Earth's Biotic Wealth Sustainably and Equitability, Wri, Uicn, Unep, 244 p.
Essai clair et bien étayé sur la biodiversité qui propose une stratégie mondiale conçue dans un esprit de développement durable. Ouvrage-clé dans l'histoire de la conservation de la nature.

Unep, 1995,
Global Biodiversity Assessment, Cambridge University Press, 1 140 p.
Ce monumental ouvrage auquel ont participé plus d'une centaine d'auteurs du monde entier représente l'état des connaissances au moment de la Conférence de Rio. Pour spécialistes.

Unesco, 1996,
Réserves de Biosphère : la Stratégie de Séville et le Cadre statutaire du réseau mondial, Unesco, Paris, 20 p.
Petit fascicule qui marque un tournant et une relance pour le programme l'Homme et la Biosphère (Mab) de l'Unesco, programme qui dès les années 1970 tentait de jeter les bases et une pratique du développement durable.

Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. & Mellilo J.-M., 1997,
« Human domination of earth's ecosystems », *Science,* n° 277, p. 494-499.
Un article de référence, quoique discuté, qui souligne et précise les impacts de l'espèce humaine sur les écosystèmes de la planète.

Weber J., 1995,
Gestion des ressources renouvelables : fondements théoriques, Cirad-green, 18 p.
Une réflexion et mise au point sur les fondements théoriques de la gestion des ressources renouvelables. Point de vue d'un économiste-anthropologue, qui équilibre utilement l'éclairage adopté dans l'article précédent.

Wilson E. O. (ed), 1988,
Biodiversity, National Academic Press, Washington D. C., 521 p.
Ouvrage fondateur qui propage le nouveau vocable de « biodiversité » et donne le contexte scientifique qui, en coulisses, tenta de s'exprimer à Rio, lors de la Conférence sur l'environnement et le développement de juin 1992.

Sites Internet

http://www.agora21.org
Pour consulter l'Agenda 21. De nombreux liens avec d'autres sites d'importance. Consultable en français.

http://www.association4d.org
Site de l'association 4d, riche en informations et débats sur les différents aspects du développement durable.

http://www.biodiv.org
Site officiel de la Convention sur la biodiversité.

http://bnf.fr
La Bibliothèque nationale de France François Mitterrand en ligne.

http://www.brg.prd.fr
Site du Bureau des ressources génétiques.

http://www.climatenetwork.org/eco/
Plusieurs Ong internationales participent à la rédaction de la lettre d'information *Eco*, disponible sur ce site.

http://www.comite21.org
Site français sur la mise en œuvre de l'Agenda 21.

http://www.crdi.org.sg
Site du Centre de recherche sur le développement international, de l'Agence canadienne pour le développement international. Site très riche en matière de développement durable. Consultable en français.

http://www.cnrs.fr
Site du Cnrs, dans lequel le lecteur trouvera des informations sur les derniers développements scientifiques en matière d'environnement.

http://www.cirad.fr et http://www.ird.fr
Sites du Cirad (Centre de coopération internationale en recherche agronomique) et de l'Ird (Institut de recherche pour le développement). Fournissent des sources importantes d'informations sur la recherche dans le monde intertropical, le développement et l'environnement.

http://cimbad.mnhn.fr/mnhn/crbpo
Site du Centre de recherches sur la biologie des populations d'oiseaux au Muséum.

http://cari.asso.free.fr
Site du Centre d'actions et de réalisations internationales ; Ong active, notamment en ce qui concerne la désertification.

http://www.csf-desertification.org
Site du comité scientifique français pour la Convention sur la désertification.

http://diplomatie.gouv.fr
Ministère des Affaires étrangères.

http://www.documentation-francaise.gouv.fr
Permet d'avoir accès et, pour certains, de télécharger les rapports officiels du gouvernement français et les publications de la Documentation française.

http://environnement.gouv.fr
Ministère de l'Écologie et du Développement durable.

http://www.fao.org
Site de la Fao.

http://www.globalwarming.org
Informations sur le réchauffement climatique.

http://www.gis-ifb.org
Site de l'Institut français de la biodiversité.

http://www.iepf.org
Sur ce site, il est possible de télécharger et de s'abonner (gratuitement) à la passionnante revue de la francophonie : *Objectif Terre*.

http://www.irdc.ca
Site du Centre international pour la recherche et le développement (Crdi canadien). Riche d'informations et de documents, pas seulement sur la désertification.

http://www.iisd.ca
Institut international du développement durable, à Winnipeg, Canada. Très documenté sur le changement climatique, la biodiversité, la désertification. Consultable en français.

http://www.inra.fr
Pour tout ce qui concerne la recherche agronomique et les biotechnologies.

http://www.mnhn.fr
Site du Muséum national d'histoire naturelle. Offre un site très riche sur tous les aspects de la biosphère.

http://www.milleniumassessment.org
Site du Millenium Ecosystem Assessment.

http://www.panda.org
Site du World Wild Fund (WWF) International. Contient aussi de nombreux documents soutenant les positions des mouvements de conservation de la nature.

http://www.solagral.org/publications/
Site de Solagral, qui publie une excellente revue d'information de bon niveau : *Le Courrier de la planète*. Les numéros, à thème, ont abordé la plupart des enjeux du sommet mondial de Johannesburg.

http://www.unccd.int/
Site officiel de la Convention sur la désertification.

http://www.un.org
Site des Nations unies, sur lequel il est possible de suivre la préparation du sommet de Johannesburg et de trouver les textes des principales conventions : biodiversité, Agenda 21, etc. Nombreux liens vers les autres agences des Nations unies.

http://www.unesco.org/mab
Site du programme « l'homme et la biosphère » de l'Unesco. Permet de prendre connaissance de la stratégie de Séville et du Réseau mondial des réserves de la biosphère.

http://www.unep.org
Site du Programme des Nations unies pour l'environnement.

http://www.undp.org
Site du Programme des Nations unies pour le développement. Le meilleur site pour avoir une idée claire de l'évolution économique et sociale du monde.

http://www.unfccc.int/
Site officiel de la Convention des Nations unies sur le changement climatique (le texte complet de Kyoto peut être téléchargé, en français, en format pdf).

http://www.winwinecology.com
Site de Michael Rosenzweig sur l'écologie de la réconciliation.

Glossaire

AAAS American Association for the Advancement of Science.

ADN acide désoxyribonucléique. Macromolécule constitutive des chromosomes, support de l'information génétique des êtres vivants. [Chaque molécule d'ADN est une longue et double chaîne spiralée constituée de l'enchaînement d'unités élémentaires, nommés nucléotides.]

Agrosystème unité de milieu exploitée par l'homme pour la production de matières végétales ou animales.

Allèles variants d'un gène donné de même fonction et situés à un locus déterminé.

Approche Écosystémique des Pêches (EAF : « Ecosystemic Approach to Fisheries » pour les Anglo-Saxons) : terme utilisé pour définir le nouveau cadre de l'exploitation des ressoucres marines renouvelables, prenant en compte l'impact de l'activité de prélèvement sur la dynamique des autres espèces, exploitées ou non.

Biodiversité diversité des populations, des espèces et des écosystèmes, considérée à l'échelle locale, régionale ou mondiale.

Biome grand type de formation végétale ou d'écosystème (forêt de conifères, savane, steppe…) défini à partir de caractéristiques très générales liées aux similitudes de l'environnement physique et climatique.

Biosphère couche formée, autour de l'écorce terrestre, par l'ensemble des êtres vivants et de leurs milieux de vie.

Cambrien période de l'ère paléozoïque, entre -570 et -500 millions d'années, marquée par l'accroissement considérable de la biodiversité marine macroscopique.

Captures accessoires captures accidentelles inhérentes à l'utilisation d'engins de pêche non sélectifs.

Chaîne alimentaire au sein d'une communauté d'organismes, dans un écosystème donné, chaîne formée par les prédateurs et leurs proies, depuis les plantes assurant la photosynthèse jusqu'aux parasites et prédateurs de sommet – tels les rapaces ou les grands carnivores – en passant par les herbivores.

Chloroplaste organite cellulaire contenant de la chlorophylle et localisé dans le cytoplasme des cellules des plantes vertes et des algues. Dotés de leur propre ADN, les choloroplastes sont des symbiontes d'origine bactérienne (cas des algues vertes, rouges et glaucophytes) ou eucaryote (cas des plantes, des algues brunes, des dinoflagellées…)

Chromosome structure de la cellule constituée de filaments d'ADN.

Clade (syn. : groupe monophylétique) groupe systématique formé par une lignée complète d'êtres vivants, comprenant la première espèce fondatrice de cette lignée et tous ses descendants (ex. : les mammifères). C'est la seule catégorie systématique reconnue par la plupart des systématiciens. [À l'opposé, les groupes paraphylétiques formés d'une lignée tronquée (ex : les poissons), et les groupes polyphylétiques formés de plusieurs lignées (ex : les algues) ne sont actuellement pas reconnus en systématique.]

Clone groupe de cellules ou d'individus issus d'une même cellule ou d'un même individu par simple multiplication végétative.

CNRS Centre national de la recherche scientifique.

Coévolution interactions évolutives réciproques et changements adaptatifs résultants chez des espèces vivant dans le même écosystème. Par exemple, espèces de plantes à fleurs et les insectes qui les pollinisent.

Commensalisme forme de coexistence entre espèces dans laquelle l'une profite de l'association sans que cela ne nuise ou ne bénéficie à l'autre.

Communauté assemblage de populations d'espèces différentes qui coexistent dans un même écosystème.

Convergence processus par lequel des caractères similaires apparaissent indépendamment au cours de l'évolution chez des espèces différentes, soumises aux mêmes pressions de sélection. Exemple : le loup de l'ancien monde et son « sosie », le loup marsupial d'Australie.

Cyanobactéries bactéries photosynthétiques et fixatrices d'azote (appelées autrefois « algues bleues »).

Cycles biogéochimiques cycles des éléments chimiques – carbone, azote, phosphore – à l'échelle des écosystèmes et de la biosphère qui relient celle-ci à l'atmosphère, à l'hydrosphère et à la géosphère. Les êtres vivants y jouent un rôle comme réservoirs (ils sont faits de carbone, d'azote, d'oxygène etc.), mais aussi comme agents de transformations chimiques.

Darwinisme conception de l'évolution biologique dans laquelle la sélection naturelle est le moteur. Originellement proposée par Charles Darwin (1809-1882) elle a donné lieu à ce que l'on appelle aujourd'hui « néo-darwinisme », synthèse des connaissances sur l'évolution apportées par la génétique, l'écologie, la paléontologie et d'autres disciplines.

Dérive des continents mouvements de séparation ou de rapprochement des continents, sous-tendus par ceux des grandes plaques tectoniques qui forment la lithosphère, et résultant de la dynamique interne de notre planète.

Dérive génétique changements dans la composition génétique d'une population explicables exclusivement par les effets du hasard et qui prévalent dans les petites populations.

Dette d'extinction ensemble des espèces en déclin démographique du fait d'une détérioration drastique récente de leurs conditions de vie (cause principale : réduction ou dégradation de leur habitat), vouées à l'extinction si ces nouvelles conditions défavorables sont maintenues.

Diploïde organisme présentant deux jeux de chromosomes dans les noyaux de ses cellules somatiques.

Duplication production d'une copie de la chaîne d'ADN ou d'une séquence particulière de celle-ci.

Écoscope approche scientifique pluridisciplinaire développée pour traiter des approches écosystémiques des pêches, qui suppose le développement de systèmes d'information géoréférencés (Cury 2004).

Écosystème subdivision élémentaire de la biosphère constituée d'un réseau trophique et du biotope où il se déploie.

Effet Allee diminution du succès moyen de reproduction des individus à faible densité de population, observée chez de nombreuses espèces sexuées.

Effet de fondation changement qui survient dans la composition génétique d'une population colonisatrice pendant sa phase d'établissement à partir d'un petit nombre de fondateurs, indépendant de tout effet de sélection.

Espèce « clé de voûte », ou espèce clé espèce fortement connectée à de nombreuses autres dans un écosystème, dont la disparition se solde par un bouleversement (désorganisation) de celui-ci.

Endémique se dit d'une espèce ou d'une variété propre à une région géographique particulière.

ENSO El Niño Southern Oscillation

Espèce unité fondamentale de la classification, consistant en une population (ou une série de populations) d'organismes étroitement apparentés et similaires. Chez les organismes se reproduisant sexuellement, l'espèce est définie de façon plus rigoureuse par le concept biologique de l'espèce : il s'agit alors d'une population ou d'une série de populations d'organismes qui se croisent entre eux sans difficulté dans les conditions naturelles, mais non avec les membres des autres espèces.

Empreinte écologique au début des années 1990, des chercheurs de l'université de Colombie-Britannique, au Canada, commencèrent à calculer l'étendue de terres requises pour l'approvisionnement des populations d'un pays en ressources et pour absorber leurs déchets de façon durable. Ils nommèrent cette surface composite « l'empreinte écologique » d'une population. Ils proposèrent de l'utiliser comme une mesure du fardeau imposé à la nature par ladite population et de son évolution au cours du temps.

Éthologie science qui étudie le comportement des animaux.

Eucaryotes organismes formés soit d'une seule grande cellule (protistes, algues et champignons microscopiques), soit de nombreuses grandes cellules (algues et champignons macroscopiques, plantes, animaux), dont l'ADN est enveloppé par des membranes délimitant un « noyau ». Les bactéries et d'autres organismes microscopiques (archéas), constitués d'une petite cellule dépourvue de noyau, sont des procaryotes.

Externalités terme d'économie. Ce sont les effets positifs ou négatifs sur l'environnement (ou tout autre système exploité) d'activités qui ne sont pas prises en compte dans les transactions économiques. Positifs ou négatifs, la gestion optimale de tout système économique doit prendre en compte ces effets, les « internaliser ».

Extirpation d'une population : disparition de cette population, c'est-à-dire extinction locale d'une espèce.

Gène séquence d'ADN traduite en protéine par la machinerie cellulaire, et recopiée (comme l'ensemble de l'ADN) lors des divisions cellulaires. Unité de base de l'hérédité.

Génome ensemble des gènes d'un individu.

Génotype ensemble des allèles d'un individu pour un locus donné.

Habitat environnement dans lequel vit une espèce, auquel elle est adaptée.

Haploïde ayant un seul jeu de chromosomes.

Hétérozygote individu diploïde ayant deux allèles différents à un locus donné.

Holocène période géologique s'étendant de la fin du Pléistocène, il y a douze mille ans et le temps présent.

Homozygote individu diploïde ayant deux copies du même allèle à un locus donné.

INRA Institut National de la Recherche Agronomique.

IRD Institut pour la Recherche et le Développement.

Lichen organisme composite formé par la symbiose entre un champignon et une cyanobactérie ou une algue unicellulaire.

Locus emplacement d'un chromosome où est situé un gène déterminé sous n'importe laquelle de ses formes alléliques (pluriel : *loci*).

MAB Man and Biosphere. Programme international de mise en place et de gestion des réserve de biosphère.

Mégafaune ensemble des animaux de grande taille (pesant plus de 45 kg).

Métapopulation ensemble de populations de même espèce ou subdivisions de populations caractérisées par des processus d'extinction et de recolonisation locales (population morcelée avec possibilité d'échanges entre ses subdivisions).

Mitochondrie organite à double membrane localisé dans le cytoplasme des cellules eucaryotes et où se déroule le métabolisme respiratoire. Dotées de leur propre ADN, les mithochondries sont les lointaines descendantes de bactéries aérobies incorporées par un protiste (eucaryote unicellulaire) anaérobie, ancêtre de tous les protistes actuels, il y a quelques deux milliards d'années.

Mitose division cellulaire dans laquelle tous les chromosomes sont répliqués.

Mutation tout changement génétique qui survient chez un organisme, qu'il s'agisse d'une altération ponctuelle dans l'ADN, d'une inversion de séquence, d'une répétition ou d'une délétion. Matériau de base de l'évolution.

Mutualisme relation facultative entre deux organismes d'espèces différentes qui se traduit par des effets positifs pour l'un et l'autre.

Mycorrhize association symbiotique entre un champignon et les racines d'une plante verte.

NAO North Atlantic Oscillation.

Niche écologique représente la place et la fonction de l'espèce au sein de l'écosystème. Elle peut être caractérisée par la somme des conditions biologiques et physiques nécessaires à sa persistance.

Niveau trophique groupe d'organismes qui tirent leur énergie de la même fraction des chaînes alimentaire. Exemple : les herbivores, qui se nourrissent de plantes.

Nucléotides composés chimiques élémentaires qui constituent l'ADN. Leur structure est caractérisée par le couplage d'un sucre, d'un phosphate et d'une base azotée : adénine, guanine, cytosine ou thymine – les quatre lettres du code génétique, A, G, C, T.

Organites éléments contenus dans les cellules et ayant des fonctions précises, tels que les chloroplastes ou les mitochondries.

Paléontologie science de la reconstitution des espèces disparues, de leur comportement et de leurs conditions de vie, basée principalement sur l'étude des fossiles.

Parthénogenèse reproduction monoparentale, impliquant le développement d'individus à partir d'œufs non fécondés.

Permien période géologique qui s'est étendue de -290 millions d'années à -245 millions et qui s'est terminée par la plus grande crise d'extinction de tous les temps (extinction de plus de 90 % des espèces animales terrestres et marines).

Phénotype expression des gènes ou du génotype définie à partir des traits ou performances de l'individu (taille corporelle, vitesse de croissance, fécondité…).

Phéromone substance biologiquement active, sécrétée à l'extérieur de l'organisme, qui déclenche chez d'autres individus de la même espèce une réaction spécifique.

Phylogénétique qui a trait à la phylogénie.

Phylogénie étude de la généalogie des espèces ; organisation en arbre des relations entre espèces faisant apparaître leurs degrés de parenté.

Picoplanton organismes unicellulaires de l'ordre de 2 microns de diamètre (cyanobactéries principalement) qui abondent dans les couches superficielles des océans.

Plasmide molécule d'ADN extrachromosomique capable de se répliquer indépendamment de l'ADN nucléaire et portant des caractères génétiques non essentiels à la cellule hôte.

Plasticité (phénotypique) gamme de phénotypes produits par un même génotype dans des conditions d'environnement différentes.

Pléistocène époque géologique marquée par la dernière glaciation et l'apparition de l'homme. Elle a commencé il y a 2,5 millions d'années et s'est terminée il y a 10 000 ans avec la fin du dernier âge glaciaire.

Population groupe d'organismes de même espèce vivant dans le même milieu au même moment.

Population puits (ou espèce puits) population (ou espèce locale) au taux de croissance inférieur à un, maintenue par l'immigration.

Population source population au taux de croissance supérieur à un, qui émet des migrants vers d'autres populations.

Procaryotes organismes unicellulaires de petite taille (quelques microns), ne comportant ni organites ni noyau. Les procaryotes actuels réunissent les bactéries et les archéas.

Propagules éléments qui assurent la propagation d'une espèce : spores et graines diffusées par le vent ou des animaux ; boutures et, par extension, individus colonisateurs qui vont fonder, hors de leur lieu de naissance, une nouvelle population.

Radiation adaptative (ou évolutive) évolution et diversification de nombreuses espèces à partir d'une espèce ancêtre (ex : la radiation adaptative des pinsons des Galapagos).

Récessif se dit d'un caractère (ou d'un allèle *a*) qui ne s'exprime qu'à l'état homozygote (*a*, *a*). L'albinisme est un caractère récessif : un individu peut être porteur du gène de l'albinisme sans être albinos (individu hétérozygote *a*, +).

Réseau trophique assemblage d'espèces d'un même écosystème, réunies par des relations de mangé à mangeur (plantes → herbivores → carnivores → parasites).

Réserve de biosphère site établi par un pays participant au programme MAB de l'Unesco (Man and Biosphere) pour promouvoir la conservation de la biodiversité et un développement durable basé sur la participation des communautés locales et une approche scientifique adaptée. Les réserves de biosphère sont des lieux privilégiés pour expérimenter et illustrer des pratiques de développement durable à l'échelle régionale.

Richesse spécifique nombre d'espèces.

Sélection naturelle processus qui se produit dans une population d'individus variant entre eux par leur survie ou leur reproduction, dans un milieu donné, et qui se traduit par l'augmentation au fil des générations de la fréquence des phénotypes les mieux adaptés à ce milieu.

Service écologique rôle joué par les organismes dans le fonctionnement des écosystèmes et qui crée des conditions profitables à l'Homme : pollinisation, régulation des climats, purification de l'eau, etc.

Spéciation apparition d'une nouvelle espèce à partir d'une espèce ancestrale.

Stochastique qui est le fruit du hasard.

Stratégie évolutive pour un être vivant conçu comme le produit de l'évolution par sélection naturelle une stratégie est, dans une situation donnée, un type de réponse ou de performance parmi une série d'alternatives possibles (ex : se reproduire à 1 an, à 2 ans… à 10 ans).

Symbiose association obligatoire entre deux organismes appartenant à deux espèces différentes (ex : les associations d'algues et de champignons que constituent les lichens). La symbiose est un cas extrême de mutualisme.

Systématique science de la classification des êtres vivants.

Taxonomie voir « Systématique ».

Taxon catégorie systématique rassemblant des espèces apparentées. Les taxons sont hiérarchisés en regroupements (ou clades) de plus en plus larges, à partir des entités de base que sont les espèces jusqu'aux grands types « architecturaux » d'organismes que sont les embranchements (plantes à fleurs, vertébrés, vers plats…) en passant par les genres, les familles, les ordres, les classes, etc.

Taux d'hétérozygotie fréquence d'individus hétérozygotes pour un gène donné dans une population.

Trophique qui concerne la nutrition. Un réseau trophique est un assemblage d'espèces réunies par leurs relations de mangeur à mangé. Une « espèce » trophique est un assemblage d'individus ayant le même type de proies.

UICN Union Internationale pour la Conservation de la Nature.

UNEP Programme des Nations Unies pour l'Environnement.

Valeur sélective contribution attendue d'un allèle, d'un génotype ou d'un phénotype aux générations futures. La valeur sélective des gènes et des organismes est toujours relative, c'est-à-dire appréciée par comparaison à d'autres gènes ou organismes présents dans la même population.

Vertébré tout animal pourvu d'une colonne vertébrale renfermant la moelle épinière. Les vertébrés actuels comprennent principalement les « poissons », les « reptiles » (deux lignées incomplètes, dites paraphylétiques), les batraciens, les oiseaux et les mammifères (trois clades).

Ce livre est édité par l'**adpf** association pour la diffusion de la pensée française ●

Titres disponibles

André Breton
Architecture en France
Arthur Rimbaud
Balzac
La Bande dessinée en France
Berlioz écrivain
Chateaubriand
Le Cinéma français
Claude Simon
Cinquante Ans de philosophie française
1. Les années cinquante/épuisé
2. Les années structure, Les années révolte
3. Traverses
4. Actualité de la philosophie française
Des poètes français contemporains
Écrivains voyageurs
L'Essai
L'État
France – Allemagne
France- Chine
France- Grande-Bretagne
La France et l'Olympisme
La France de la technologie
George Sand
Georges Bernanos
Gilles Deleuze
Henri Michaux
Histoire & historiens en France depuis 1945
Hugo
Islam, la part de l'universel
Johannesburg 2002, Sommet mondial du développement durable
Julien Gracq
Lévi-Strauss
Lire la science
Louis Aragon
Marcel Proust
Musiques en France
Nathalie Sarraute
La Nouvelle française contemporaine
La Nouvelle Médecine française
Photographie en France, 1970-1995
Romain Gary
Le Roman français contemporain
Sciences humaines et sociales en France
Sport et Littérature
Stéphane Mallarmé
Le Théâtre français
Théâtre français contemporain
Le Tour en toutes lettres
Voltaire
200 cents ans de Code civil

Les textes publiés dans ce livret et les idées qui peuvent s'y exprimer n'engagent que la responsabilité de leurs auteurs et ne représentent en aucun cas une position officielle du ministère des Affaires étrangères.