
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 km² 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).

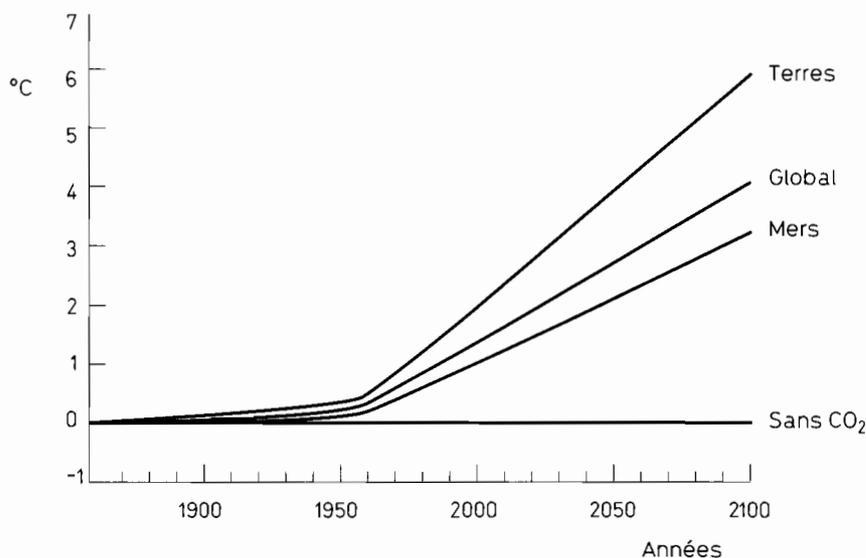
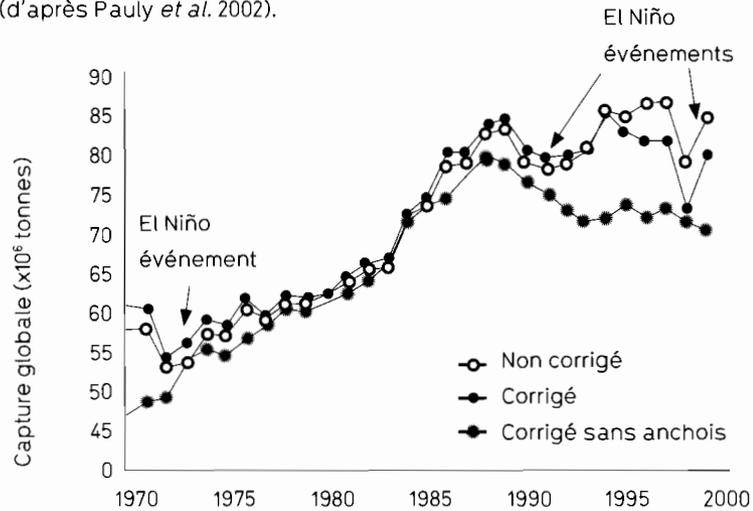


Figure 1B. Changements globaux qui affectent le milieu marin.

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 (IPCC, www.ipcc.ch). L'élévation du taux de CO₂ et des autres gaz à effet de serre (méthane CH₄, oxyde nitrique N₂O) ont pour conséquence une élévation de la température globale de la planète. Les rejets de CO₂ proviennent pour majeure partie des activités industrielles (pays du

Nord), mais les émissions de CO₂ 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 XXI^e 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 CO₂ atmosphérique. Ainsi, l'équilibre final obtenu au bout de 500 ans devrait être de 1,9 mètre si le taux de CO₂ 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 CO₂ atmosphérique aboutirait à une disparition de la circulation thermohaline. Tout accroissement de la vitesse d'augmentation d'émission de CO₂ 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'entre-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-

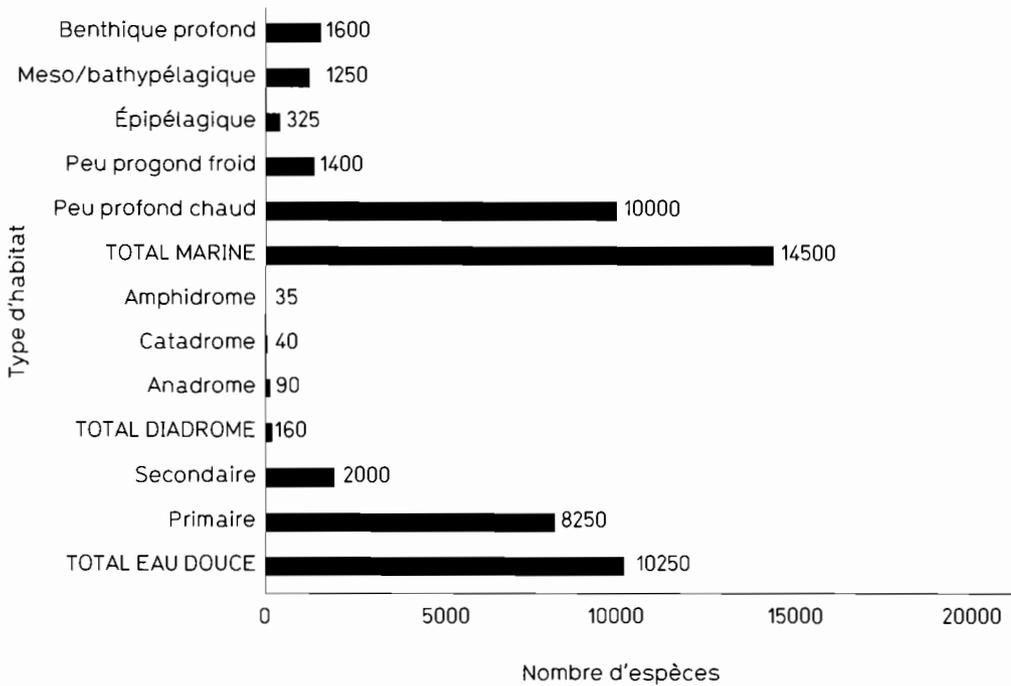
winds »). Ces alizés déplacent les eaux chaudes du Pacifique oriental, créant des upwellings. Durant les phases ENSO, les eaux chaudes restent au niveau de l'Équateur et affectent les concentrations de nutriments. Les épisodes ENSO apparaissent tous les 2 à 8 ans et ce depuis plusieurs milliers d'années. La fréquence et la durée de ces épisodes se sont accrues ces dernières années et les modèles suggèrent que cette tendance va s'accroître 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 marines, 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).

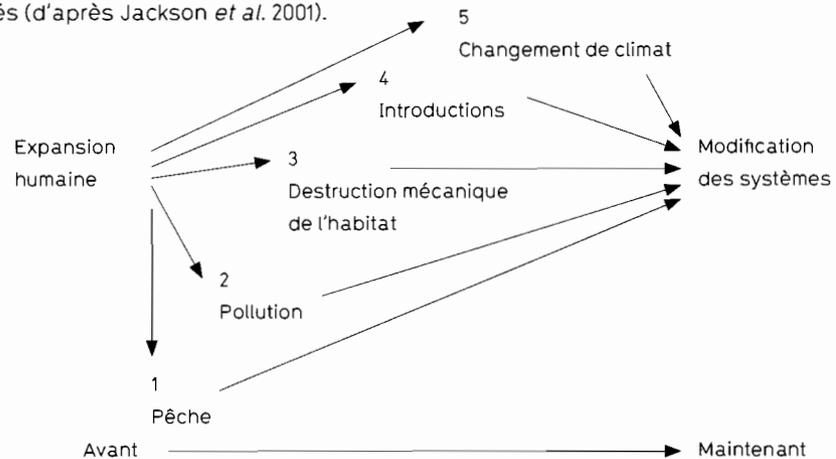


3.2. Diversité et fonctionnement des écosystèmes. Utilisant des données paléocéologiques, archéologiques, historiques et écologiques, Jackson *et al.* (2001) ont exploré les changements apparus dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes coralliens, estuariens, et côtiers. Plusieurs espèces 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, broueteurs 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 XVIII^e et XIX^e 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 mono-spécifiques. Cependant il n'en est pas de même pour les autres pêcheries. L'exploitation des poissons démersaux (merlus, dorades, mérus...) est peu sélective et prélève de nombreuses espèces, dites 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.

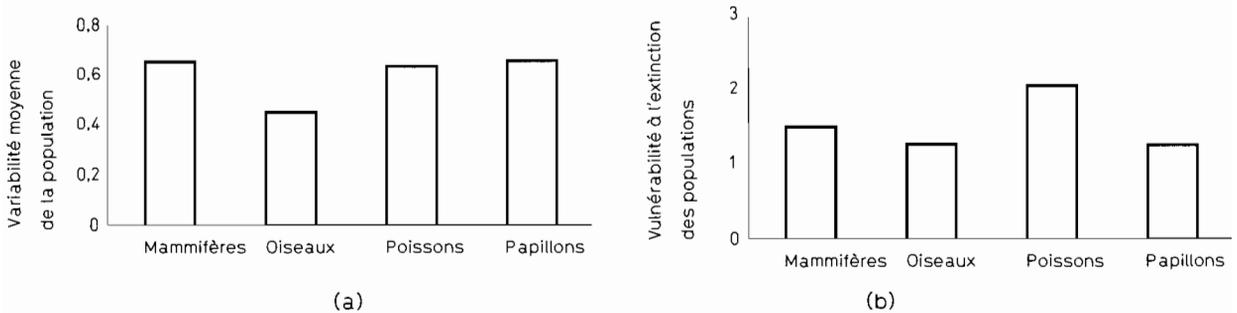
4.8. L'extinction économique précède-t-elle l'extinction écologique ? Il est souvent admis que les pêcheries arrêteront d'exploiter une espèce devenue trop rare dans le milieu pour des raisons de rentabilité économique. Cette hypothèse est validée par de nombreux modèles théoriques. Malheureusement la 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 pêche 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 mérus 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 aiguë 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 145 000 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 déclinés 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, chondrichthyens, échinodermes, mollusques, arthropodes, annélides, coelentérés 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 *Potamocorbula 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 CO₂ (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 2001¹, qui a ensuite été avalisée durant le Sommet Mondial sur le Développement Durable à Johannesburg en 2002², 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).

- 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 & JOSEF 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,
Reserves 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.

Cury Philippe, Morand S. (2005).

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

In : Barbault R. (ed.), Chevassus-au-Louis B. (ed.), Teyssède A. (coord.). Biodiversité et changements globaux : enjeux de société et défis pour la recherche. Paris : ADPF, p. 50-68.

Biodiversité, Sciences et Gouvernance : Conférence Mondiale, Paris (FRA), 2005/01/24. ISBN 2-914935-27-7.