



Christian Lévêque  
Jean-Claude Mounolou

# Biodiversité

Dynamique biologique  
et conservation



MASSON  
SCIENCES

DUNOD



# **Biodiversité**

## **Dynamique biologique et conservation**

### **Christian Lévêque**

est directeur de Recherches à l'IRD.

Il est responsable du programme

« Environnement, Vie et Sociétés » du CNRS.

### **Jean-Claude Mounoulou**

a été professeur à l'université d'Orsay

et directeur du Centre de Génétique Moléculaire  
de Gif-sur-Yvette.

DUNOD

# Consultez nos catalogues sur le Web

<http://www.dunod.com>



Ce pictogramme mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du **photocollage**.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette

pratique s'est généralisée dans les établissements d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.



Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20 rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).

© Dunod, Paris, 2001

ISBN 2 10 005589 5

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (Art L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. • Seules sont autorisées (Art L 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par le caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

# Table des matières

<b>INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE 1 • BRÈVE HISTOIRE D'UN CONCEPT : POURQUOI S'INTÉRESSER À LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ?</b>	<b>7</b>
1.1 Que recouvre le terme biodiversité ?	8
1.2 Les origines et les enjeux de la Convention sur la Diversité Biologique	11
1.3 Qu'est-ce qui change ?	13
<b>CHAPITRE 2 • LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE : UN ÉTAT DES LIEUX</b>	<b>15</b>
2.1 La classification du vivant et ses principes	15
2.1.1 Les niveaux d'organisation du monde vivant	16
2.1.2 Les hiérarchies taxinomiques : la recherche d'un ordre évolutif et fonctionnel dans la diversité des espèces	17
2.1.3 La notion d'espèce	21
2.1.4 Écosystèmes	23
2.2 L'inventaire des espèces	24
2.3 La systématique, l'informatique et Internet	27
2.4 Mesurer la diversité biologique	29
2.5 La distribution géographique de la diversité biologique	30
2.5.1 La diversité taxinomique des milieux marins est plus grande que celle des milieux terrestres	32
2.5.2 Il existe des gradients dans la répartition spatiale	32
2.5.3 La relation surface-nombre d'espèces	36
2.5.4 Une organisation écologique : les biomes	38
2.5.5 Une organisation taxinomique : les régions biogéographiques	38
2.5.6 Les « zones de grande diversité »	41

<b>CHAPITRE 3 • LES MÉCANISMES À L'ŒUVRE DANS LA DIVERSIFICATION DU MONDE VIVANT</b>	<b>43</b>
3.1 Comment définir la vie ?	44
3.1.1 La chimie à l'origine de la vie	44
3.1.2 Comment la vie est-elle apparue sur Terre ?	45
3.2 Comment naissent les espèces ?	48
3.2.1 Les mécanismes de la spéciation	48
3.2.2 Modes de spéciation	49
3.2.3 Gradualisme et/ou équilibres ponctués	50
3.3 Les extinctions	50
3.4 L'adaptation : une propriété fondamentale des organismes vivants	53
3.4.1 Diversité génétique et adaptation des Eucaryotes aux changements de l'environnement	54
3.4.2 Les capacités d'adaptation des Procaryotes	57
3.5 Quelques grandes étapes dans la diversification du monde vivant	59
3.5.1 Les grandes lignées évolutives et leurs relations	59
3.5.2 Des unicellulaires aux pluricellulaires	61
3.5.3 L'explosion de la diversité biologique au Cambrien	61
3.5.4 De la mer à la terre : un passage réussi	62
3.5.5 La longue histoire des vertébrés	65
3.6 L'évolution de la vie est-elle prédéterminée ?	68
 <b>CHAPITRE 4 • DYNAMIQUE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ET CONSÉQUENCES DES ACTIVITÉS HUMAINES</b>	 <b>73</b>
4.1 Paléoenvironnements et diversité biologique	75
4.1.1 Les systèmes terrestres nord-européens	75
4.1.2 Les forêts tropicales humides	81
4.1.3 Les systèmes aquatiques continentaux	85
4.2 L'Homme et l'érosion de la diversité biologique	87
4.2.1 Le mythe du bon sauvage	87
4.2.2 La disparition des grands mammifères à la fin du Pléistocène : l'Homme est-il en cause ?	89
4.2.3 L'érosion actuelle de la diversité biologique	90
4.3 Dynamique de la diversité biologique et activités humaines	93
4.3.1 La pression démographique	95
4.3.2 Utilisation des terres et transformation des paysages	95

4.3.3	Les introductions d'espèces et les invasions biologiques	97
4.3.4	La surexploitation	102
4.3.5	Quelques exemples d'actions combinées des activités humaines sur la dynamique de la diversité biologique	104
<b>CHAPITRE 5 • DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ET FONCTIONNEMENT DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES</b>		107
5.1	La diversité biologique : un système dynamique	108
5.2	Fonctions des espèces dans les écosystèmes	109
5.2.1	Les espèces clés	109
5.2.2	Les organismes ingénieurs	110
5.2.3	Groupes fonctionnels : complémentarité et redondance	111
5.3	Hypothèses concernant le rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes	111
5.4	Les relations de voisinage entre espèces	113
5.4.1	La compétition	113
5.4.2	Les relations de coopération : commensalisme et symbiose	114
5.4.3	Le parasitisme	115
5.5	Chaînes et réseaux trophiques	117
5.5.1	Producteurs-consommateurs-décomposeurs : flux de matière et d'énergie	117
5.5.2	Les théories « top-down » et « bottom-up »	120
5.5.3	Théorie des cascades trophiques	120
5.6	Diversité des espèces et production biologique	121
5.7	Diversité biologique et « stabilité » des écosystèmes	124
5.8	Rôle de la diversité biologique dans les cycles biogéochimiques	125
5.8.1	La fixation biologique de l'azote	125
5.8.2	Minéralisation de la matière organique	126
5.8.3	Stockage à long terme des éléments minéraux	127
5.8.4	Recyclage et transport des éléments nutritifs par les consommateurs	128
5.9	Rôle des communautés biologiques	128
5.9.1	Importance des microorganismes dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques pélagiques en milieu aquatique	129
5.9.2	Les ripisylves et le fonctionnement des cours d'eau	130
5.9.3	Rôle des communautés des sols	132

5.10	Diversité biologique et dynamique de la biosphère	133
5.10.1	Composition de l'atmosphère	133
5.10.2	Contrôle de l'évapotranspiration dans le système sol-plante-atmosphère	134
5.11	Cohésion cybernétique des écosystèmes : le rôle des réseaux de communication	135
<b>CHAPITRE 6 • DYNAMIQUE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ET CONSÉQUENCES EN MATIÈRE DE SANTÉ</b>		139
6.1	La complexité des relations hôtes-parasites	139
6.1.1	Le cas de l'Onchocercose humaine	140
6.1.2	Le cas du paludisme	141
6.2	Les pathologies émergentes	142
6.3	Modifications de l'environnement, diversité biologique, et santé humaine	144
6.3.1	Les échanges intercontinentaux	145
6.3.2	Les nouvelles technologies liées au mode de vie	146
6.3.3	L'eutrophisation des eaux et la prolifération d'algues toxiques	147
6.3.4	Les allergies	148
6.4	La montée en puissance des maladies virales	149
6.4.1	Les morbillivirus	151
6.4.2	Les virus des fièvres hémorragiques	152
6.5	Phénomènes d'adaptation des agents pathogènes et de leurs vecteurs	154
6.5.1	Résistance aux antibiotiques	154
6.5.2	Résistance aux pesticides	155
6.6	Substances d'intérêt médical et diversité biologique	157
6.6.1	Les pharmacopées traditionnelles	157
6.6.2	Diversité biologique et industrie pharmaceutique	157
<b>CHAPITRE 7 • LES RESSOURCES GÉNÉTIQUES ET LES BIOTECHNOLOGIES</b>		161
7.1	La domestication de la nature : une longue histoire	162
7.2	Créer et sélectionner des espèces « utiles »	165
7.3	Gestion et diversité des ressources génétiques	166
7.4	La révolution biotechnologique et les OGM	171
7.4.1	La transgénèse	172



7.4.2	Les applications dans le domaine agricole	174
7.4.3	Comment prévenir les risques liés aux OGM	175
7.5	Droits de propriété et marchandisation du vivant	178
7.5.1	L'engagement international de la FAO	179
7.5.2	Le Certificat d'Obtention Végétale (COV)	179
7.5.3	La Convention sur la Diversité Biologique (CDB)	180
7.6	Brevets sur le vivant : un débat ouvert	180
<b>CHAPITRE 8 • LA NATURE « UTILE » : VALEURS ET USAGES DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE</b>		<b>183</b>
8.1	Notions de biens et services fournis par les écosystèmes	184
8.2	Bases théoriques de l'évaluation économique de la diversité biologique	186
8.2.1	Valeurs d'usage et de non-usage	187
8.2.2	Biens économiques et biens gratuits	188
8.2.3	Appropriation et/ou libre accès à la diversité biologique	189
8.3	Donner un prix à la diversité biologique ?	190
8.3.1	Que vaut l'ensemble des écosystèmes ?	191
8.3.2	Des « infrastructures naturelles »	192
8.4	Les usages de la diversité biologique	193
8.4.1	Usages alimentaires des ressources vivantes	193
8.4.2	Les produits de l'extractivisme	194
8.4.3	Le bois	196
8.4.4	Les perspectives industrielles des biotechnologies	197
8.4.5	Animaux et plantes d'ornements	199
8.4.6	Écotourisme	200
<b>CHAPITRE 9 • LA CONSERVATION DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE</b>		<b>201</b>
9.1	Pourquoi protéger la diversité biologique ?	203
9.2	Approches de la conservation	205
9.2.1	Conservation <i>in situ</i> et <i>ex situ</i>	206
9.2.2	Conserver les espèces ou les écosystèmes ?	206
9.2.3	Quelles priorités en matière de conservation ?	207
9.2.4	Si on parlait d'argent ?	208
9.3	Les aires protégées	210
9.3.1	Des parcs nationaux contre les méfaits de l'Homme	210

9.3.2	Protéger la nature avec l'Homme	212
9.3.3	L'Europe et la biodiversité : Natura 2000	214
9.3.4	Des réserves pour protéger les ressources vivantes	215
9.4	Une utilisation durable de la diversité biologique	216
9.4.1	Le développement durable	216
9.4.2	Les savoirs traditionnels	217
9.4.3	L'aménagement du territoire	218
9.5	La conservation <i>ex situ</i>	219
9.5.1	Les jardins botaniques	220
9.5.2	Les parcs zoologiques	221
9.6	La biologie de la conservation	222
9.6.1	Fragmentation des habitats	224
9.6.2	Réintroductions d'espèces	225
9.6.3	Écologie de la restauration	226
9.7	L'approche préventive : le bilan de santé des écosystèmes	228
9.7.1	Santé et/ou intégrité des écosystèmes	229
9.7.2	Les indicateurs biotiques	230
9.8	Les perturbations : des alliées de la conservation ?	231
9.8.1	Le feu	232
9.8.2	Cyclones et tempêtes	233
9.9	Les conventions internationales	234
9.10	Quelques mesures concernant la conservation des espèces et des milieux naturels en France	236
9.10.1	Les inventaires patrimoniaux	236
9.10.2	Les protections réglementaires des sites naturels	236
9.10.3	Droit du paysage	237
9.10.4	La maîtrise foncière	237
<b>EN GUISE DE CONCLUSION</b>		238
<b>POUR EN SAVOIR PLUS</b>		240
	Bibliographie sommaire	240
	Sur le Web...	244
<b>INDEX</b>		245

# Introduction

En moins d'un siècle, notre perception de la nature et du monde vivant s'est profondément modifiée. On en trouve des témoignages dans les comportements sociaux et dans les manuels d'enseignement.

Dans le monde à population majoritairement rurale du début du xx<sup>e</sup> siècle, l'important est de survivre. Les prédateurs et les ravageurs des cultures sont encore nombreux et, dans le domaine agricole, les récoltes sont incertaines. L'homme, en Europe ou sous les tropiques (c'est la grande période coloniale), a encore des prédateurs redoutables. Nature et animaux sont souvent perçus comme hostiles. Ainsi, dans les manuels scolaires français jusqu'au milieu du xx<sup>e</sup> siècle, les animaux sont classés en « nuisibles » et « utiles ». La destruction des « nuisibles » est un véritable enjeu économique national pour favoriser le développement agricole. « Presque tous les insectes sont nuisibles, il faut leur faire une guerre acharnée » lit-on dans un des manuels scolaires qui cherchent à préparer les enfants à la vie active.

Cette attitude était tout à fait légitime car l'Homme subissait dans sa vie quotidienne des nuisances insupportables, notamment dans le domaine agricole (ravageurs des cultures) ou de la santé (malaria par exemple). Dans ce contexte psychologique, il n'est pas surprenant qu'il y ait eu des débordements. Les attitudes par rapport aux rapaces, par exemple, illustrent à la fois une ignorance de la nature et de son fonctionnement, une psychose vis-à-vis des espèces sauvages, et une exaltation de la suprématie de l'homme sur la nature. « Les rapaces, des brigands ! Tous ces oiseaux-là sont des brigands et brigands et

demi. Il suffit qu'ils soient un peu nuisibles pour que je les supprime » (extrait du *Chasseur français*, 1924).

Que font les scientifiques pendant cette période? Ils collectent, inventorient, dressent des listes des espèces animales et végétales dans différentes régions, suivant en cela la tradition des cabinets de sciences naturelles. Ils participent également à l'effort national de lutte contre les ravageurs de cultures.

Après la Seconde Guerre mondiale, les comportements vont se modifier lentement : l'urbanisation et l'industrialisation se sont développées. Beaucoup de citoyens s'éloignent du monde rural. L'apparition des insecticides permet de penser qu'à plus ou moins brève échéance on pourra contrôler les insectes nuisibles tels que le doryphore, le criquet, le hanneton, mais aussi les moustiques. Le DDT, dont on a dénoncé plus tard les méfaits écologiques, est alors le produit miracle qui va enfin pouvoir libérer l'homme d'une partie des servitudes de la nature, ouvrant la voie à une production agricole mieux contrôlée. C'est également à cette époque que se développe la « Révolution Verte » avec une agriculture intensive basée sur des semences à haut rendement mais qui nécessitent des apports importants en engrais et en insecticides.

Au début des années 1970, les qualificatifs de « nuisibles » et « d'utiles » donnés aux animaux disparaissent des manuels scolaires. On remet même complètement en question cette classification. C'est également à partir des années 1960 que se développe la science écologique qui construit nos connaissances, non plus sur les espèces, mais sur le fonctionnement des systèmes naturels et sur les interrelations existant entre les différentes espèces animales et végétales qui constituent les « écosystèmes ».

Dans les années 1980, l'homme occidental qui a maintenant dominé la plupart des prédateurs (ou soi-disant prédateurs...) et qui possède les technologies adaptées à une production agricole contrôlée et intensive, est enfin parvenu à ses fins selon la mentalité qui prévalait au début du siècle : il est en passe de s'affranchir des contraintes de la nature. La situation n'est pourtant pas idyllique car une nouvelle perception de la nature se fait jour dans les sociétés occidentales. Sous la poussée de mouvements écologiques (il s'agit de l'écologisme, pas de l'écologie scientifique) un sentiment de culpabilité se développe par rapport à la destruction des espèces qui a été encouragée dans les décennies précédentes. Les grandes ONG de conservation de la nature jouent un rôle important dans cette sensibilisation du public à la disparition d'espèces phares, surtout les mammifères et les oiseaux. D'autre

part le citoyen voit dans la nature un lieu de repos, de loisirs, de ressourcement. Il revendique tout à la fois une « nature » attrayante (de beaux paysages), accueillante (pas trop de moustiques), vivante (des animaux et des végétaux à observer). L'intensification de l'agriculture avec les conséquences écologiques d'un usage immodéré des pesticides et des engrais, ou la destruction de paysages bocagés, est remise en cause. On commence à parler d'environnement au début des années 1970. L'agriculteur, autrefois force vive de l'économie nationale et jardinier de l'espace « naturel », est marginalisé et accusé, parfois avec raisons, de détruire les paysages, la faune et la flore. Parallèlement, dans le monde tropical, la destruction de surfaces importantes de forêts considérées comme de hauts lieux de la nature vivante, suscite une réaction des milieux scientifiques et conservationnistes. L'homme est mis en accusation : de par ses activités incontrôlées, il est responsable de l'érosion de la diversité biologique à la surface de la Terre. On a inventé le terme « biodiversité » pour qualifier cet impact des activités humaines sur les espaces naturels et les espèces qu'ils hébergent. C'est une préoccupation mondiale qui culmine à la conférence de Rio sur le développement durable en 1992. Le débat se déplace du niveau scientifique au niveau politique.

Et les événements s'enchaînent : il est urgent d'agir pour conserver la diversité biologique si nous ne voulons pas être les acteurs et les témoins d'une nouvelle extinction de masse. Pour cela nous avons besoin tout à la fois de connaissances scientifiques et de volonté politique afin de prendre des mesures appropriées. On signe des conventions, on crée des réserves, on tente une mise en application un peu simpliste du principe de développement durable. Pour certains l'éthique est un puissant levier : nous devons conserver pour nos enfants le monde que nous avons reçu en héritage. Pour d'autres, il faut trouver des arguments plus pragmatiques : la diversité biologique est présentée comme une ressource économique de première importance, tout à la fois réservoir de gènes et de molécules à usages agricoles, pharmaceutiques et industriels. La marchandisation du vivant ouvre des perspectives économiques avec les biotechnologies et les brevets sur le vivant. Il est donc logique que devant de tels enjeux on prenne des mesures de conservation d'une richesse encore très partiellement valorisée.

Parallèlement, chez les scientifiques les recherches et les centres d'intérêt se diversifient. Le séquençage des gènes et la biologie moléculaire amènent une connaissance de plus en plus intime du monde vivant, et reposent la question de l'origine de la vie mais, cette fois, avec des connaissances et des outils qui permettent d'apporter des

réponses concrètes. Les biotechnologies offrent de nouvelles perspectives d'utilisation du monde vivant par ingénierie génétique des organismes. Les enjeux économiques sont considérables mais de nouveaux questionnements d'ordre éthique et scientifique quant aux limites et aux conditions d'utilisation des organismes génétiquement modifiés (OGM) se font jour. Grâce aux progrès de la génétique, et des nouvelles connaissances acquises en paléontologie, la grande aventure de l'évolution connaît un regain d'intérêt de la part du grand public.

Parallèlement, l'inventaire des espèces se poursuit sur des bases renouvelées, et avec de nouveaux outils (écologie, physiologie, biologie moléculaire, bases de données, etc.). Alors que pendant longtemps on envisageait la vie dans le cadre étroit des contraintes exercées par son environnement physico-chimique, on sait maintenant grâce à l'écologie et à la paléontologie qu'elle a largement contribué à le modifier et à le façonner. Le monde vivant joue un rôle actif dans la dynamique des grands cycles biogéochimiques dont certains sont responsables des équilibres climatiques.

La conservation de la diversité biologique pose sur le plan opérationnel des questions d'ordre technique et social. La mise en application des principes du développement durable, point central de toute politique de conservation, nécessite de trouver des compromis entre la protection des espèces et le développement.

En moins d'un siècle, le comportement des sociétés occidentales par rapport à la nature s'est donc profondément modifié. De la volonté initiale de maîtriser une nature hostile ce comportement s'est progressivement orienté vers une approche plus respectueuse de la vie par la recherche d'un équilibre entre la satisfaction des besoins de l'humanité et le fait de ne pas détruire la diversité du monde vivant. La nature a toujours un rôle utilitaire, mais il s'agit maintenant de la protéger pour permettre une meilleure exploitation des ressources qu'elle ne nous a pas encore révélées. Ce changement d'attitude est le résultat de motivations tout à la fois éthiques, esthétiques, économiques et écologiques qui agissent conjointement et dont il est bien difficile d'évaluer la part respective.

Simultanément, nous vivons sur le plan scientifique une période particulièrement exaltante. Les progrès des connaissances sur le monde vivant n'ont jamais été aussi rapides. Nous repoussons les frontières de l'infiniment petit, tout en développant les outils permettant d'explorer la Planète dans son ensemble, et de rechercher des traces de la vie dans l'Univers. Le prisme de la diversité biologique nous permet d'autre part de renouveler le débat des relations de l'Homme avec la

nature, y compris celui des origines de l'humanité. C'est une situation tout à fait opportune pour transgresser les barrières des disciplines académiques, pour associer les sciences sociales aux sciences de la nature dans la recherche de solutions sur l'avenir de la diversité biologique dont l'homme est une des composantes. Car l'avenir de la biodiversité ne se résout pas à un problème technique ; il dépend des choix économiques et politiques que les sociétés seront amenées à faire dans les décennies à venir. Il dépend en quelque sorte de l'attitude de chaque citoyen.

L'objectif de cet ouvrage est ainsi d'ouvrir quelques perspectives en proposant au lecteur un état des connaissances actuelles sur la diversité du monde vivant et sur les différents problèmes que soulèvent sa conservation et son utilisation durable.





## Chapitre 1

---

# **Brève histoire d'un concept : pourquoi s'intéresser à la diversité biologique ?**

Il est évident que le terme biodiversité est interprété différemment selon les groupes sociaux en présence. Systématiciens, économistes, agronomes ou sociologues ont chacun une vision sectorielle de la biodiversité. Les biologistes la définiront comme la diversité de toutes les formes du vivant. L'agriculteur en exploitera les variations à travers des sols, des terroirs et des régions aux potentialités multiples. L'industriel y verra un réservoir de gènes pour les biotechnologies ou un ensemble de ressources biologiques exploitables (bois, pêche, etc.). Quant au public il s'intéresse le plus souvent aux paysages et aux espèces charismatiques menacées de disparition. Tous ces points de vue sont recevables, car le terme biodiversité recouvre effectivement des préoccupations de nature différente. Qui plus est, ces différentes démarches ne sont pas indépendantes et poursuivent implicitement un même objectif qui est la conservation des milieux naturels et des espèces qu'ils hébergent.

De fait, la biodiversité est un problème d'environnement qui a émergé au début des années 1980, et culminé lors de la conférence sur le développement durable qui s'est tenue à Rio en 1992. En cette fin de XX<sup>e</sup> siècle, les Hommes prenaient conscience de leur impact sans

précèdent sur les milieux naturels, et des menaces d'épuisement des ressources biologiques. Mais, simultanément, on mesurait que la diversité biologique était une ressource indispensable, pour les industries agroalimentaires et pharmaceutiques en particulier. Se posaient donc des questions d'éthique en matière de conservation de la diversité biologique ou de prises de brevets sur le vivant.

La biodiversité est ainsi devenue le cadre de réflexion et de discussion dans lequel on a revisité l'ensemble des questions posées par les relations que l'homme entretient avec les autres espèces et les milieux naturels. Certains diront que la biodiversité est devenue un « médiateur » entre les systèmes écologiques et les systèmes sociaux. Quoi qu'il en soit, la question de la biodiversité a maintenant pris place parmi les grands problèmes d'environnement global.

## 1.1 QUE RECOUVRE LE TERME BIODIVERSITÉ ?

Le terme « biodiversité », contraction de diversité biologique, a été introduit au milieu des années quatre-vingt par des naturalistes qui s'inquiétaient de la destruction rapide de milieux naturels, tels que les forêts tropicales, et réclamaient que la société prenne des mesures pour protéger ce patrimoine. Il a ensuite été repris par le monde politique et popularisé par les médias lors des débats qui ont conduit à la signature de la Convention sur la Diversité Biologique.

Le vocable biodiversité recouvre en réalité des approches de nature différente qui s'organisent autour de quatre grandes problématiques :

- La reconnaissance que l'Homme, en raison des progrès technologiques et de la nécessité de conquérir de nouveaux espaces pour satisfaire les besoins d'une population en forte croissance, agit avec une ampleur sans précédent sur les milieux naturels et la diversité du monde vivant. Dans ce contexte, l'originalité des questionnements et des réponses que l'on peut y apporter réside dans les comportements et dans les choix des sociétés en matière de développement économique. Il s'agit en définitive de mettre en place des stratégies de conservation afin de préserver un patrimoine naturel qui constitue un héritage pour les générations futures (fig. 1.1).
- Les causes et les conditions qui ont conduit à la diversité du monde vivant que nous connaissons actuellement. C'est une remise en perspective des sciences de l'évolution : quels sont les mécanismes biologiques qui expliquent la diversité des espèces ? Quels sont les interactions entre les changements de l'environnement biophysique

et les phénomènes de spéciation ? On reconnaît à ce propos que nos connaissances sont encore fragmentaires. Il est nécessaire de poursuivre l'inventaire des espèces entamé au XVIII<sup>e</sup> siècle par Linné en tirant partie des progrès méthodologiques qui nous permettent maintenant d'avoir accès au monde de l'infiniment petit, ainsi qu'aux mécanismes moléculaires impliqués dans la diversification du vivant. Nous entrons dans une nouvelle étape de la compréhension du vivant.

- Les avancées de l'écologie renouvellent aussi l'approche de la diversité biologique. Elle est le produit d'interactions dynamiques entre les différents niveaux d'intégration du monde vivant. On a pris conscience également que le monde vivant agit sur son environnement physico-chimique en le modifiant. Les processus fonctionnels des écosystèmes, tels que les flux de matière et d'énergie, sont ainsi sous le double contrôle de dynamiques physico-chimiques et biologiques. Il s'agit d'une véritable rupture épistémologique dans la mesure où l'on ne considérait jusque-là, d'une manière un peu exclusive, que l'influence du seul contexte physico-chimique sur la dynamique du vivant. On peut parler à ce propos d'écologie fonctionnelle ou encore de biocomplexité (voir encadré).
- La biodiversité est enfin perçue comme la nature « utile », c'est-à-dire l'ensemble des espèces ou des gènes que l'homme utilise à son profit, qu'ils proviennent du milieu naturel ou de la domestication. La biodiversité apparaît ainsi comme un capital naturel soumis à une régulation marchande, source potentielle de profits importants pour les pays détenteurs des ressources génétiques. La valorisation économique de la biodiversité donne également des arguments de poids aux protecteurs de la nature.

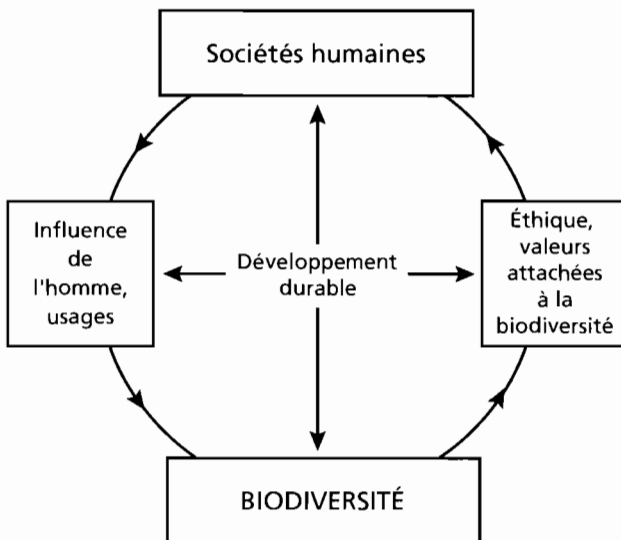
### **Diversité biologique, biodiversité, biocomplexité**

L'usage inconsidéré du mot biodiversité risque de susciter un désintérêt, voire une désaffection pour ce terme. Nous proposons donc de l'utiliser plus spécifiquement pour parler des questions relatives aux interactions homme/nature. Historiquement, le terme biodiversité s'applique à l'érosion du monde vivant résultant des activités humaines, ainsi qu'aux activités de protection et de conservation, qu'elles se manifestent par la création d'aires protégées ou par des modifications des

comportements en matière de développement (concept de développement durable).

En ce qui concerne l'ensemble des activités qui relèvent traditionnellement de l'inventaire et de la connaissance du monde vivant, le terme diversité biologique est parfaitement adapté et c'est celui qui sera privilégié ici.

Un autre terme, celui de biocomplexité, cherche à s'imposer dans la mouvance de la biodiversité. La complexité biologique résulte des interactions fonctionnelles entre les entités biologiques, à tous les niveaux d'organisation, et l'environnement biologique, chimique, physique et humain à tous les niveaux d'agrégation, l'homme y compris. La biocomplexité concerne tous les types d'organismes, des microbes aux humains, tous les milieux qui vont des régions polaires aux forêts tempérées et aux zones agricoles, et tous les usages qu'en font les sociétés. Elle est caractérisée par une dynamique non linéaire et chaotique, des interactions à différentes échelles spatio-temporelles, une appréhension du système vivant dans son ensemble et non pas morceaux par morceaux, une intégration étroite du social et de l'économique.



**Figure 1.1** Interactions entre les sociétés humaines et la diversité biologique.

## 1.2 LES ORIGINES ET LES ENJEUX DE LA CONVENTION SUR LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

La ratification de la Convention sur la Diversité Biologique par la plupart des États, marque une rupture dans la prise de conscience des risques liés à l'érosion de la diversité biologique. Cela apparaît, aujourd'hui, comme un problème d'environnement global qui nécessite des solutions urgentes. Dans une certaine mesure, cette question relève de la même démarche que celle des changements climatiques, l'Homme étant dans les deux cas soupçonné d'avoir une action collective sans précédent à l'échelle de l'ensemble de la Planète. Rien ne lui échapperait !

Le préambule de la Convention mentionne tout à la fois le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement de la biosphère, la responsabilité des hommes dans l'appauvrissement de la diversité biologique et l'insuffisance des connaissances pour prendre les mesures appropriées en matière de conservation, l'intérêt de préserver les écosystèmes et les habitats naturels de préférence aux mesures *ex situ*. Mais ce préambule reconnaît également que le développement économique et social est une priorité pour les pays en développement et que les États ont des droits souverains sur l'utilisation et la conservation de leurs ressources biologiques. Cette convention est un compromis politique entre diverses préoccupations et diverses communautés d'intérêt.

### Les « conservationnistes »

Depuis longtemps les hommes se sont préoccupés de la disparition ou de la quasi-disparition d'espèces : celles de l'aurochs et du bison en Europe, du dodo de l'île Maurice, du grand pingouin de l'Arctique, et du pigeon migrateur américain. Tous ces exemples qui concernent des espèces souvent emblématiques, sont le fait en grande partie d'une chasse trop intensive.

Au cours des dernières décennies, l'action de l'homme sur les milieux naturels a pris une ampleur sans précédent. Parmi les raisons invoquées on cite l'accroissement important de la démographie, l'utilisation de nouvelles terres et des moyens techniques plus efficaces. Ce ne sont plus des espèces isolées qui disparaissent mais des écosystèmes entiers qui sont modifiés avec leur flore et leur faune. À la fin des années 1970 des naturalistes ont ainsi attiré l'attention sur la destruction rapide de certains milieux tels que les forêts tropicales. De

manière plus radicale, le zoologiste américain E.O. Wilson affirme que l'homme est la cause d'une extinction équivalente aux grandes extinctions du passé. D'autres n'hésitent pas à prophétiser la disparition de la vie sur Terre, et l'Homme avec elle, si l'on ne fait rien pour inverser la tendance.

Le discours scientifique a été efficacement relayé par les Organisations non gouvernementales (ONG) de protection de la nature (UICN, WWF, WRI, etc.) qui mobilisent l'opinion publique depuis les années 1970 autour de la menace de disparition d'animaux charismatiques (éléphant, baleine, panda, etc.). En 1989, ces ONG pour lesquelles la biodiversité est encore synonyme de diversité des espèces, élaborent avec le PNUE (Programme des Nations Unies pour l'environnement) la Stratégie mondiale de la biodiversité, selon laquelle la nature, qui a un droit intrinsèque à l'existence, doit être protégée de l'action de l'Homme.

### **La nature « utile »**

La démarche de nature éthique et émotionnelle s'est révélée notoirement insuffisante pour mobiliser les États autour de la protection de la diversité biologique. Mais d'autres arguments ont fait réagir les hommes politiques et les gestionnaires. L'un d'entre eux, est de montrer l'utilité de la diversité biologique pour le bien-être de l'humanité, par exemple le répertoire des plantes cultivables ou les substances thérapeutiques dérivées de la diversité biologique. On parle alors de « nature utile », qui est une véritable librairie génétique que l'on doit préserver pour améliorer les espèces domestiquées.

La FAO prend part à ce débat en essayant de promouvoir le « droit des fermiers », comme une reconnaissance de leur travail pour la domestication et l'amélioration des variétés locales de plantes et d'animaux. Cette institution plaide également pour que la biodiversité soit considérée comme un patrimoine commun de l'humanité, avec libre accès des ressources, pour lutter contre la faim dans le monde. Mais ces propositions n'ont guère été suivies d'effet en raison du développement des biotechnologies et de l'entrée en scène des acteurs industriels et de groupes nationaux aux objectifs différents.

### **La nature a un prix**

En effet, une autre démarche, qui s'inscrit naturellement dans l'identification de cette « nature utile », et prend rapidement une importance majeure, est la prise en compte des intérêts économiques liés à la

diversité biologique. D'une part les naturalistes et les ONG se tournent vers les économistes pour les aider à développer un argumentaire convaincant sur les biens et services rendus par la biodiversité. D'autre part, les pays partenaires commencent à percevoir que l'intérêt des industriels pour la diversité biologique constitue potentiellement une source de revenus avec la prise de brevets sur le vivant. Lors de la conférence de Rio en 1992, la discussion s'est ainsi polarisée sur les enjeux économiques de la mise en valeur des ressources génétiques. L'article premier met d'ailleurs l'accent sur « *le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques, notamment grâce à un accès satisfaisant à ces ressources, et à un transfert approprié des techniques pertinentes, compte tenu de tous les droits sur ces ressources et aux techniques, et grâce à un financement adéquat.* » La diversité biologique est maintenant considérée comme une matière première qui intervient dans divers processus de production (pharmacie, cosmétiques, agroalimentaire, etc.). Cette ressource est un capital naturel que l'on peut exploiter et monnayer.

Très vite les pays vont s'affronter sur ce terrain. Les ressources se trouvent en effet, pour l'essentiel, dans les pays du Sud, alors que les utilisateurs, qui sont les industriels des biotechnologies, sont le plus souvent représentés par des multinationales du Nord. Les pays du Sud ne veulent plus admettre l'appropriation de leurs ressources sans contrepartie financière et ils dénoncent les pratiques de la « bio-piraterie ».

### 1.3 QU'EST-CE QUI CHANGE ?

L'application des dispositions ratifiées depuis 1993 crée une situation nouvelle. En affirmant la souveraineté des États sur leur diversité biologique, la convention entérine le droit de propriété sur le vivant et ouvre la voie à la reconnaissance des brevets et à l'élaboration des licences d'exploitation. On a pu dire qu'à Rio le droit des brevets est sorti vainqueur du droit de l'environnement. Cela transforme radicalement l'attitude désintéressée qui avait prévalu depuis le début du <sup>xx</sup>e siècle et considérait la biodiversité comme un patrimoine commun de l'humanité : chacun pouvait en faire usage à sa guise, utiliser sa position sociale ou son pouvoir économique pour exploiter le vivant, et s'en approprier certaines formes dérivées, comme les procédés et produits de sa transformation.

Il n'en reste pas moins que la prise de conscience qu'il fallait prendre des mesures urgentes afin de préserver la diversité biologique a fait également son chemin. Pour s'en convaincre il suffit de regarder le nombre de sites Internet et de journaux qui traitent de cette question, y compris les grandes revues scientifiques telles que *Nature* et *Science*.

Mais il n'y a pas de solution technique à cette conservation qui ne soit voulue et acceptée par la société. L'usage comme la conservation de la diversité biologique sont à l'origine de conflits d'intérêts dont la résolution dépend des choix de la société en matière de progrès économique et d'utilisation des ressources biologiques. Les motivations peuvent relever d'une démarche éthique qu'elle soit ou non d'inspiration religieuse : nous ne devons pas détruire ce que la nature a mis si longtemps à créer. Pour certains la valeur économique présente ou potentielle de la diversité biologique suffit à justifier les investissements réalisés ou à mettre en place en matière de conservation.

Les discussions autour de la biodiversité ont également fait émerger deux notions qui sont devenues populaires depuis quelques années : le risque et le principe de précaution. Le risque nous est surtout apparu au travers des OGM et des maladies émergentes ou réémergentes qui ont réveillé de vieux démons : les innovations technologiques, notamment dans la manipulation du vivant, deviendraient-elles un danger pour la vie elle-même ? Et c'est au nom du principe de précaution que certains se mobilisent contre la manipulation (et la marchandisation) du vivant. Le protocole sur la bio-sécurité signé en janvier 2000 à Montréal et ratifié en mai 2000 à Nairobi, reconnaît qu'il y a un risque pour que les organismes génétiquement modifiés gagnent l'environnement et bouleversent l'équilibre écologique naturel. Il vise à limiter les importations jugées porteuses de risque, même lorsque ce dernier n'est pas scientifiquement démontré.

Les scientifiques qui avaient été à l'origine de l'émergence de la question de la biodiversité ne sont donc plus les seuls protagonistes du débat. Ils vont vivre une période nouvelle, inédite pour des biologistes mais déjà expérimentée par les physiciens de l'atome, de relations étroites et récurrentes entre le progrès des connaissances qu'ils développent, et la réponse de la société face aux perspectives et aux incertitudes qui se font jour. Il est indispensable que la question de la biodiversité ne reste pas le domaine réservé de tel ou tel groupe d'intérêt, mais apparaisse comme un véritable problème de société dont la résolution nécessite la participation des différents protagonistes. Les scientifiques, des sciences naturelles ou des sciences de l'Homme, doivent donc continuer à éclairer le débat.



## Chapitre 2

---

# **La diversité biologique : un état des lieux**

En dépit de l'attention qui est accordée à la diversité biologique depuis une dizaine d'années par les médias et les scientifiques, nos connaissances ne permettent pas d'en dresser un état exhaustif, d'autant qu'elle n'est pas distribuée de manière uniforme sur la Planète. Nous en avons néanmoins une perception globale suffisante pour permettre de jeter les bases d'une politique de conservation conforme aux objectifs de la Convention sur la Diversité Biologique.

### **2.1 LA CLASSIFICATION DU VIVANT ET SES PRINCIPES**

La classification est une manière d'organiser l'information en regroupant ce qui est similaire. On tente ainsi depuis des siècles de décrire, de nommer, de classer, de compter les espèces, et il y a différentes façons de le faire. En son temps, Aristote regroupait les humains et les oiseaux parce qu'ils marchent sur deux jambes. Aujourd'hui, les classifications sont basées sur le degré de similarité génétique entre individus et regroupent les organismes en fonction de leurs parentés phylogénétiques.

La *taxinomie* est la discipline scientifique qui consiste à nommer, décrire et classer les êtres vivants. Cette science, très formalisée, obéit aux instructions de codes internationaux de nomenclature. La *systematique* quant à elle a pour objectifs l'étude de la diversité des organismes et la compréhension des relations entre les organismes vivants et fossiles, c'est-à-dire leurs degrés de parenté. Ce que l'on appelle actuellement *biosystematique*, est une approche moderne de la systematique qui fait appel à des informations de différentes origines : morphologie, génétique, biologie, comportement, écologie, etc.

### 2.1.1 Les niveaux d'organisation du monde vivant

Une des caractéristiques du monde vivant est sa structuration complexe et hiérarchisée : les atomes s'organisent en cristaux (monde inanimé) ou en molécules, et ces molécules s'organisent à leur tour en cellules capables de se reproduire (monde vivant). Les cellules peuvent s'agréger et coopérer pour constituer des organismes multicellulaires. Les individus, uni ou pluricellulaires, s'organisent en populations et en communautés multispécifiques. Si l'on prend en compte le milieu dans lequel vivent les organismes, on accède alors à des ensembles de plus en plus complexes appelés écosystèmes, paysages et biosphère. Dans cette échelle hiérarchique les éléments d'un niveau d'organisation constituent les unités élémentaires qui vont entrer dans la constitution du niveau d'organisation supérieur. À chaque étape émergent des structures et des propriétés nouvelles qui sont le résultat des interactions entre les éléments du niveau inférieur.

- L'unité élémentaire du monde vivant est l'*individu*, porteur d'un patrimoine génétique propre. L'ensemble de ses gènes constitue son *génotype*. Une bactérie contient environ 1 000 gènes, certains champignons de l'ordre de 10 000. Il y en a un peu plus de 30 000 chez l'Homme.
- L'*espèce* est l'ensemble des individus susceptibles d'échanges génétiques fertiles et féconds (voir paragraphe 2.1.3)
- La *population* correspond à l'ensemble des individus d'une même espèce biologique habitant un même milieu. C'est à ce niveau d'organisation que s'effectue la sélection naturelle. Souvent l'espèce est distribuée en populations séparées. Leur existence et leur dynamique sont fonction d'échanges et de remplacements entre elles. Des populations fragmentées interactives sont des *métapopulations*

- Les ensembles plurispécifiques délimités le plus souvent sur des bases taxinomiques constituent les *peuplements* ou les *communautés*. La *biocénose* est l'ensemble des populations d'espèces animales et végétales qui vivent dans un milieu donné.
- Le terme *écosystème* a été introduit par Tansley, en 1935, pour nommer un système écologique qui combine l'ensemble des organismes vivants et leur environnement physico-chimique. La Convention sur la Diversité Biologique définit l'écosystème comme un « complexe dynamique formé de communautés de plantes, d'animaux et de micro-organismes, et de leur environnement non vivant qui, par leur interaction, forment une unité fonctionnelle. » Cette définition légale n'est pas différente sur le fond de ce que l'on trouve dans les traités d'écologie.
- La *biosphère (sensu stricto)* est l'ensemble des organismes vivants qui peuplent la surface de la Terre. Néanmoins on définit aussi la biosphère (*sensu lato*) comme la pellicule superficielle de la planète qui renferme les êtres vivants, et dans laquelle la vie est possible en permanence. Cet espace comprend ainsi la lithosphère (écorce terrestre), l'hydrosphère (ensemble des océans et des eaux continentales), et l'atmosphère (enveloppe gazeuse de la Terre).

### 2.1.2 Les hiérarchies taxinomiques : la recherche d'un ordre évolutif et fonctionnel dans la diversité des espèces

La classification consiste à reconnaître et à définir des groupes ou taxons – c'est-à-dire un ensemble d'organismes possédant en commun au moins un caractère particulier – auquel on donnera un nom. La classification du monde vivant doit être hiérarchique, car les groupes sont totalement inclus dans des ensembles plus vastes qui ne se recouvrent pas. D'abord basée à la Renaissance sur l'idée d'une classification descendante (division de grandes classes en sous-classes, semblable en cela à la classification des objets inanimés), la taxinomie a évolué vers une classification ascendante qui consiste à regrouper des taxa apparentés en taxa d'ordre supérieur.

La classification du monde vivant est importante pour la connaissance des écosystèmes et plus généralement de la diversité biologique. D'une part elle permet des comparaisons sur la base d'espèces, ou de taxa d'ordre supérieur, en postulant que les espèces appartenant aux mêmes taxa partagent un certain nombre de caractéristiques biologiques et écologiques communes qui peuvent être différentes dans d'autres taxa. D'autre part, la biodiversité étant une composante structurelle de l'écosystème,

certaines fonctions écologiques pourront ou non être expliquées selon les phylums représentés.

Dans la classification biologique proposée par Linné, à chaque rang de la hiérarchie correspond un nom de taxon. Les naturalistes du monde entier utilisent un même système de nomenclature générale pour désigner et identifier les espèces, le *système binomial*. Il est constitué d'un nom de genre suivi d'un nom d'espèce. Les catégories supraspécifiques (genre, famille, ordre, division, classe, phylum, etc.) servent à rendre compte des degrés de parenté entre les taxons (voir tableau 2.1).

TABLEAU 2.1 CLASSIFICATION BIOLOGIQUE HIÉRARCHIQUE DE TROIS ESPÈCES ANIMALES.

Niveau	Espèce 1	Espèce 2	Espèce 3
Domaine	Eucaryotes	Eucaryotes	Eucaryotes
Règne	Animal	Animal	Animal
Embranchement	Arthropodes	Arthropodes	Chordés
Classe	Insectes	Crustacés	Mammifères
Ordre	Diptères	Décapodes	Primates
Famille	Nématocères	Caridés	Hominidés
Genre	<i>Aedes</i>	<i>Homarus</i>	<i>Homo</i>
Espèce	<i>aegypti</i>	<i>americanus</i>	<i>sapiens</i>

La *hiérarchie phénétique* est fondée sur la similitude des formes ou des caractères entre espèces. Selon les thèses de la *taxonomie numérique* les organismes qui partagent des caractéristiques communes (traits homologues) ont une histoire évolutive similaire, mais cela ne préjuge pas de leur généalogie. Cependant, les convergences morphologiques au cours de l'évolution ont pu conduire à des regroupements discutables. Ainsi, les Dipneustes (poissons à poumons fonctionnels tel que le *Protopterus*) sont plus proches morphologiquement du saumon que de la vache, mais ils ont avec la vache un ancêtre commun plus récent qu'avec le saumon. Comment faut-il donc classer les Dipneustes ?

Chez les Vertébrés actuels, le groupe des « poissons » est un ensemble composite. Par exemple, les Actinoptérygiens (comme la truite) sont plus

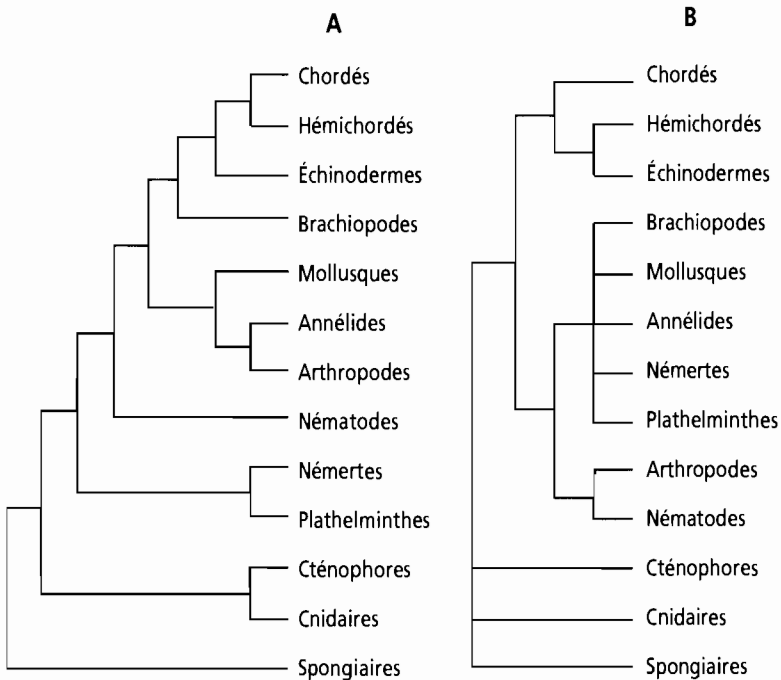
proches des Tétrapodes que des Chondrichthyens (raies, requins). Le Cœlacanthe quant à lui, seul survivant connu du groupe des Crossoptérygiens, est beaucoup plus proche des Tétrapodes qu'il ne l'est des autres groupes de poissons, à l'exception des Dipneustes, autre groupe très ancien représenté actuellement par quelques espèces dont le protoptère africain.

La *hiérarchie phylogénétique* est fondée quant à elle sur la parenté évolutive de groupes issus d'ancêtres communs. La *classification cladistique* (parfois appelée classification hennigienne) part du principe qu'au cours de l'évolution une espèce ancestrale donne naissance à deux espèces-filles. Si l'on considère trois espèces comparées deux à deux, le couple qui a l'ancêtre commun le plus récent constituera le premier regroupement. Un groupe d'espèce est dit *monophylétique* lorsqu'il dérive d'un seul ancêtre commun, alors qu'un groupe *polyphylétique* comprend des espèces qui présentent des ressemblances, mais ne descendent pas toutes en ligne directe d'un ancêtre commun.

Les méthodes de la phylogénie moléculaire reposent également sur l'hypothèse que les ressemblances entre deux organismes sont d'autant plus nombreuses que leur lien de parenté est plus étroit. Mais cette comparaison se fait sur les séquences des gènes et non plus sur les traits morphologiques. Grâce au développement des outils de la biologie moléculaire, la classification phylogénétique prend actuellement le pas sur la classification phénétique.

Au gré des nouvelles recherches et découvertes, la classification peut être modifiée afin de mieux refléter les différentes lignées évolutives. Des changements sont parfois fréquents, aussi bien pour les espèces actuelles que pour les espèces fossiles. La taxinomie est donc une science en perpétuelle évolution. Par exemple, les Eucaryotes constituent un groupe très hétérogène dans lequel on distingue à l'heure actuelle quatre grands ensembles : les animaux, les plantes, les champignons et un groupe mal défini, les protistes. Mais les relations entre les groupes d'Eucaryotes sont actuellement en plein bouleversement car les phylogénies moléculaires révèlent des parentés insoupçonnées. Ainsi, les microsporidies, dépourvues de mitochondries, ont longtemps été considérées comme primitives, alors qu'il s'agirait en fait de lignées tardives ayant perdu secondairement leurs mitochondries. Encore plus curieusement, plusieurs travaux indépendants attestent une parenté champignons-métazoaires à l'exclusion des végétaux. Nous sommes donc (toutes proportions gardées...) plus proches d'une truffe que d'une pâquerette !

Chez les Métazoaires (fig. 2.1), à la vision classique d'un arbre phylogénique à complexité croissante (fig. 2.1A) est venue se substituer une vision dans laquelle tous les groupes « intermédiaires » ont disparu (fig. 2.1B). Les Arthropodes seraient proches des Nématodes, et les mollusques appartiennent à un ensemble comprenant notamment les Brachiopodes, les Annélides et les Plathelminthes. Nos insectes, quant à eux, sont probablement des crustacés qui se sont adaptés au milieu terrestre. La phylogénie moléculaire fait apparaître que la simplicité apparente de certains groupes considérés pendant longtemps comme primitifs (Plathelminthes, Nématodes) est probablement le résultat d'une simplification secondaire.



**Figure 2.1** Comparaison de deux phylogénies des métazoaires.

**A.** La phylogénie traditionnelle où les clades successifs émergent par ordre de complexité croissante.

**B.** Phylogénie obtenue en utilisant des séquences d'ARN 18S et de gènes Hox.

### 2.1.3 La notion d'espèce

La notion d'espèce est depuis longtemps un sujet de controverses, et il n'existe à l'heure actuelle aucune définition entièrement satisfaisante. Jusqu'au milieu du XVIII<sup>e</sup> siècle, les systématiciens avaient une conception fixiste des espèces : elles étaient telles que Dieu les avait créées, en nombre limité. Le but de la taxinomie était alors d'inventorier toutes les formes de vie existantes et de décrire leurs caractères spécifiques. Linné a formalisé cette conception en matérialisant l'espèce par un individu type (holotype) : l'espèce est un ensemble d'individus identiques entre eux, et avec le spécimen « type », c'est-à-dire l'exemplaire ayant servi à décrire et caractériser l'espèce sur le plan morphologique. Ce type est déposé dans un Muséum où il sert de référence, ou en quelque sorte d'étalon, pour des comparaisons ultérieures.

Cette notion fixiste n'a pas résisté à la découverte des mécanismes de l'évolution (mutation, sélection, dérive génétique) et a fait place, vers le milieu du XX<sup>e</sup> siècle, au concept d'*espèce biologique* fondé non seulement sur la ressemblance, mais également sur l'interfécondité des individus constituant une population, et dont les descendants sont eux-mêmes interféconds. Ainsi, l'âne et le cheval qui peuvent se reproduire sont des espèces distinctes car leurs descendants ne sont pas féconds. C'est donc l'isolement reproductif d'un groupe d'individus qui en fait une espèce, mais encore faut-il qu'on puisse le démontrer. Il est en effet matériellement impossible de croiser la plupart des formes sauvages pour vérifier, ou non, leur interfécondité potentielle. Il en résulte une difficulté évidente pour appliquer le concept de l'espèce biologique. En outre, cette définition ne s'applique en toute rigueur qu'aux espèces à reproduction bisexuée, et laisse en suspens la question pour les micro-organismes. Malgré les réserves que l'on peut émettre à son sujet on continue donc, quand c'est possible, à utiliser largement une description morphologique pour identifier les espèces, en la complétant par une description biochimique pour les bactéries par exemple.

Au sein d'une même espèce on peut distinguer des ensembles, que l'on qualifie de sous-espèces, de races, de souches, de variétés, etc. Il n'existe pas de définition précise et universellement admise de ces catégories infraspécifiques qui peuvent être établies sur des bases morphologiques, géographiques, ou encore génétiques. Ainsi reconnaît-on parmi les nombreuses races d'animaux domestiques des formes bien différenciées sur le plan morphologique. Mais la variabilité intraspécifique peut s'exprimer de bien d'autres façons, dans le comportement reproducteur ou dans les modes de communication par exemple (voir encadré sur le pinson des arbres).

### La variabilité infrasécifique chez le pinson

Dans le sud-ouest de la France, le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) pratique une cinquantaine de dialectes distincts, qui sont des variations régionales d'une même langue. Cette espèce ne possède que des dialectes « vrais », à la différence de certains oiseaux capables d'apprendre de nouveaux chants tout au long de leur vie et de produire ainsi de « faux » dialectes. L'oisillon fait l'apprentissage du ramage au cours de la première année, à l'écoute des parents ou du voisinage proche ; après quoi son répertoire ne changera plus quelles que soient les circonstances. L'analyse des dialectes existant donne donc une idée assez précise des sous-populations qui cohabitent dans une même région.

Les résultats d'une étude menée dans le grand sud-ouest ont mis en évidence trois grands groupes localisés respectivement dans le Massif central, les Pyrénées et les Landes. Ces super-dialectes fondamentalement différents ne possèdent aucun chant commun. En étudiant de plus près leur distribution, on constate également que certains dialectes chantés dans des groupes géographiquement proches sont très différents, tandis que d'autres, géographiquement plus éloignés sont plus apparentés. La fragmentation en sous-populations n'est pas un phénomène régulier dans l'espace.

Depuis peu les outils de la biologie moléculaire sont devenus un auxiliaire précieux pour séparer les individus appartenant à des espèces très proches sur le plan morphologique : on parle d'*espèces jumelles* pour désigner des espèces biologiques ayant acquis un isolement reproductif mais qui sont encore difficiles à distinguer sur la base de leurs caractères morphologiques.

Ces mêmes outils nous permettent également de repousser les limites de la connaissance de la variabilité intraspécifique et d'étudier de manière plus précise les liens de parentés entre individus. En effet, à l'intérieur d'une population les individus ont un génotype légèrement différent. Ce polymorphisme génétique peut être quantifié sous la forme de fréquences alléliques qui sont variables d'une population à l'autre et peuvent évoluer dans le temps. Le concept *phylogénétique*



définit l'espèce comme le plus petit groupe d'individus différenciable de tout autre groupe de même nature et dont les membres partagent les mêmes liens de filiation. Dans ce cadre, toute espèce valide selon le concept « biologique » sera reconnue. Mais différentes populations de cette espèce, qui ne sont pas isolées sur le plan reproductif, seront également identifiées comme des entités distinctes sur la base de leurs propriétés génétiques. Quels critères va-t-on utiliser pour séparer et définir les sous-ensembles ? On se trouve confronté à une difficulté similaire à celle de la classification des formes ou des variétés sur la base des critères morphologiques.

### 2.1.4 Écosystèmes

Le concept d'écosystème est une notion abstraite : l'association d'un milieu physico-chimique (le biotope) et d'une communauté d'êtres vivants (la biocénose), donnant lieu à un réseau d'interactions entre leurs éléments constitutifs. Dans la pratique cependant, les écologistes ont tendance à assimiler les écosystèmes à des entités telles que les lacs, les bassins versants, ou les massifs forestiers intuitivement reconnus.

Le fonctionnement d'un écosystème est caractérisé par :

- des *flux d'énergie* entre les organismes tels les végétaux qui accumulent de l'énergie solaire par photosynthèse, les animaux herbivores qui utilisent cette énergie, et les décomposeurs qui recyclent la matière organique ;
- des *cycles biogéochimiques* qui résultent de la circulation de la matière sous forme de substances alternativement minérales et organiques. Ces cycles concernent en particulier l'eau, le carbone, l'oxygène, l'azote, le phosphore, etc. ;
- des *chaînes alimentaires* qui structurent l'écosystème en niveaux trophiques. Les interactions de type trophique – ou alimentaire – sont les moteurs des flux d'énergie et de matière.

L'écosystème est une notion essentiellement dynamique : les flux, les cycles biogéochimiques et les structures trophiques évoluent en permanence dans le temps et dans l'espace. Un bon exemple pour illustrer ce phénomène est celui d'un fleuve avec son lit mineur et sa plaine d'inondation : en fonction du cycle hydrologique, la dynamique spatio-temporelle de l'inondation modifie profondément le paysage ainsi que les interactions entre espèces.

La biosphère est l'écosystème ultime. La prise en compte de facteurs globaux (changements climatiques naturels ou sous influence humaine, grands cycles biogéochimiques, mondialisation des transferts d'espèces,

etc.) en fait maintenant un niveau d'étude pertinent. Les recherches sur le fonctionnement global du système Terre sont devenues une réalité.

### **Les biocénoses : des ensembles aléatoires ou structurés ?**

Une question centrale de l'écologie des écosystèmes est de savoir si l'ensemble des espèces présentes dans un milieu est le fruit du hasard (c'est-à-dire une collection aléatoire de populations qui ont réussi à coloniser l'écosystème et à s'y maintenir), ou le résultat d'une sélection sur la base d'une co-évolution entre les espèces, ainsi qu'entre les espèces et leur environnement physico-chimique, de telle sorte qu'il existe un réseau d'interdépendance entre ces espèces. Beaucoup d'écologistes penchent actuellement pour la seconde hypothèse, mais ils ont néanmoins beaucoup de difficultés pour mettre en évidence ces différents types d'interactions.

En réalité, la dimension temporelle joue un rôle important. Lorsqu'un nouvel habitat est créé, il y a colonisation par des espèces opportunistes et le peuplement est en grande partie aléatoire. Avec le temps, il peut y avoir co-évolution des espèces et acquisition d'un degré d'interdépendance plus important. Par exemple, les lacs nord tempérés, qui étaient sous les glaces lors de la dernière période glaciaire il y a 15 000 ans, ont une faune peu diversifiée, sans endémiques, qui résulte d'une recolonisation de proximité après la fonte des glaces. À l'inverse, les grands lacs d'Afrique de l'Est qui existent depuis des millions d'années ont une faune riche en espèces et en endémiques, avec des relations interspécifiques complexes qui résultent d'une longue co-évolution.

## **2.2 L'INVENTAIRE DES ESPÈCES**

La diversité biologique s'observe à tous les niveaux de l'organisation du vivant, des gènes aux écosystèmes. Mais on en parle le plus souvent en terme de diversité des espèces après avoir compté celles qui occupent un espace donné pour une unité de temps déterminée.

Botanistes et zoologistes ont entrepris, il y a près de trois siècles, la description et l'inventaire des espèces vivantes. Carl Linné dénombrait 9 000 espèces de plantes et d'animaux au milieu du XVIII<sup>e</sup> siècle. Deux siècles et demi plus tard, avec plus de 1,7 million d'espèces décrites, nous savons que l'inventaire du vivant est loin d'être terminé, surtout dans les régions tropicales. Nul ne sait en réalité quel est le nombre d'espèces vivantes à la surface de la Terre, mais il pourrait se situer selon les estimations entre 7 et 100 millions. Cette incertitude révèle l'étendue de notre ignorance, ce qui est pour le moins fâcheux quand on cherche à démontrer que les activités humaines suscitent une érosion sans précédent de la diversité biologique. Au rythme moyen de 10 000 espèces nouvelles décrites chaque année, il faudra encore plusieurs siècles pour compléter l'inventaire.

En réalité le niveau de connaissance est variable selon les groupes taxinomiques. Des recensements quasi exhaustifs ne sont disponibles que pour un petit nombre de groupes zoologiques ou botaniques. C'est le cas, par exemple, pour les mammifères et les oiseaux qui sont actuellement connus à plus de 95 %. Le nombre des insectes en revanche est très certainement supérieur à celui pourtant considérable (950 000) enregistré jusqu'ici. Les insectes représentent près des deux tiers de ces nouvelles descriptions. Quant au nombre des champignons il pourrait se situer entre 1 et 2 millions et celui des nématodes, petits vers parasites de plantes et d'animaux, serait de plusieurs centaines de milliers. Les sources des nouvelles espèces sont essentiellement les régions tropicales, les récifs coralliens, les grands fonds marins, mais également, sous toutes les latitudes, les milieux d'accès difficile et les petites espèces (faune du sol, méio-faune marine) et les parasites. Un mètre cube de sol de prairie tempérée contient des milliers d'espèces de micro-organismes et d'invertébrés dont on ignore le plus souvent le statut taxinomique et l'activité métabolique.

Pour d'autres groupes, comme les bactéries et les virus, chez lesquels les scientifiques ont plus de mal à caractériser les espèces que chez les vertébrés ou les insectes, le nombre est très certainement bien supérieur à celui connu à l'heure actuelle (voir encadré sur l'écologie moléculaire). Ainsi, en utilisant les techniques de biologie moléculaire on a montré récemment que le picoplancton marin (organismes de très petite taille entre 0,2 et 2-3 microns) qui constitue la base de l'écosystème pélagique, recèle de nombreux groupes d'Eucaryotes non répertoriés. Le séquençage de l'ARN ribosomal d'un échantillon de picoplancton du Pacifique a montré que la presque totalité des séquences ne pouvait être rattachée à celles d'organismes connus. On a découvert en particulier des espèces d'algues vertes primitives (les Prasinophytes) non isolées

**TABLEAU 2.2** ESTIMATION DU NOMBRE D'ESPÈCES ACTUELLEMENT RECENSÉES ET DU NOMBRE D'ESPÈCES PROBABLES POUR LES VERTÉBRÉS, AINSI QUE POUR LES AUTRES GROUPES DE VÉGÉTAUX ET D'ANIMAUX DONT ON PENSE QU'ILS CONTIENNENT AU MOINS 100 000 ESPÈCES.

Ce nombre d'espèces probables est une extrapolation assez hypothétique, mais qui donne des ordres de grandeur quant à la richesse du monde vivant.

Groupes taxinomiques		Nombre approximatif d'espèces recensées	Nombre estimé d'espèces
Virus		4 000	500 000 ?
Bactéries		4 000	1 000 000 ?
Champignons		72 000	1 à 2 millions ?
Protozoaires		40 000	200 000
« Algues »		40 000	400 000 ?
Plantes		270 000	320 000
Animaux invertébrés		100 000	10 000 000
	Éponges	10 000	
	Cnidaires	10 000	
	Plathelminthes	20 000	
	Nématodes	25 000	400 000
	Arachnides	75 000	750 000
	Crustacés	40 000	150 000
	Insectes	950 000	8 000 000
	Mollusques	70 000	200 000
Animaux vertébrés	Poissons	22 000	25 000
	Amphibiens	4 200	4 500
	Reptiles	6 500	6 500
	Oiseaux	9 672	<i>Idem</i>
	Mammifères	4 327	<i>Idem</i>

à ce jour, et de nouvelles branches dans l'arbre des Protistes. Ce qui est également nouveau c'est que la majorité des séquences obtenues appartiennent à des organismes qui sont soit des espèces prédatrices, soit des espèces impliquées dans la dégradation de la matière vivante, fonction que l'on pensait jusqu'ici principalement assurée par les bactéries et non par des Eucaryotes.

### L'écologie moléculaire

Chez les bactéries, la notion d'espèce a longtemps été calquée sur celle des autres groupes : l'appartenance à une espèce était décidée en fonction du nombre de caractéristiques physiologiques et biochimiques partagées avec une souche type. Mais la biologie moléculaire permet de comparer des séquences de gènes, ce qui a ouvert la voie aux approches phylogénétiques. La molécule la plus utilisée est la petite sous-unité (16S) de l'ARN ribosomique. En outre les méthodes d'amplification PCR, qui permettent une amplification et la détermination rapide de la séquence de gènes à partir d'une petite quantité de cellules, voire d'une seule, ont permis d'accéder à l'ADN bactérien des espèces libres sans recourir aux cultures. On peut ainsi générer un véritable inventaire de la diversité moléculaire qui nous a révélé une énorme diversité des Procaryotes dans tous les environnements, y compris les environnements aux caractéristiques physiques et chimiques extrêmes. Ces travaux montrent également qu'une grande partie de cette diversité ne relève pas de lignées déjà connues, mais qu'il existe un nombre très important de groupes jusqu'alors inconnus et génétiquement éloignés les uns des autres. Dans de nombreux environnements, seule une proportion minime d'espèces est susceptible d'être isolée et cultivée, par rapport à toutes celles qui sont présentes. On assiste ainsi à la naissance de l'écologie moléculaire qui nous révèle l'existence d'une énorme diversité de Procaryotes ignorée jusque-là.

## 2.3 LA SYSTÉMATIQUE, L'INFORMATIQUE ET INTERNET

Nommer, classer et identifier les espèces est un travail délicat qui nécessite d'utiliser :

- des collections de référence de spécimens types, en principe déposées dans des musées ;
- des publications spécialisées décrivant les espèces nouvelles ;
- des faunes et des flores accompagnées de clés d'identification qui synthétisent l'information disponible et donnent accès à la connaissance taxinomique.

Il en résulte que la connaissance des divers groupes taxinomiques a longtemps été le privilège d'une poignée de spécialistes dont le nombre fluctue selon les politiques et les modes. On n'hésite d'ailleurs pas à envisager une véritable crise en matière de recrutement de systématiens. Dans un tel contexte, si l'on veut accélérer le processus d'inventaire de la diversité biologique qui nécessitera encore plusieurs siècles, et utiliser au mieux l'information existante souvent dispersée dans de nombreuses revues pour des programmes de conservation, il faut avoir recours à des moyens puissants et interactifs de gestion et de diffusion de l'information taxinomique.

L'informatique est donc naturellement apparue comme l'outil indispensable au stockage, à la gestion et à l'analyse de toutes ces informations. Si des progrès considérables ont été faits dans le domaine des logiciels et des traitements informatisés, un système informatique performant en matière de systématique et d'inventaires taxinomiques fait encore cruellement défaut à l'heure actuelle. Paradoxalement, des moyens autrement plus importants ont été mis dans la connaissance des étoiles et l'exploration de l'espace que dans celle des organismes vivants qui nous entourent.

Pourtant, des référentiels taxinomiques constitués de listes de noms de référence et de leurs synonymes, sont en cours de constitution et consultables sur Internet. Ils fixent l'usage des noms et peuvent être complétés par des informations sur la description des espèces, leur répartition géographique, les collections déposées dans les grands muséums, etc. Ainsi, la collection de poissons du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris est consultable sur Internet. Parmi les efforts internationaux en vue de promouvoir la diffusion des connaissances en systématique citons le projet international Species 2000, le projet Fauna Europaea et les bases européennes ERMS (*European Register of Marine Species*) ou CLEMAM.

Dans certains cas ces bases de données hébergent également des systèmes d'aide à l'identification des espèces pour l'usage des professionnels et des amateurs. On assiste aujourd'hui à l'émergence de la Systématique Assistée par Ordinateur avec des programmes permettant de construire automatiquement des clés d'identification, des diagnoses ou des reconstructions phylogénétiques, de faire des identifications, de stocker et d'accéder à des données variées dont celles des collections entreposées dans les musées.

De manière générale l'objectif n'est pas de constituer des bases de données isolées et monstreuuses mais, grâce à Internet, d'organiser le partage du savoir (bases de données réparties, logiciels, travail

coopératif, etc.) et d'assurer la compatibilité et la synergie entre les différentes initiatives qui se font jour. C'est l'objectif du GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*) du forum mégascience de l'OCDE qui se fixe pour objectif d'être une source majeure d'informations sur la diversité biologique, un grand catalogue de la vie en quelque sorte. Si les initiatives existantes sont encore loin de répondre aux besoins de mise à disposition et d'utilisation de l'énorme quantité d'information existant en systématique, les progrès seront néanmoins rapides.

## 2.4 MESURER LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

Pour les besoins opérationnels, la biodiversité doit pouvoir être quantifiée d'une manière ou d'une autre. C'est seulement dans ces conditions que l'on pourra discuter de son évolution dans le temps, des zones d'intérêt spécifique, et de la manière dont on peut la préserver.

Mais les opinions divergent sur la manière de la mesurer. Il n'y a aucune mesure universelle et celles qui sont utilisées dépendent en réalité des objectifs poursuivis. Sur un plan théorique on devrait évaluer tous les aspects de la biodiversité dans un système donné. Mais c'est une tâche pratiquement irréalisable et il faut se contenter d'une estimation approchée en se référant à des indicateurs qui peuvent concerner la génétique, les espèces ou les peuplements, la structure de l'habitat, ou toute combinaison qui fournit une évaluation relative mais pertinente de la diversité biologique.

La richesse en espèces (le nombre d'espèces) qui peut être déterminée pour l'ensemble des taxons présents dans un milieu, ou pour des sous-ensembles de taxons, est l'unité de mesure la plus courante, à tel point qu'on a parfois tendance à assimiler abusivement biodiversité et richesse en espèces. Certes, plus le nombre d'espèces est élevé, plus on a de chances d'inclure une plus grande diversité génétique, phylogénétique, morphologique, biologique et écologique. Pour certains groupes, la liste d'espèces est relativement facile à établir lorsqu'il existe une information taxinomique importante. L'expérience a montré, cependant, que les différents taxons ne se comportaient pas de la même manière et qu'il était difficile d'identifier des taxons de référence pour évaluer la richesse en espèces d'un système.

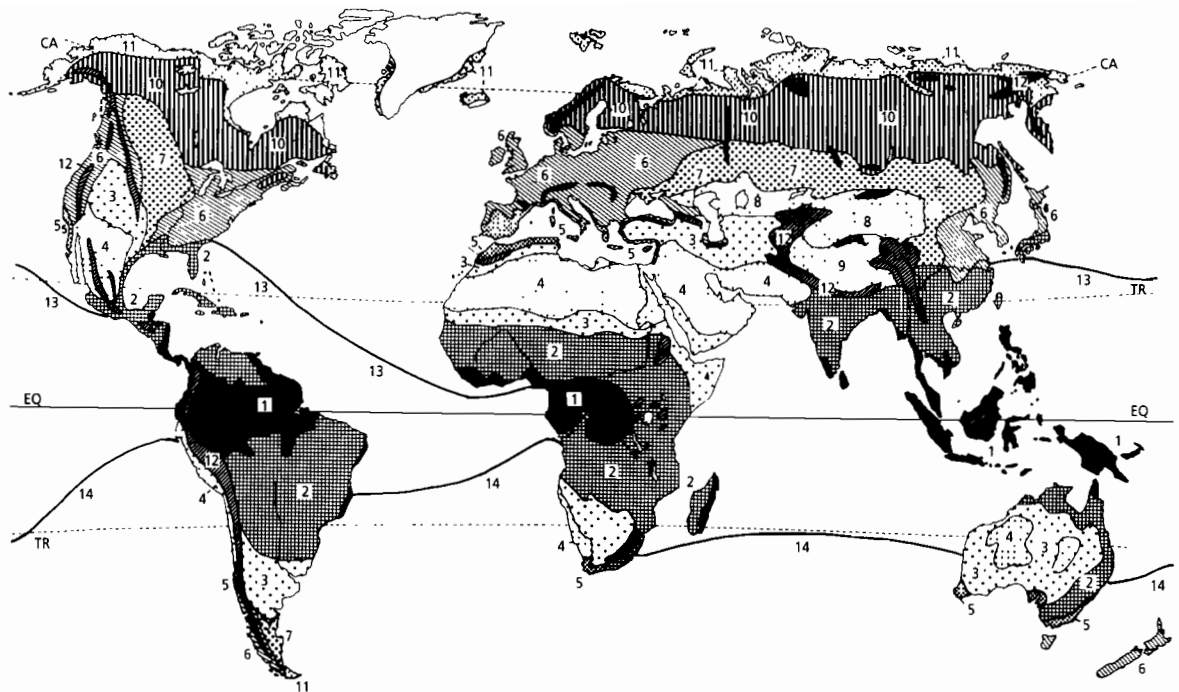
On peut utiliser également la densité relative de chaque espèce (ce que l'on appelle également la régularité ou « *evenness* ») pour comparer

différentes communautés ou écosystèmes. Les indices les plus souvent employés se basent sur l'estimation de l'abondance relative des espèces dans les échantillons. Mais ces indices donnent un poids fonctionnel équivalent à toutes les espèces sans que ce soit légitime. D'autres indices ont donc été développés qui prennent en considération la position taxinomique, le statut trophique ou bien la taille corporelle des espèces. De manière générale, l'utilisation de ces indices reste limitée car ils ne fournissent pas une information bien pertinente sur le plan opérationnel. On a donc cherché à les compléter aux niveaux génétique et écologique. Il y a en génétique des analogues de ces indices de diversité spécifique : on parle également de richesse (nombre d'allèles pour un même locus), de régularité (fréquence relative des allèles) et d'hétérozygotie qui associe le nombre d'allèles et leur fréquence relative. L'autre voie est d'identifier la diversité des habitats dans un écosystème, ou des écosystèmes dans un paysage. On peut utiliser une démarche voisine de la taxinomie : reconnaître des entités, les nommer et les classer pour pouvoir comparer différentes situations et tenter de généraliser les observations. Cette démarche typologique a donné lieu à plusieurs catégories de classification fondées sur les caractéristiques floristiques et faunistiques, les assemblages d'espèces (phytosociologie), ou sur des caractéristiques du paysage (écorégions, structures phénologiques, etc.). Un exemple de typologie des habitats est le système de classification CORINE des habitats européens.

## **2.5 LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE**

La diversité biologique n'est pas répartie de manière homogène à la surface de la Planète. Les naturalistes ont essayé de mettre en évidence des grandes tendances ou « patterns » (mot qui n'a pas réellement d'équivalent français mais qui est parfois traduit par patron) dans la distribution spatiale de la diversité biologique. Si l'on recherche des unités écologiques, on peut mettre en relation les caractéristiques du climat et celles de la végétation, ce qui conduit à reconnaître de grands biomes (fig. 2.2). Si l'on évalue en revanche le degré de ressemblance entre les flores et les faunes, on peut diviser la planète en régions biogéographiques. Dans l'un comme dans l'autre cas, cette démarche typologique s'inscrit, elle aussi, dans un système hiérarchique, avec des subdivisions qui sont fonction du degré de précision recherché.





**Figure 2.2** Répartition des principaux biomes (basés sur les formations végétales) à la surface de la Terre (d'après Paul Ozenda, 2000).

1, Forêt pluviale équatoriale. 2, Forêt tropicale humide. 3, Savanes sèches et steppes. 4, Désert. 5, Forêt sclérophylle méditerranéenne. 6, Forêt caducifoliée tempérée. 7, Steppes continentales froides. 8, Déserts froids asiatiques. 9, Déserts d'altitude. 10, Forêt boréale de Conifères, 11, Toundra. 12, Écosystème montagnard. 13, Limite nord des récifs coralliens. 14, Limite sud des récifs coralliens.

À l'opposé on peut également chercher à identifier des aires originales, particulièrement riches en espèces endémiques.

### **Espèces endémiques**

Les espèces sont dites endémiques lorsqu'elles ne se rencontrent qu'en un lieu donné, et nulle part ailleurs. On parle souvent d'endémisme dans un contexte géographique : les centaines d'espèces de poissons cichlidés qui peuplent les grands lacs d'Afrique de l'Est (Victoria, Malawi, Tanganyika), ou les trois-quarts des espèces de mammifères de Madagascar. Le phénomène d'endémisme est lié à l'isolement géographique de taxons qui évoluent ensuite en système clos.

#### **2.5.1 La diversité taxinomique des milieux marins est plus grande que celle des milieux terrestres**

Il existe beaucoup plus de phylums animaux en milieu marin que dans les milieux terrestres (tableau 2.3). Un seul, les Onychophora, n'est connu qu'en milieu terrestre, alors que les deux tiers de tous les autres sont exclusivement marins.

Pourtant seulement un peu moins de 15 % des espèces connues sont marines malgré la surface plus importante des océans. Il y a deux explications possibles qui ne sont pas contradictoires : le milieu marin est moins exploré, mais également moins hétérogène que le milieu terrestre ; les phylums qui ont colonisé le milieu terrestre se sont beaucoup plus diversifiés, à l'exemple des insectes.

#### **2.5.2 Il existe des gradients dans la répartition spatiale**

Dans leur quête d'un ordre de la nature les scientifiques ont essayé d'identifier des facteurs qui expliqueraient la répartition spatiale actuellement observée. La recherche de gradients est une manière de mieux comprendre cette organisation de la diversité biologique.

##### **a) Gradients latitudinaux**

Un phénomène assez général en milieu terrestre et aquatique continental, est l'existence d'un gradient latitudinal : *la richesse en espèce augmente des pôles vers l'équateur* pour la plupart des groupes taxinomiques. Autrement dit la diversité biologique est bien plus grande sous les tropiques que dans les régions tempérées (fig. 2.3a). Ce phénomène

**TABLEAU 2.3** DISTRIBUTION DES GRANDS PHYLUMS DE MÉTAZOAIRES AVEC UNE INDICATION DE LA RICHESSE EN ESPÈCE PAR TYPE D'HABITAT (D'APRÈS MAYR, 1994).

Domaines Phylums	benthique marin	pélagique marin	eau douce	terrestre
Annélides	***	*	**	***
Arthropodes	***	***	***	***
Brachiopodes	**			
Bryozoaires	***		*	
Chaetognathes	*	*		
Chordata	***	***	***	***
Cnidaires	***	**	*	
Cténophores		*		
Échinodermes	***	*		
Echiuriens	**			
Gastrotriches	**		**	
Hémichordés	*			
Kamptozoaires	*		*	
Kinorhynques	**			
Loricifères	*			
Mollusques	***	**	***	***
Nématodes	***		***	***
Némertes	**	*	*	*
Onychophores				*
Phoronidiens	*			
Placozoaires	*			
Plathelminthes	***	*	***	**
Pogonophores	**			
Spongiaires	***		*	
Priapulides	*			
Rotifères	*	*	**	*
Sipunculiens	**			*
Tardigrades	*		**	*
<b>Total</b>	<b>26</b>	<b>11</b>	<b>14</b>	<b>11</b>
endémiques	10	1	0	1

\* < 100; 1000 > \*\* > 100; \*\*\* > 1000.

est particulièrement marqué pour les plantes. Pourtant, pour certains groupes comme les Nématodes du sol, il semble y avoir une situation inverse, avec une plus grande richesse spécifique aux hautes latitudes.

Dans les milieux marins, l'existence d'un gradient latitudinal a été mise en évidence en milieu pélagique, ainsi que pour la faune benthique de substrat dur. Mais le phénomène est controversé pour d'autres groupes, et même parfois inverse. Ainsi, les macro-algues sont plus diversifiées en milieu tempéré qu'en milieu tropical. Il en est de même pour les oiseaux de mer qui se nourrissent de poissons et de crustacés. Cela voudrait peut-être dire que les différents groupes d'organismes marins ne sont pas sensibles aux mêmes facteurs de distribution que ceux du milieu terrestre. Enfin, dans l'hémisphère Sud, il n'apparaît pas de gradient latitudinal bien marqué et la richesse en espèces marines de l'Antarctique est particulièrement élevée.

On a cherché bien entendu à expliquer les gradients latitudinaux en milieu terrestre en évoquant le fait que les régions tropicales occupent une surface plus importante que les régions tempérées ou froides. L'existence d'une proportion d'espèces endémiques beaucoup plus grande en zone tropicale qu'en zone tempérée est probablement aussi la conséquence de la variabilité du climat : les alternances glaciations/déglaciations, tous les 100 000 ans environ au cours du Quaternaire, ont beaucoup plus perturbé les zones froides et tempérées où elles ont eu un « effet d'essuie glace » sur la diversité biologique, alors que les climats des zones tropicales ont permis la pérennisation à long terme d'écosystèmes, même si ceux-ci ont pu connaître des variations parfois importantes. Il semble aussi que les alternances saisonnières jouent un rôle : la variabilité climatique est bien plus grande dans les régions tempérées où les espèces doivent développer de coûteuses adaptations (au gel, par exemple). Les conditions relativement plus stables, à la fois sur le plan saisonnier et sur le long terme, dans les zones tropicales auraient donc permis à de nombreux organismes de se spécialiser et d'occuper les différentes niches écologiques disponibles.

D'autres hypothèses ont également été avancées : ainsi les zones tropicales, où les ressources en énergie disponible sont les plus importantes seraient les plus productives, ce qui faciliterait la coexistence de nombreuses espèces.

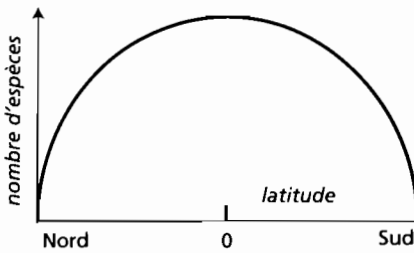
### *b) Gradients longitudinaux*

Dans le domaine marin, un gradient longitudinal bien établi est celui de la diversité des coraux dont la plus grande richesse spécifique est observée dans l'archipel indonésien. Elle diminue ensuite vers

l'ouest, de manière irrégulière dans l'océan Indien (avec une exception dans la mer Rouge pour certains groupes) et elle est plus faible dans les Caraïbes.

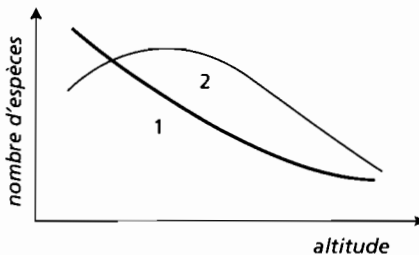
c) *Gradients altitudinaux*

La zonation altitudinale est une forme d'organisation de la diversité biologique qui nous est familière dans les zones de montagne où l'on peut observer, sur des surfaces limitées, un changement rapide de la structure des peuplements avec l'altitude. La température et la pluviométrie sont les principaux facteurs physiques structurants de ce gradient. Pour certains taxons la richesse spécifique diminue simplement avec l'altitude, alors que pour d'autres la richesse spécifique a la forme d'une courbe en cloche (fig. 2.3b).



**Figure 2.3a** Courbe schématique de la distribution de la richesse en espèces aux différentes latitudes.

C'est le schéma observé en particulier pour les amphibiens, les reptiles, etc.



**Figure 2.3b** Changements dans la richesse en espèces en fonction de l'altitude.

1 : schéma de diminution progressive observé pour les chauves-souris du parc national de Manu (Pérou); 2 : schéma de distribution en dôme observé pour les oiseaux terrestres d'Amérique du Sud.

#### d) La profondeur

En mer, on distingue le *domaine pélagique* qui correspond aux espèces et communautés vivant dans la masse d'eau, et le *domaine benthique* pour les organismes qui vivent sur et dans le sédiment ou sur les substrats durs. De manière générale, la diversité biologique est plus élevée dans les milieux benthiques que dans les milieux pélagiques, et en milieu côtier (où la diversité des habitats est plus grande) qu'en milieu hauturier. Elle s'organise autour de quelques grands domaines :

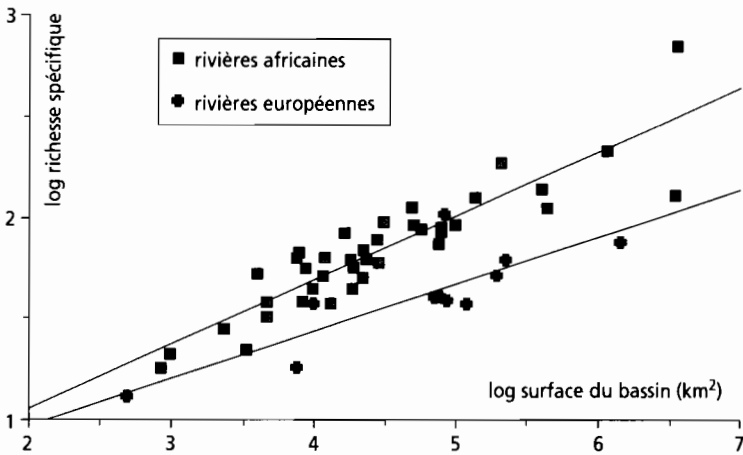
- le *plateau continental* est la zone côtière s'étendant jusqu'à une profondeur moyenne de 200 m. C'est dans cette zone (appelée zone néritique) que l'on trouve l'essentiel des organismes benthiques. C'est également dans cette zone que l'on rencontre, en milieu tropical, les récifs coralliens qui sont l'équivalent, toutes proportions gardées, des systèmes forestiers tropicaux pour la biodiversité marine.
- le *talus continental* est une zone de rupture de pente à la limite du plateau continental et du domaine océanique. Il se prolonge par le glacis continental à la base de la pente. C'est le *domaine bathyal* dans lequel on peut rechercher des gradients de richesse en espèces avec la profondeur. Mais la tendance est d'observer une richesse spécifique maximum entre 1 000-1 500 m pour les communautés pélagiques, et 1 000-2 000 m pour le mégabenthos. Il peut y avoir également des effets combinés de la profondeur et de la latitude.
- le *bassin océanique* proprement dit est formé par la *plaine abyssale* entre 4 000 et 6 000 m de profondeur avec des fosses plus profondes, mais aussi des crêtes médio-océaniques (2 à 3 000 m). Jusqu'à une époque récente on pensait que la vie était peu abondante dans l'océan profond. Depuis, on a mis en évidence la grande richesse en espèces des sédiments profonds, dont la plus grande partie n'est pas décrite avec précision. D'autre part, on a observé et décrit une faune variée et une vie microbienne très particulière qui tire son énergie de la chimiosynthèse au voisinage des sources hydrothermales. Les dorsales océaniques ont révélé également une faune riche avec de nombreux endémiques, notamment dans le Pacifique.

### 2.5.3 La relation surface-nombre d'espèces

Il existe une relation empirique bien connue des écologistes entre la surface d'une île et le nombre d'espèces observées sur cette île. Elle s'exprime le plus souvent par l'équation d'Arrhénius :  $S = cA^z$ , où  $S$  est le nombre d'espèces,  $A$  la surface,  $c$  et  $z$  sont des constantes. La notion d'île s'applique aussi bien aux îles océaniques qu'aux îles continentales

à savoir les sommets de montagnes, les lacs ou les bassins hydrographiques isolés les uns des autres.

Des relations entre la surface d'un système insulaire et la richesse spécifique d'un groupe ont été mises en évidence à de nombreuses reprises. Il existe, cependant, des différences en fonction des provinces biogéographiques qui ont connu des histoires différentes. Dans l'exemple présenté sur la figure 2.4 qui concerne des fleuves africains et des fleuves européens, on a mis en évidence dans chacune des provinces l'existence d'une bonne relation entre la surface du bassin versant (ou le débit des fleuves) et la richesse spécifique en poissons de ces bassins versants.



**Figure 2.4** Richesse spécifique et surface du bassin hydrographique : comparaison entre les rivières européennes et les rivières africaines.

Il existe une explication à la relation surface-richesse en espèces : lorsque la surface augmente on peut s'attendre à ce que la diversité des habitats augmente également, et les peuplements sont d'autant plus riches en espèces que les habitats sont diversifiés.

On estime également que le nombre d'espèces observées sur une île est le résultat d'un équilibre dynamique entre les extinctions naturelles d'espèces et le taux d'immigration d'espèces venues d'un continent source, plus riche en espèce. C'est la théorie des équilibres dynamiques de MacArthur et Wilson.

Lorsqu'on considère une province biogéographique de la taille d'un continent telle que l'Europe ou l'Afrique, les extinctions sont compensées par des phénomènes de spéciation.

### 2.5.4 Une organisation écologique : les biomes

La distribution des espèces à la surface du globe n'est pas aléatoire mais dépend des facteurs écologiques et des préférences ou des potentialités des organismes. La combinaison des précipitations et de la température permet de diviser le globe en grands domaines morpho-climatiques. À une échelle très macroscopique on peut identifier quatre zones écoclimatiques qui se retrouvent autour du globe : le tropical chaud et humide, le tempéré humide, le polaire, et l'aride. À une échelle plus fine, on peut observer que différentes régions du globe où les conditions climatiques sont identiques sont occupées par des écosystèmes de nature comparable. La végétation présente ainsi l'intérêt d'être un indicateur assez fiable pour traduire à des échelles spatiales assez grandes le jeu des divers facteurs tels que la géomorphogenèse et le climat. Les limites des grandes formations végétales concrétisent ainsi des discontinuités remarquables du milieu naturel. Ce sont les *biomes* qui sont des macrosystèmes de dimension régionale, homogènes du point de vue climatique (température et précipitations) (fig. 2.2).

L'isotherme de 10 °C du mois le plus chaud de l'année, qui correspond approximativement à la limite septentrionale de la grande forêt de conifères de l'hémisphère Nord, sépare les milieux froids des hautes latitudes des milieux tempérés des latitudes moyennes. De même l'isotherme de 20 °C du mois le plus froid de l'année délimite assez bien les milieux caractérisés par une chaleur constante. À l'intérieur de ce vaste domaine, les régimes hydriques différencient la grande forêt pluviale, chaude et humide en permanence, des savanes caractérisées par une saison sèche.

Le nombre de biomes identifiés dépend de la résolution souhaitée, et l'on distingue de 10 à 100 biomes selon les auteurs. Dans la majorité des cas, la physionomie de la végétation sert de base à la délimitation des biomes : forêts (24 % de la superficie), savanes (15 %), prairies et toundras (15 %), etc. Il faut y ajouter les aires cultivées qui représentent plus de 10 % de la surface des terres émergées, ainsi que les déserts et les étendues glacées (30 %).

### 2.5.5 Une organisation taxinomique : les régions biogéographiques

De nombreuses tentatives ont été réalisées pour diviser la surface de la Terre en grandes régions biogéographiques. Il s'agissait de dégager des modes d'organisation spatiale de la diversité biologique sur la base de la distribution actuelle et des connaissances historiques concernant



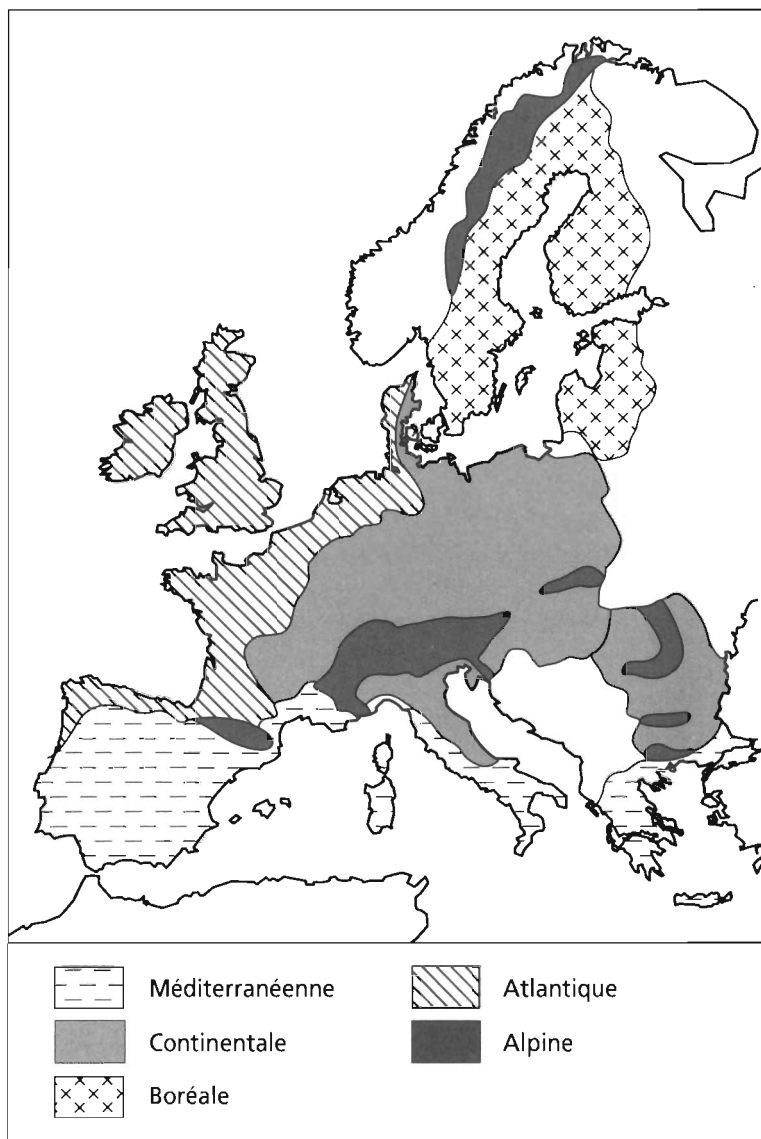
la mise en place des flores et des faunes. De manière très schématique, en milieu terrestre, on distingue six grandes régions qui correspondent globalement aux principales plaques continentales, et dans lesquelles flore et faune ont une histoire commune. Il y a trois grandes régions « tropicales » : l'Afrotropicale (Afrique), la Néotropicale (Amérique du Sud) et l'Indo-malaise qui hébergent plus des deux tiers des espèces terrestres connues. Les régions Néarctique (Amérique du Nord), Paléarctique (Eurasie) et Australienne (Australie) correspondent aux zones tempérées à froides.

L'exercice de typologie qui consiste à identifier des zones biogéographiques ne se limite pas, bien entendu, aux six grandes zones ci-dessus. Dans chacune d'entre elles on peut distinguer des sous-ensembles, en fonction du degré de précision que l'on recherche. Ainsi, l'Europe continentale a été découpée en quelques régions ou domaines biogéographiques (fig. 2.5).

La France est le seul pays d'Europe à posséder de vastes territoires situés dans quatre domaines biogéographiques très différents : atlantique, continental, alpin, méditerranéen. Cela explique la grande diversité de vertébrés recensée dans l'hexagone. Il en est de même pour les habitats naturels, des sapinières du haut Jura (climat presque boréal) aux steppes de la Crau où vivent des espèces à affinités africaines. La diversité écologique de la France lui a permis de surmonter les destructions de la faune et de la flore liées à la révolution industrielle ainsi qu'aux transformations liées à l'agriculture : déforestation, drainage des zones humides, suppression des haies, mises en culture, lutte contre les « nuisibles », etc. Seul un petit nombre d'espèces a disparu avant le XX<sup>e</sup> siècle, mais le nombre d'espèces menacées a augmenté avec l'intensification des pressions humaines.

**TABLEAU 2.4** COMPARAISON DES ESPÈCES PRÉSENTES EN EUROPE PAR RAPPORT AU MONDE.

	<b>Espèces connues en Europe</b>	<b>Connues seulement en Europe</b>	<b>Nombre d'espèces connues dans le monde</b>
<b>Poissons d'eau douce</b>	344	200	10 000
<b>Reptiles</b>	198	90	6 500
<b>Amphibiens</b>	75	56	4 000
<b>Oiseaux nicheurs</b>	520	30	9 700
<b>Mammifère</b>	270	78	4 327
<b>Plantes vasculaires</b>	125 000	3 500	270 000



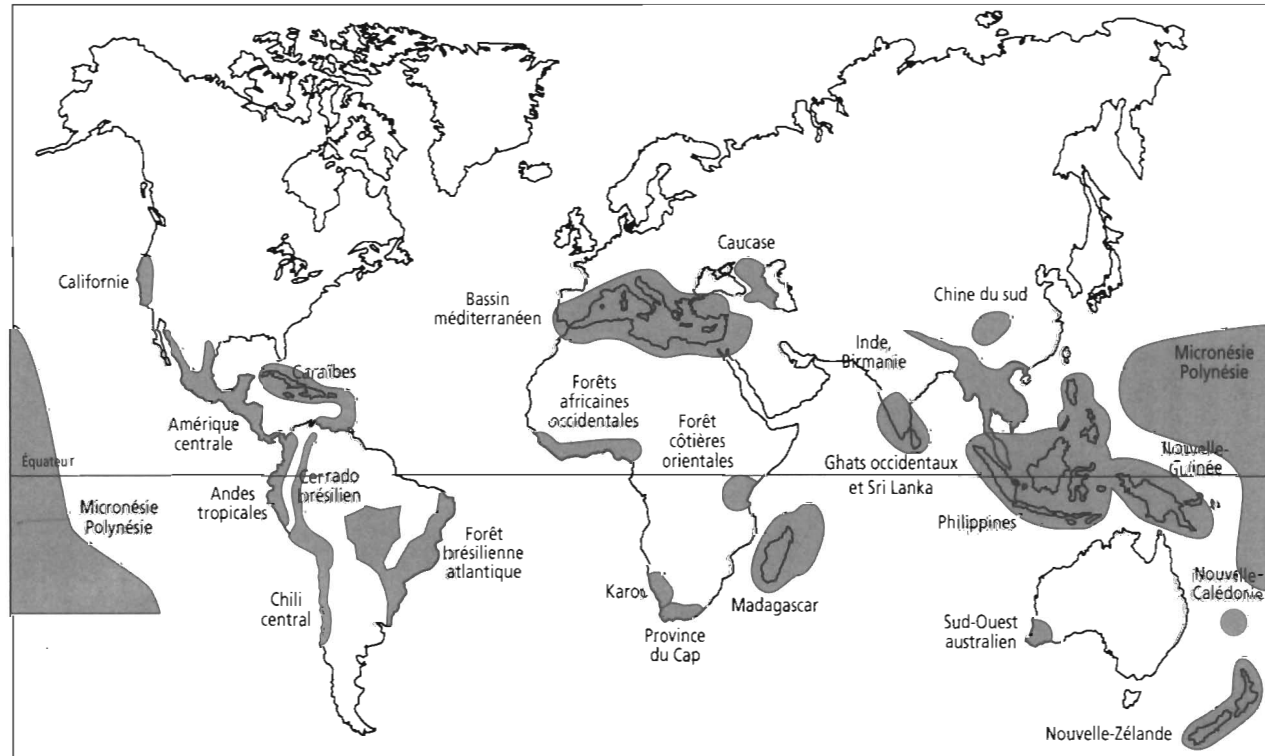
**Figure 2.5** Carte indicative simplifiée des régions biogéographiques de l'Europe.

Cette carte a été établie par le centre thématique européen de conservation de la nature pour la direction européenne Natura 2000. Ne sont pas pris en compte que les 15 États membres et les 12 États candidats à l'entrée dans l'Union européenne.

### 2.5.6 Les « zones de grande diversité »

Une grande importance a été accordée à l'identification de zones géographiques en fonction de la richesse spécifique totale ou d'une richesse particulière en espèces endémiques. Certains scientifiques ont ainsi identifié des « hauts lieux » de la diversité biologique. Ce sont des zones qui bénéficient d'une concentration extraordinaire d'espèces, tout en étant soumises à une perte accélérée d'habitats. Ce sont bien entendu des zones critiques en matière de conservation (ou « *hot-spots* ») réparties sur l'ensemble du globe et menacées de disparition. Les régions riches en espèces endémiques sont des régions où des espèces appartenant à un grand nombre de groupes systématiques ont pu s'accumuler et survivre. Pour certains ce sont les « zones refuges pléistocènes » dans lesquelles la diversité biologique a trouvé refuge au cours des périodes de glaciations.

Une étude a montré que 44 % de toutes les plantes vasculaires (soit plus de 130 000 plantes) et 35 % des vertébrés à l'exception des poissons (soit 10 000 espèces environ) sont confinés dans 25 « zones de grande diversité » couvrant seulement 1,4 % de la surface des terres. La plupart de ces sites se situent en zone tropicale, mais cinq sont dans le bassin méditerranéen (fig. 2.6), et neuf sont des îles dont Madagascar qui abrite plus de 11 000 plantes supérieures avec un taux d'endémicité de 80 %. À l'opposé, le nombre d'espèces endémiques en Europe ne représente que de 2 à 6 % des espèces mondiales selon les groupes taxinomiques.



**Figure 2.6** Les 25 régions qui témoignent à la fois d'une exceptionnelle diversité biologique et qui sont menacées par les activités humaines.

## Chapitre 3

---

# Les mécanismes à l'œuvre dans la diversification du monde vivant

La diversité du monde vivant ne cesse de nous étonner. Mais les hypothèses expliquant son origine ont beaucoup évolué depuis deux siècles. Ainsi, à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, Cuvier était un partisan du créationisme (les êtres vivants sont la réplique fidèle de ceux qui ont été créés par Dieu) et Buffon fut un défenseur de la théorie de la génération spontanée. Cette dernière opinion était largement partagée par d'autres civilisations, que ce soit en Chine, en Inde ou en Égypte. C'est Lamarck, au début du XIX<sup>e</sup> siècle, qui développe l'idée selon laquelle les espèces se transforment en d'autres espèces. Mais le *transformisme* de Lamarck est teinté de finalisme : il y a une « force interne » qui pousse les organismes à s'adapter aux changements du milieu et ces transformations sont transmises à la descendance. Darwin, dans *l'Origine des espèces* en 1859, emprunte certaines des idées de Lamarck mais réfute le finalisme en privilégiant le principe de la *sélection naturelle* : la compétition sélectionne les individus les plus aptes. Cependant, malgré sa vision prémonitrice de l'évolution, Darwin n'a pas apporté de preuves irréfutables à son époque pour étayer ses réflexions sur l'origine de la vie.

Pasteur, par ses expériences sur la stérilisation à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, a démontré que la vie ne peut être générée spontanément par la matière inanimée. Vers 1900, la redécouverte des lois de Mendel permet l'essor de la génétique, et accorde un rôle moteur aux mutations dans l'évolution. Vers le milieu du XX<sup>e</sup> siècle, la *théorie synthétique de l'évolution* intègre dans une même démarche sélection naturelle et processus mutationnel. L'unité évolutive est la population, et la sélection naturelle bénéficie aux populations qui s'adaptent à leur cadre de vie en favorisant la transmission aux descendants des allèles avantageux pour l'espèce.

### 3.1 COMMENT DÉFINIR LA VIE ?

Les hommes se sont depuis longtemps posé la question « qu'est-ce que la vie ? ». Les religions et les philosophies ont proposé des définitions, mais les scientifiques ont toujours beaucoup de difficultés à traiter de telles questions. Quelles sont les conditions nécessaires et suffisantes pour qu'apparaisse la vie et qu'un système soit qualifié de vivant ? De fait, la frontière n'est pas toujours évidente entre la matière inorganique et les formes de vie les plus primitives. C'est vers la chimie que l'on se tourne actuellement pour renouveler les hypothèses explicatives.

Pour certains, on peut parler de vie dès qu'une molécule est capable de se répliquer. Le point de vue du programme d'exobiologie de la NASA est « la vie est un système chimique auto-entretenu capable d'évolution darwinienne ». Pour d'autres, les organismes les plus élémentaires doivent être délimités par une membrane. Sur Terre, les objets vivants les plus simples connus à ce jour sont les cellules et la vie est essentiellement cellulaire. Nous ne connaissons pas, dans la nature, de formes de vie correspondant à des molécules isolées capables de s'autorépliquer. On ne peut exclure néanmoins qu'elles aient existé, il y a fort longtemps, lors de l'apparition de la vie.

#### 3.1.1 La chimie à l'origine de la vie

La vie résulte de processus chimiques complexes où interviennent principalement trois types de macromolécules capables de transmettre de l'information : les protéines, l'acide ribonucléique (ARN), et l'acide désoxyribonucléique (ADN). Ce sont de longues polymères linéaires dont les monomères sont les acides aminés pour les protéines, les nucléotides pour les acides nucléiques. Leurs synthèses sont catalysées

par des protéines enzymatiques. Le message génétique correspond à la séquence selon laquelle s'enchaînent les quatre bases le long des molécules d'ADN ou d'ARN.

### 3.1.2 Comment la vie est-elle apparue sur Terre ?

Malgré les progrès de la science on s'interroge toujours sur les circonstances de l'apparition de la vie sur la Terre. L'origine des molécules prébiotiques dont l'évolution chimique aurait conduit aux polymères caractéristiques de la vie sur Terre n'est pas connue. Les paléontologues ne disposant pas de fossiles datant des origines, les théoriciens de la chimie avancent des scénarios. L'universalité du code génétique suggérant que tous les êtres vivants connus, de type cellulaire, ont une origine commune, une hypothèse vraisemblable est de considérer que la vie s'est installée à partir de multiples réactions chimiques de la matière inanimée, au hasard d'une cascade d'événements qui ont permis à certaines molécules de se reproduire et de s'organiser en êtres vivants.

L'atmosphère primitive de la Terre contenait beaucoup de dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ), d'azote moléculaire ( $\text{N}_2$ ) et de vapeur d'eau. Malgré un soleil encore pâle (le rayonnement correspondait seulement à 75 % de l'énergie actuelle), le climat était très chaud en raison de l'effet de serre. Les eaux océaniques dont la température devait avoisiner 100 °C étaient fortement enrichies en molécules diverses qui constituaient la « soupe primitive ». Quelques atomes tels que C, H, O, N, P, S, contenus dans cette soupe seraient à l'origine de toutes les molécules organiques actuelles. Sous l'effet de divers apports d'énergie dont la chaleur, la foudre, le rayonnement solaire UV, les matières minérales ont formé les premières molécules organiques : certains acides aminés qui sont à la base des protéines, certains acides gras qui sont à la base des lipides, certains nucléotides, etc. Il est probable que la présence de nombreux minéraux métalliques dissous dans les océans (Fe, Mg, Mn, Ca, Cu, Mb, Zn, Co, etc.) a facilité la catalyse des réactions de formation des molécules organiques.

Il existe un consensus pour dire que tout scénario concernant l'origine de la vie s'est déroulé dans l'eau ou à l'interface d'une phase aqueuse et d'un substrat chimique organisé. Ainsi, les dépôts de molécules organiques dans les systèmes aquatiques peu profonds (mares, milieux littoraux) auraient constitué une couche favorisant les interactions chimiques entre molécules et l'apparition de nouvelles espèces

moléculaires telles que les peptides constitués par l'assemblage de quelques acides aminés.

Diverses expériences ont confirmé la possibilité de synthèse de constituants organiques à partir des composants de l'atmosphère primitive. Les chimistes ont, en effet, synthétisé au laboratoire différentes familles de molécules qui ont pu être à l'origine des premiers êtres vivants : des acides nucléiques tels que les ARN, des protéines qui orchestrent les réactions chimiques, et des phospholipides qui assurent la cohésion des édifices cellulaires dans l'eau. Ainsi, dès 1953, l'américain Stanley Miller a obtenu des acides aminés en faisant passer des étincelles électriques dans un mélange de méthane, d'hydrogène, d'ammoniac et de vapeur d'eau. Il suffit d'apporter une quantité suffisante d'énergie dans un mélange qui contient des atomes de carbone, d'azote, d'oxygène et d'hydrogène pour fabriquer une partie des « briques » élémentaires qui constituent les êtres vivants. La découverte des sources hydrothermales fait germer d'autres idées. Pour certains, les molécules organiques primordiales se seraient formées par réduction du dioxyde de carbone au voisinage des sources hydrothermales sous-marines, par réaction de l'hydrogène sulfuré ( $H_2S$ ) sur le sulfure de fer ( $FeS$ ).

Mais une fois en possession des briques, comment construire l'édifice ? La formation des membranes et l'apparition des cellules demeurent des inconnues majeures. Des recherches actuelles indiquent que dans l'eau certaines molécules organiques s'organisent spontanément pour former des vésicules. On a même synthétisé au laboratoire, à partir de molécules de la famille des terpènes (hydrocarbures) et en l'absence de vie, des vésicules analogues aux membranes des cellules. Cette capacité d'auto-organisation pourrait-elle expliquer l'apparition de « proto-cellules » ?

Une autre hypothèse, celle de la *panspermie*, qui avait déjà été émise à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, privilégie une origine extraterrestre. Des processus chimiques importants pour l'origine de la vie pourraient avoir lieu dans l'espace où les molécules indispensables pour créer la membrane d'une cellule seraient également présentes, selon des travaux récents de la NASA. Ainsi, les comètes et les météorites ont pu apporter des quantités considérables de précurseurs organiques : les grains de la comète de Halley, par exemple, renferment 14 % de carbone organique, et huit des vingt acides aminés qui entrent dans la constitution des protéines du vivant ont été trouvés dans la météorite de Murchinson. Les poussières cosmiques qui atteignent continuellement notre planète ont pu transporter des molécules organiques identiques à celles des



météorites. La chimie du milieu interstellaire et la découverte des planètes extrasolaires permettent d'envisager que la vie existe, ou a pu exister sur d'autres corps célestes possédant de l'eau liquide. Ces questions demandent à être considérées avec sérieux et objectivité.

### Du monde à ARN au monde à ADN

Dans le monde vivant actuel il faut des protéines pour fabriquer et répliquer la molécule d'ADN, mais c'est le message génétique porté par l'ADN qui va dicter la séquence des protéines. D'où la question que se sont posé les biologistes et qui s'apparente au paradoxe de l'œuf et de la poule : qui est apparu en premier ?

La découverte au début des années 1980 de molécules d'ARN (les ribozymes) capables de catalyser des réactions chimiques *in vivo* sur eux-mêmes et sur les autres espèces moléculaires a permis d'imaginer des molécules d'ARN primitives capables de porter une information génétique et de catalyser leur propre réplication en l'absence de protéines. Ces ARN auraient ainsi rempli à eux seuls les fonctions qui sont aujourd'hui celles des ADN et des protéines, à savoir transmettre de l'information génétique et catalyser leur propre réplication en, l'absence de protéine. D'où l'hypothèse du « monde à ARN » qui aurait précédé les autres macromolécules. Des travaux récents ont confirmé que l'ARN était responsable de l'assemblage des acides aminés en protéines dans le ribosome, l'organite cellulaire spécialisé dans cette fonction. L'ARN-ribosomique serait ainsi un vestige d'un ARN-enzyme primordial.

Il semble effectivement que l'ARN ait précédé l'ADN au cours de l'évolution. L'argument le plus fort en faveur de cette hypothèse c'est que la transformation des précurseurs de l'ARN, les ribonucléotides, en précurseurs de l'ADN, les désoxyribonucléotides, est une réaction chimique complexe catalysée par des protéines-enzymes perfectionnées nommées ribonucléotides-réductases. L'ADN est en quelque sorte un ARN modifié qui se serait spécialisé dans la conservation de l'information génétique car la molécule d'ADN est chimiquement plus stable que celle d'ARN, de telle sorte que la conservation du message génétique est plus fidèle.

## 3.2 COMMENT NAISSENT LES ESPÈCES ?

La formation d'une nouvelle espèce, ou *spéciation*, résulte de l'un des deux scénarios suivants :

- Le remplacement d'une espèce par une autre, après accumulation de transformations génétiques adaptatives au cours du temps. C'est la spéciation par *anagenèse*.
- L'apparition de deux ou plusieurs espèces à partir d'une espèce préexistante dont des populations ont, par exemple, été isolées géographiquement. C'est la spéciation par *cladogenèse*.

Cladogenèse et anagenèse se combinent dans l'arbre évolutif : les cladogenèses expliquent la diversification du vivant, les anagenèses la continuité évolutive de la vie.

### 3.2.1 Les mécanismes de la spéciation

C'est au niveau du patrimoine génétique que l'on doit rechercher les mécanismes fondamentaux qui sont à l'origine de la diversification du vivant. On en a identifié un certain nombre qui expliquent que des individus et des populations puissent diverger sur le plan évolutif :

- Les *mutations* : les changements des bases dans la structure des molécules d'ADN modifient l'information génétique portée par les gènes. Ces mutations ne sont pas rares, mais nombreuses sont celles qui ne sont pas viables ou ne s'expriment pas dans le phénotype (mutations neutres). Les *recombinaisons chromosomiques* issues des cassures et raboutages de chromosomes ou de parties de chromosomes modifient la cohérence et la composition chromosomique. La polyploidie résulte d'un accroissement par accumulation du nombre de chromosomes.
- La *sélection* : sur la diversité génétique perpétuellement entretenue par les mutations, la sélection naturelle (Darwin) ou celle que l'homme exerce de manière volontaire, avantagent certains allèles et certains génotypes par rapport à d'autres. Elles créent les conditions de l'isolement reproductif qui caractérisera ultérieurement deux espèces différentes.
- La *dérive génétique*. Dans une population théorique infinie, sans sélections ni mutations, où les croisements se feraient au hasard, la fréquence des gènes (allèles) reste constante et celle des génotypes obéit à une distribution simple. Cette loi dite de « Hardy-Weinberg » n'est cependant pas souvent vérifiée. Souvent la fréquence des gènes et celle des génotypes varient de génération en génération et, dans des

cas extrêmes certains allèles et certains génotypes disparaissent. Cette dérive génétique produit au hasard une variation de fréquences des gènes dans les populations en l'absence de sélection naturelle. Les travaux récents montrent que la dérive génétique est un facteur majeur de l'évolution moléculaire, et que la sélection n'est pas la seule, ni la principale cause de variation des fréquences génétiques.

### 3.2.2 Modes de spéciation

Parmi les facteurs et les mécanismes qui permettent le déroulement de la spéciation, deux scénarios non exclusifs sont envisagés :

- Le modèle classique, est celui d'une spéciation *allopatrique* : des populations d'une même espèce vont être isolées géographiquement par des événements tels que la séparation des continents, l'apparition de reliefs qui constituent de barrières aux échanges, l'isolement de bassins hydrographiques, etc. Ces populations évoluent indépendamment par mutation, sélection et dérive de telle sorte qu'au bout d'un laps de temps plus ou moins long elles ne peuvent plus se reproduire entre elles. Elles ont donné naissance à de nouvelles espèces.
- Depuis une décennie, les scientifiques accumulent de nombreuses évidences en faveur d'une spéciation dite *sympatrique* (spéciation en « un même lieu », sans isolement géographique), c'est-à-dire que des formes nouvelles sont capables de s'isoler sexuellement par mutation, sélection et dérive, tout en coexistant dans un même écosystème. Il semble en réalité que les divergences apparaissent entre populations qui se spécialisent dans l'utilisation de certaines ressources et qu'elles s'amplifient au point de donner naissance à de nouvelles espèces. Il est ainsi vraisemblable que la radiation adaptative des Cichlidés des lacs d'Afrique de l'Est (voir ci-dessous) est le résultat d'une spéciation sympatrique. Dans des petits lacs de cratère du Cameroun, on a mis en évidence également que l'existence de plusieurs espèces de poissons Cichlidés endémiques était le résultat d'une spéciation sympatrique liée à la diversification des comportements trophiques.

Les deux types de spéciation correspondent à l'occupation de nouvelles niches auxquelles l'espèce n'était pas adaptée *a priori*. Mais dans le cas de la spéciation allopatrique, les processus biologiques sont gouvernés par des facteurs externes, agissant souvent à long terme, qui créent de nouvelles opportunités et de nouveaux habitats. La spéciation sympatrique correspond quant à elle à l'apparition de nouvelles fonctions ou l'utilisation différentielle de leur potentiel parmi certains

individus d'une même espèce partageant le même espace géographique. Les mécanismes sous-jacents ne sont pas identiques. Dans le premier cas il y a co-évolution espèce-milieu selon un mécanisme d'essai-erreur : apparition de nouveautés évolutives et sélection naturelle. Dans le second cas, c'est dans la biologie de l'espèce elle-même que l'on doit rechercher les moteurs de l'évolution (par exemple un contrôle épigénétique).

### 3.2.3 Gradualisme et/ou équilibres ponctués

Selon la théorie du gradualisme, les espèces se transforment progressivement au cours du temps, d'une espèce mère à une espèce fille. Des changements de faible ampleur, s'accumulant sur un grand laps de temps, conduisent à la différenciation graduelle. Cette théorie très populaire, est au centre des réflexions de Darwin. Les transformations évolutives aboutissant à la spéciation relèvent de la microévolution, la macroévolution ne faisant que décrire, à grande échelle, les conséquences des mécanismes microévolutifs.

Si la théorie du gradualisme s'applique bien à des situations de spéciation sympatrique par cladogenèse par exemple, elle n'explique pas cependant l'apparition de modifications majeures et radicales en matière de macroévolution, telles que les plans d'organisation des organismes. Une explication qui a été proposée par Eldredge et Gould après l'étude de séries fossiles des ères secondaires et tertiaires, est que des changements soudains apparaissent sporadiquement. Il y aurait de longues périodes de stabilité ponctuées par des phases d'évolution rapide. Le modèle privilégie les spéciations allopatriques qui s'opèrent sur des temps brefs. Par la suite les espèces restent stables. Cette version n'est toujours pas formellement étayée et fait l'objet de controverses.

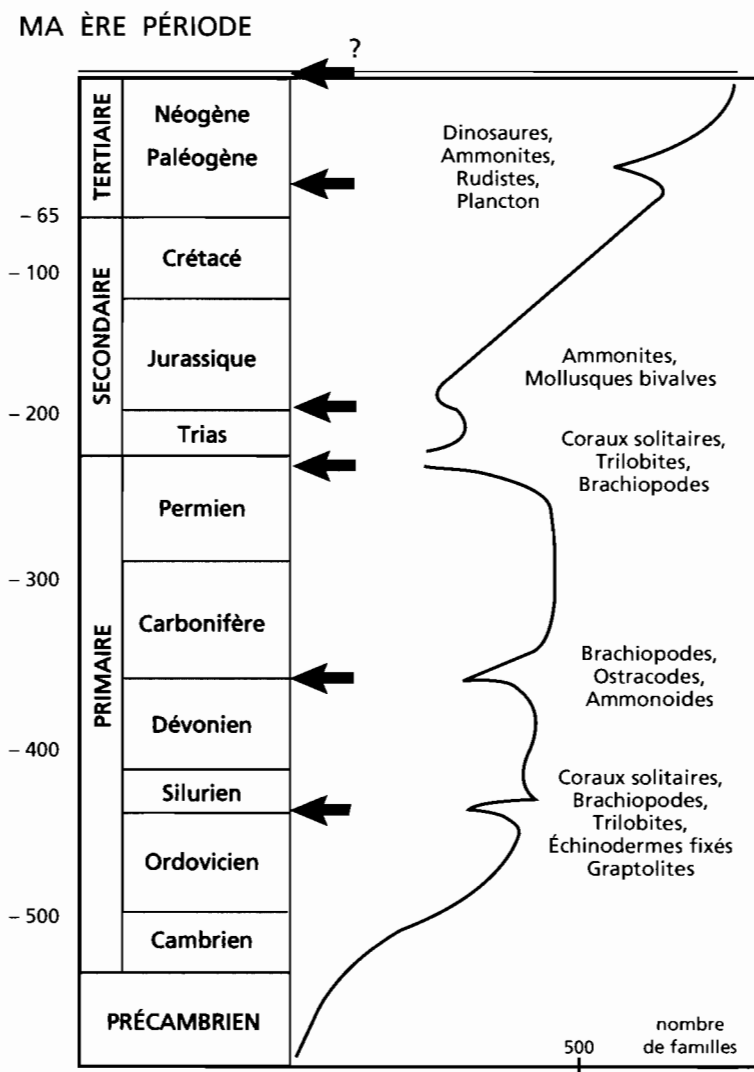
## 3.3 LES EXTINCTIONS

Tout au long de l'histoire de la Terre, des espèces sont apparues et d'autres ont disparu. En d'autres termes, une espèce naît, vit et meurt. L'extinction est un processus normal de l'évolution. L'histoire de la vie, sur près de quatre milliards d'années, a été émaillée de périodes de crises caractérisées par la disparition d'un grand nombre d'espèces. De nombreuses lignées animales et végétales se sont éteintes, et la diversité biologique actuelle ne représente tout au plus que 1 % de toutes les espèces qui ont vécu dans le passé.

Cinq événements marquants des 500 derniers millions d'années (Ma) ont été mis en évidence par les archives paléontologiques :

- Il y a 440 Ma, à la fin de l'Ordovicien, une crise majeure aurait causé la disparition de 85 % environ des espèces. Les trilobites, les céphalopodes, les brachiopodes et les échinodermes sont très affectés. Aucun grand phylum ne paraît cependant avoir disparu.
- Il y a 365 Ma, l'extinction du Dévonien concerne environ 75 % des espèces marines. La plupart des trilobites disparaissent. Cette crise a fortement perturbé les systèmes récifaux, alors que les plantes et arthropodes continentaux poursuivent leur chemin.
- La crise du Permien à la fin de l'ère Primaire (– 245 Ma) est la plus grave de toutes. Certains groupes du Paléozoïque s'éteignent définitivement. Près de 95 % des espèces marines ont disparu, dont les derniers trilobites et les graptolites ainsi que les foraminifères benthiques et certains coraux (tabulés, tétracoralliaires). La crise a également touché les milieux continentaux où elle efface les deux tiers des familles d'insectes et 70 % des familles de vertébrés. Les véritables causes de cette extinction sont inconnues mais pourraient être la conséquence d'un grand changement climatique.
- La crise de la fin du Trias a débuté il y a – 215 Ma et aurait duré 15 Ma. Elle a entraîné elle aussi la disparition de 75 % des espèces marines de l'époque, ainsi que quelques espèces terrestres.
- La crise survenue à la fin du Crétacé (extinction K-T) il y a 65 millions d'années est certainement la plus célèbre car elle marque la fin des dinosaures. Les ammonites, ainsi que beaucoup de foraminifères en milieu marin ont disparu également à cette époque. Le plancton et le benthos marin, ainsi qu'une grande partie de la végétation terrestre ont fortement régressé.

Un débat persiste sur le caractère progressif ou brutal, ainsi que sur l'ampleur de ces extinctions. Parmi les paléontologues et les géologues qui essaient de déterminer les causes de ces *extinctions de masse*, certains privilégient les explications de type catastrophe : un événement unique mais aux conséquences planétaires, comme la chute d'un astéroïde ou une éruption volcanique, aurait été responsable, par réactions en chaîne, de l'effondrement de certains écosystèmes et des extinctions qui en résultent. D'autres invoquent des bouleversements géologiques, l'effet mutagène des rayons cosmiques, les modifications de courants océaniques résultant des collisions continentales, et bien entendu les variations climatiques. Il est probable que les crises majeures résultent de la conjonction de plusieurs causes liées à l'histoire de l'environnement global.



**Figure 3.1** Les différentes périodes géologiques et les principales extinctions de masse mises en évidence par la paléontologie.

Ces grands événements de l'histoire de la Terre ont-ils eu des effets importants sur l'évolution biologique ? Pour certains scientifiques, les extinctions de masses ont redistribué les cartes du jeu évolutif. Même

si l'on a du mal à évaluer leurs effets, les grandes crises ont sans aucun doute infléchi le cours de l'évolution car elles ont été l'occasion pour le monde vivant de se réorganiser. Ces périodes de crise constituent des ruptures dans le processus évolutif qui pourraient avoir favorisé l'installation de nouveautés biologiques. Mais elles ne sont probablement pas le moteur de leur apparition. Les organismes survivants soumis à une pression de compétition moins importante ont pu recoloniser les milieux redevenus plus hospitaliers à l'issue de la crise et donner naissance à de nouvelles diversifications.

L'explosion cambrienne a donné naissance à de nombreux types originaux d'organisation, dont la plupart ont par la suite disparu, au hasard des extinctions ultérieures. L'évolution a fonctionné par décimations successives. Les lignées ayant survécu ont recolonisé les niches écologiques libérées, se différenciant en de nouvelles espèces, familles, classes... qui seront à leur tour partiellement décimées par les épisodes catastrophiques suivants. En résumé, la diversité des embranchements (et donc des plans d'organisation du vivant) a diminué depuis le Cambrien jusqu'à l'époque actuelle, alors que le nombre d'espèces s'est globalement accru au cours des temps géologiques. Cette vision donne une grande importance aux extinctions, en insistant sur leur caractère aléatoire.

Certains n'hésitent pas à affirmer que nous sommes entrés dans une sixième période d'extinction de masse, dont l'homme, avec sa démographie galopante et ses activités planétaires, serait le responsable.

### **3.4 L'ADAPTATION : UNE PROPRIÉTÉ FONDAMENTALE DES ORGANISMES VIVANTS**

La diversité biologique est par nature dynamique. L'environnement physique et biotique d'une espèce change en permanence : les climats varient, les concurrents envahissent le domaine, les sources de nourriture fluctuent, etc. Les organismes sont aptes, dans certaines limites, à s'adapter aux changements du monde dans lequel ils évoluent. À long terme, que ce soit au niveau génétique, biologique, ou du comportement, les espèces se modifient en permanence ; certaines naissent et d'autres meurent. L'adaptation est un mécanisme fonctionnel qui permet aux espèces de faire face à la variabilité des conditions de leur milieu de vie. Cette capacité des êtres vivants est essentielle à leur survie.

Sous le vocable d'adaptation biologique se cachent tout à la fois l'aptitude génétique des êtres vivants à s'accommoder de milieux divers et changeants, son expression à un moment donné, les mécanismes qui y concourent, et l'appréciation que la société a de ces diverses expressions. En réalité on distingue deux types principaux d'adaptation :

- celle où chaque individu exprime sa capacité à vivre et à réussir dans un contexte changeant ;
- celle où la conquête de nouveaux milieux est l'apanage d'individus différents, fruits de l'évolution biologique.

### 3.4.1 Diversité génétique et adaptation des Eucaryotes aux changements de l'environnement

La diversité biologique, telle que nous la connaissons aujourd'hui, paraît présenter en chaque lieu une réponse optimisée, dans le sens où chaque espèce semble tirer le meilleur parti des ressources disponibles. Est-ce une réalité et quels processus ont permis d'aboutir à une telle situation ?

#### a) *L'adaptation individuelle : plasticité phénotypique*

L'adaptation est fondée sur des utilisations combinatoires d'aptitudes de types différents. Au niveau moléculaire interviennent, à très court terme, des restructurations de protéines, d'enzymes, d'édifices membranaires sub-cellulaires modulant les activités de catalyse ou de transport. Les médiations environnementales s'exercent aussi à plus long terme (la durée de vie des individus par exemple) en régulant l'expression des gènes qui contrôlent les acteurs moléculaires précédents. Elles concernent la différenciation et la prolifération cellulaire, la plasticité de la morphogenèse et de la physiologie, le comportement ou la reproduction.

Par exemple, une adaptation se caractérise par une modification du phénotype en réponse à un signal spécifique de son environnement, modification qui a une relation fonctionnelle étroite avec ce signal et conduit à une amélioration de fonctions biologiques telles la croissance, la reproduction et/ou la survie. L'adaptation au niveau local peut donc être définie comme une augmentation, au sein de la population considérée, de la fréquence des traits biologiques qui assurent une meilleure survie ou un meilleur succès de la reproduction dans les conditions particulières offertes par cet environnement.

Une première réponse réside dans la plasticité des organismes. Les caractéristiques biologiques du phénotype qui peuvent être de nature



morphologique, physiologique, comportementale, etc., sont en effet le résultat d'une interaction entre les gènes et l'environnement. Il s'agit de faire preuve de flexibilité, notamment dans l'utilisation des ressources nécessaires à la survie de l'espèce. La plasticité phénotypique correspond à la production par un seul génotype d'une diversité de réponses adaptatives qui seront soumises éventuellement à la sélection naturelle. Il existe ainsi une règle de base : le phénotype est le produit du génotype et de l'environnement, mais il est également la cible de la sélection !

Le comportement est une caractéristique du phénotype qui présente, lui aussi, une grande plasticité. Pour certains biologistes, l'expression des phénotypes se manifeste d'abord par une modification du comportement en particulier lorsqu'une population doit faire face à un nouvel habitat ou à une nouvelle niche. Les modifications du comportement sont presque toujours le premier pas vers des changements évolutifs. Parmi les hypothèses qui mettent l'accent sur les interactions entre l'évolution et les changements du comportement animal, il faut mentionner la capacité d'apprentissage qui permet aux animaux d'exploiter de nouvelles situations et d'avoir accès à de nouvelles ressources. Imitation et apprentissage faciliteraient ainsi l'acquisition de « nouveautés évolutives » et leur transmission au sein des populations concernées.

### b) L'adaptation collective : la sélection naturelle

Grâce au polymorphisme génétique (chacun des individus appartenant à une espèce est légèrement différent des autres sur le plan génétique) les individus constituant une population peuvent répondre de manière un peu différente aux contraintes de l'environnement. Le hasard génère les variations (mutations) qui sont soumises ensuite au crible de la sélection. C'est ce que Darwin a appelé la *sélection naturelle* par opposition à la sélection artificielle pratiquée par les éleveurs. Le principe de la sélection naturelle implique deux processus complémentaires : l'existence d'une variabilité génétique héréditaire, et un phénomène de sélection des individus les plus performants sur le plan reproducteur dans un type d'environnement donné. Lorsque les conditions se modifient, les génotypes qui produisent les phénotypes les plus aptes à répondre aux nouvelles contraintes ont un avantage adaptatif et sont sélectionnés au cours des générations successives. La sélection affecte essentiellement la fréquence des gènes : tout gène contrôlant des adaptations qui renforcent les chances de succès de la reproduction sera avantageux, et sa fréquence peut alors s'accroître au cours des générations.

Les gènes sélectionnés peuvent entraîner avec eux d'autres gènes sur lesquels la sélection ne s'exerce pas, mais dont l'expression se trouve indirectement favorisée. La théorie envisage ainsi des transformations progressives en même temps que des sauts qualitatifs globaux si des mutations, apparues inopinément, rebattent le jeu des cartes de la sélection et de ses conséquences. En d'autres termes les variations dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes sont à la fois la cause et l'effet de la sélection naturelle. On peut parler à ce propos de « *boucle de la diversité biologique* », avec la mutation et l'environnement biophysique comme sources de variabilité et la diversité biologique comme produit de l'adaptation et de la sélection qui interagit et modifie à son tour l'environnement.

### c) *L'adaptation créative : des innovations écologiques*

Dans quelles conditions une espèce envahit-elle une nouvelle niche écologique, un milieu différent auquel elle n'était pas adaptée ? Et comment apparaissent de nouvelles fonctions parmi les individus de cette espèce ? Ces questions sont fondamentales pour comprendre les mécanismes de l'évolution dans un environnement en perpétuel changement.

Le processus évolutif connu sous le nom de *radiation adaptative*, correspond à la colonisation de plusieurs niches écologiques d'un même écosystème par des populations ou des espèces descendant d'un ancêtre commun. On parle à ce propos de « *foules d'espèces* » (« *species flocks* ») qui sont des groupes d'espèces endémiques très proches morphologiquement, issues d'une espèce ancestrale dont les populations se sont progressivement différenciées en se spécialisant dans l'utilisation des différentes ressources (nourriture, habitat, aire de reproduction, etc.) offertes par le milieu. Il s'agirait en quelque sorte d'une optimisation de l'utilisation des ressources disponibles qui se traduit simultanément par des changements dans le fonctionnement général du système, avec une complexification des cheminements des flux de matière et d'énergie.

Un exemple universellement connu de radiation adaptative est celui des pinsons des îles Galapagos, étudiés par Darwin. Les treize espèces identifiées seraient issues d'un ancêtre commun ayant atteint les Galapagos il y a quelques millions d'années. Chacune des espèces s'est établie dans une île et dans un type d'habitat, puis s'est différenciée des autres. L'ensemble des espèces issu de cette diversification est plus apte à utiliser les différentes ressources locales que ne l'était l'unique espèce ancestrale.

### Les radiations adaptatives dans les lacs

Un exemple célèbre de radiation adaptative est celui des poissons Cichlidés des grands lacs d'Afrique de l'Est. Ainsi, les « haplochromines » du lac Victoria descendent d'une seule espèce d'origine fluviale qui aurait colonisé le lac et donné naissance aux quelque 300 espèces vivantes qui occupent actuellement toute une variété de niches écologiques. En particulier, les poissons ont développé de véritables spécialisations trophiques de telle sorte que toutes les ressources disponibles sont utilisées par les Cichlidés, certaines n'étant d'ailleurs utilisées que par eux seuls. Au-delà de la spécialisation trophique, il y a celle du comportement reproducteur, y compris les parades et les colorations sexuelles et spécifiques, le comportement territorial et parental.

Des phénomènes similaires à celui du lac Victoria ont été observés dans d'autres lacs africains dont le lac Malawi et le lac Tanganyika, ainsi que dans divers lacs dits « anciens » (âge supérieur à 100 000 ans) tels que le lac Titicaca, le lac Baïkal, etc. On a également mis en évidence des cas de radiation adaptative pour d'autres groupes aquatiques que les poissons : ostracodes, mollusques, crustacés, etc.

### 3.4.2 Les capacités d'adaptation des Procaryotes

La clé du succès évolutif des micro-organismes réside dans leur temps de génération très court (de l'ordre de l'heure pour les bactéries) et leurs facultés d'adaptation. Les bactéries peuvent à l'occasion échanger des gènes, ce qui est une forme de sexualité primitive, mais également un processus adaptatif très efficace qui permet d'incorporer de l'ADN exogène. Elles disposent pour cela de deux types de mécanismes :

- Le premier est la *conjugaison*, processus qui est probablement responsable de la majorité des transferts. Des plasmides, molécules d'ADN indépendantes du chromosome qui se trouvent dans le cytoplasme, codent des protéines qui vont permettre à une bactérie de s'accoler à une autre. Les plasmides peuvent ainsi passer d'une bactérie à l'autre. Ils amènent l'information génétique qui leur est propre et éventuellement une partie du chromosome de la bactérie d'origine.

Ces ADN sont susceptibles de se recombinaison avec le chromosome de la cellule hôte, générant ainsi de la diversité génétique.

- La *transduction* est un autre mécanisme de transfert très efficace. Dans ce cas le vecteur est un virus bactérien (bactériophage) qui passe d'une bactérie à une autre. Il y apporte son information. Il peut parfois aussi apporter un morceau du chromosome de la première.
- La *transformation* est l'aptitude à faire pénétrer dans la cellule une molécule d'ADN libre que la bactérie rencontre dans son milieu.

L'étude des flux de gènes entre bactéries est devenue un champ d'investigation à part entière qui apporte de nouvelles informations sur les parentés entre espèces, ainsi que sur les capacités d'adaptation des Procaryotes aux changements de l'environnement. Ce domaine, en particulier pour les bactéries du sol, est encore peu exploré.

Un autre processus adaptatif chez les bactéries exploite les imperfections des systèmes qui assurent la fidélité de la réplication de l'ADN. Les bactéries disposent en effet de mécanismes de prévention et de réparation des modifications produites par mutation, en particulier lorsque l'ADN est dupliqué :

- Le système de réparation des mésappariements (SRM) agit par l'action d'un groupe de protéines qui interviennent lorsque les règles d'appariement des bases constitutives de l'ADN ne sont pas respectées. De telles erreurs se produisent à l'occasion de la réplication. La protéine MutS détecte ces erreurs et active d'autres protéines (MutH et MutL) qui réparent les brins erronés ; le SRM tend donc à réprimer la mutagenèse.
- Le système SOS a également pour fonction première de réparer l'ADN mais il agit à l'inverse du système SRM. Il s'enclenche en situation de stress, quand l'intégrité du génome est en danger, ou pour le moins lorsque le mécanisme de réplication est entravé ou freiné et qu'il y a production d'ADN simple brin. Le système SOS stimule la mutagenèse, augmentant ainsi la variabilité génétique, et provoque des réarrangements chromosomiques allant jusqu'à l'intégration éventuelle de fragments d'ADN issus d'une autre espèce. Il avantage les bactéries mutatrices qui produisent des descendants différents jusqu'à ce que certains d'entre eux apparaissent adaptés de manière optimale au nouvel environnement. À l'issue de la période de stress, le système SOS est désactivé. La réplication prenant le relais retrouve un taux de mutation normal et les mécanismes préservant la stabilité du génome (SRM par exemple) sont à nouveau privilégiés.

### Les microbes, champions de l'adaptation

Les microbes ont la particularité de s'adapter rapidement aux variations de l'environnement. Dans toute population microbienne il existe des individus, les mutateurs, qui entretiennent constamment une grande variabilité dans leur descendance. Cette variabilité est le plus souvent inutile, mais elle prend une valeur adaptative en cas de changement brutal des conditions de l'environnement : parmi les variants, des individus peuvent présenter des mutations avantageuses et être ainsi plus adaptés que la souche initiale qu'ils finissent par remplacer. Mais l'adaptation des souches bactériennes est acquise plus souvent par transfert de gènes entre bactéries que par mutation. On connaît différents exemples de ce génie génétique naturel par lequel les bactéries s'adaptent rapidement aux modifications de leur milieu de vie. Ainsi, les sols sous culture de maïs s'adaptent à l'utilisation de l'atrazine en quelques années : tous contiennent maintenant des bactéries capables de dégrader cet herbicide. Un autre exemple est celui du soja, une légumineuse chinoise introduite en Amérique du Nord sans sa bactérie symbiotique fixatrice d'azote. En quelques dizaines d'années des bactéries américaines sont devenues symbiotiques du soja, avec la même efficacité que celles du continent d'origine de cette plante.

## 3.5 QUELQUES GRANDES ÉTAPES DANS LA DIVERSIFICATION DU MONDE VIVANT

De la soupe primitive aux premiers organismes, des unicellulaires aux pluricellulaires, du milieu aquatique au milieu terrestre, la vie s'est complexifiée au cours du temps.

### 3.5.1 Les grandes lignées évolutives et leurs relations

Les recherches menées depuis quelques années ont remis en cause l'arbre du vivant déduit de l'observation morphologique des espèces vivantes et fossiles. Alors que les schémas classiques proposaient une simple dichotomie du monde vivant entre Eucaryotes et Procaryotes, *l'un des apports les plus spectaculaires de la phylogénie moléculaire a*

été la mise en évidence de trois superrègnes : les Eucaryotes (*Eukarya*), les Eubactéries (*Bacteria*) et les Archéobactéries (*Archea*), ces deux derniers groupes constituant les Procaryotes.

Les **Procaryotes** apparaissent il y a 3,5 milliards d'années environ. Depuis cette époque, ils se sont adaptés et ont prospéré sur une planète dont les caractéristiques environnementales ont changé en permanence. Ils sont présents dans presque tous les milieux où la vie peut exister, et ont eux-mêmes contribué aux modifications de l'environnement terrestre. Par rapport aux Eucaryotes, les Procaryotes ne possèdent pas un véritable noyau limité par une membrane, mais l'ADN forme un enchevêtrement qualifié de nucléoïde. Cet enchevêtrement correspond en réalité à l'unique chromosome bactérien, dont la molécule d'ADN porte tous les gènes nécessaires à la vie cellulaire (de l'ordre de milliers). Parfois la cellule procaryote comporte d'autres ADN, beaucoup plus petits, appelés plasmides et qui ne comptent que quelques gènes chacun. Ces plasmides se répliquent indépendamment du chromosome principal et bon nombre d'entre eux peuvent changer de cellule au moment de la conjugaison bactérienne (cf. paragraphe 3.4.2). Les Procaryotes se reproduisent de manière asexuée, par un mode de division cellulaire appelé scissiparité. Dans un milieu favorable, une bactérie peut donner naissance par divisions répétées à un clone de cellules identiques et dont l'effectif croît de manière exponentielle.

### Bactéries

**Une bactérie (du grec *baktéria*, bâton) est une cellule entourée d'une membrane et contenant tous les éléments nécessaires à sa propre reproduction. En cela elle diffère du virus qui, environ dix fois plus petit, doit toujours envahir une cellule pour se reproduire. Les bactéries sont les organismes vivants les plus abondants sur Terre : leur masse cumulée, malgré leur très petite taille (de l'ordre du millième de millimètre) serait comparable à celle des végétaux.**

La découverte en 1977 des **Archéobactéries** fut une véritable révolution scientifique. Ces organismes, d'abord identifiés dans des environnements extrêmes (les sources hydrothermales des fonds océaniques, les milieux aquatiques sursalés, ou les milieux acides) qui ressemblent peut-être à certains habitats de la Terre primitive, seraient en réalité présents dans presque tous les habitats. Les techniques de la biologie moléculaire ont permis de les mettre en évidence dans le

plancton marin, dans les sols, et dans les eaux douces continentales, alors qu'ils n'avaient jamais été détectés jusqu'ici en culture *in vitro*.

Les **Eucaryotes** sont des organismes unicellulaires (protistes) ou multicellulaires formés d'une agrégation de tissus spécialisés (animaux, plantes, champignons). Apparus il y a environ 1,8 milliard d'années, ils sont caractérisés par un noyau cellulaire renfermant le matériel génétique organisé en chromosomes et entouré d'une double membrane. La cellule contient également d'autres organites bien définis comme les mitochondries, les lysosomes, etc.

Comment est-on passé de la cellule procaryote à la cellule eucaryote ? Les mécanismes restent encore mal connus. Les mitochondries et les plastes, qui sont des organites présents chez les Eucaryotes, possèdent un génome et une machinerie enzymatique indépendante de synthèse des protéines. Leurs caractéristiques sont proches des bactéries. Selon l'hypothèse endosymbiotique, un eucaryote primitif pourrait avoir phagocyté une bactérie libre, les deux cellules entamant alors une relation symbiotique durable. Peu à peu la bactérie phagocytée aurait perdu l'aptitude à la vie libre. Les chloroplastes descendraient ainsi de cyanobactéries et les mitochondries de bactéries pourpres.

### 3.5.2 Des unicellulaires aux pluricellulaires

Une transition importante chez les Eucaryotes a été le passage des êtres unicellulaires tels que les algues et les *protozoaires* à des organismes pluricellulaires ou *métazoaires* qui possèdent des cellules spécialisées, formant des tissus, pour l'absorption de la nourriture, la respiration, la reproduction, etc. On pense que cette transition s'est effectuée il y a environ un milliard d'années. Mais les premiers êtres pluricellulaires étaient probablement microscopiques et n'ont pas laissé de traces fossiles qui nous soient parvenues. Des algues pluricellulaires ont été identifiées dans des sédiments datant de 800 Ma provenant du Spitsberg. Les premiers métazoaires macroscopiques connus sont des fossiles précambriens tels que la faune d'Ediacara (une localité au sud de l'Australie), constituée de créatures plates et molles ressemblant à des vers, sans squelette minéralisé, qui vivaient il y a 600-550 Ma. Cette faune énigmatique, n'évoque aucun des types d'organisation actuels et on s'interroge toujours sur ses relations avec la faune moderne.

### 3.5.3 L'explosion de la diversité biologique au Cambrien

Les principaux groupes animaux, dont beaucoup ont perduré jusqu'à nos jours, appurent de manière soudaine et quasi simultanée dès le

début du Cambrien. C'est ce que l'on appelle parfois *l'explosion cambrienne* étant donné l'extraordinaire exubérance animale qui se manifeste alors. La faune de Burgess en Colombie britannique, popularisée par J. Gould, date d'un peu plus de 500 Ma. On y trouve en particulier des vers, des mollusques, des arthropodes divers, et un chordé (*Pikaia*), ancêtre possible des vertébrés. Outre ces formes apparentées aux formes actuelles, il existe des formes inclassables dont certaines appartiennent probablement à des embranchements éteints. Cette faune de Burgess nous renseigne également sur l'apparition de l'hétérotrophie et des premières communautés liées par des chaînes alimentaires. C'est l'époque des premiers prédateurs.

La comparaison de tous ces organismes révèle l'existence d'une bien plus grande diversité de plans d'organisation anatomiques que celle que l'on peut observer actuellement. Différents arguments ont été avancés pour expliquer ce phénomène :

- de multiples combinaisons génomiques étaient alors possibles parce que le génome des animaux pluricellulaires était moins complexe qu'il ne l'est actuellement ;
- il existait de nombreuses niches écologiques inoccupées, situation favorable à l'innovation évolutive.

L'histoire de la vie correspondrait ainsi au succès de quelques types d'organisation à partir du stock initial beaucoup plus riche qui s'est constitué lors de l'explosion cambrienne.

### 3.5.4 De la mer à la terre : un passage réussi

Une caractéristique fondamentale de la vie est de coloniser de nouveaux habitats lorsqu'ils apparaissent, en s'adaptant aux nouvelles conditions ainsi offertes. La conquête de la terre ferme par les organismes vivants s'inscrit dans cette perspective, puisque les terres émergées apparaissent progressivement sur une planète qui était jusque-là couverte en majeure partie par des océans. Les premières formes de vie à coloniser les continents furent probablement les cyanobactéries capables de résister aux rayons ultraviolets. Il n'en reste pas moins que la vie était encore essentiellement aquatique au Cambrien comme en témoignent les fossiles. Les premières formes de végétaux terrestres, plantes non vasculaires dérivées des algues vertes, furent les Bryophytes (représentés aujourd'hui par les sphaignes et les mousses). La colonisation de la terre ferme par les végétaux qui s'en est suivie est avant tout une adaptation évolutive remarquable. Les plantes terrestres n'ont pu survivre et croître que parce qu'elles ont



acquis des structures et des mécanismes adaptés au nouveau milieu de vie et notamment :

- une pellicule cireuse, la cuticule, qui protège les plantes de la sécheresse et simultanément, pour assurer les échanges gazeux avec l'atmosphère à travers cette cuticule étanche, des appareils cellulaires spécialisés, les stomates ;
- un système vasculaire pour transporter l'eau et les sels nutritifs puisés dans le sol par les racines ;
- des spores protégées du dessèchement par une paroi résistante et qui peuvent être disséminées par le vent pour assurer la reproduction.

Les Ptéridophytes (représentés aujourd'hui par les fougères, les prêles, les lycopodes) se développent à partir du Silurien vers - 450 Ma. Ces plantes vont s'équiper de racines et de feuilles, et pour certaines d'un tissu ligneux donnant plus de résistance à la tige. Les fougères deviennent alors plus hautes et plus grosses, leur tronc se renforce de bois et d'écorce comme celui des arbres. Le Carbonifère voit l'apogée des Ptéridophytes qui est la première radiation importante des végétaux terrestres. C'est la période d'extension de la grande forêt de type équatorial composée notamment de prêles géantes et de fougères arborescentes, qui a contribué à accumuler d'énormes quantités de charbon dans les sédiments. Dans les zones marécageuses se développent des forêts constituées principalement de grandes formes arborescentes telles que les lépidodendrons et les sigillaires.

Au cours de la transition de l'ère Primaire à l'ère Secondaire, la flore à Ptéridophytes cède la place à une flore dominée par les Gymnospermes. L'ovule apparaît avec les Préspermaphytes dont un représentant actuel est le *Ginko biloba*. Après la fécondation qui nécessite une infime quantité d'eau, l'ovule se détache de la plante et évolue à terre. Les Gymnospermes spermatophytes qui vont régner durant une grande partie de l'ère Secondaire sont à l'origine des Conifères actuels tels que le pin et le sapin. Les dinosaures herbivores se nourrissent de cette flore de Gymnospermes.

Au cours du Crétacé, à la fin de l'ère Secondaire, il y a environ 100 à 130 Ma, on observe un changement radical dans la composition de la flore avec l'apparition des Angiospermes ou « plantes à fleurs » sur toutes les terres émergées. Le pollen transporté par le vent peut parcourir des centaines de kilomètres avant de féconder une oosphère. Les fleurs après fécondation se transforment en fruits qui contiennent et protègent les graines. La dissémination par graines est considérée comme une adaptation aux conditions défavorables telles que le froid hivernal par exemple. L'hégémonie des Gymnospermes diminue

## MA ÈRE PÉRIODE

	<b>TERTIAIRE</b>	<b>Néogène</b>			
		<b>Paléogène</b>	Radiation des mammifères		
- 65	<b>SECONDAIRE</b>	<b>Crétacé</b>	Premiers crocodiles Reptiles marins	Prédominance des Angiospermes	
- 100			Apparition des oiseaux		
		<b>Jurassique</b>	Tortues terrestres		Radiation des conifères
- 200		<b>Trias</b>	Reptiles mamaliens Premiers dinosaures Poissons téléostéens		Gymnospermes
	<b>PRIMAIRE</b>	<b>Permien</b>	Crinoides, Céphalopodes		
- 300		<b>Carbonifère</b>	Premiers reptiles	Règne des Ptéridophytes	
			Premiers amphibiens		
- 400		<b>Dévonien</b>	Premiers poissons cartilagineux	Bryophytes	
		<b>Silurien</b>	Poissons cuirassés Agnathes	Premières plantes continentales	
		<b>Ordovicien</b>	Apparition des poissons	Premières plantes continentales	
- 500		<b>Cambrien</b>	Faune de Burgess Premiers invertébrés marins pourvus de squelette (éponges, mollusques, trilobites)		
	<b>PRÉCAMBRIEN</b>	Faune d'Ediacara	Algues		

**Figure 3.2** Périodes d'apparition des principaux groupes animaux et végétaux dans l'histoire de l'évolution.

progressivement et nombre de familles s'éteignent. Dès son apparition, la flore à Angiospermes est diversifiée : toutes les familles connues aujourd'hui sont représentées. Il est probable que cette flore s'est étendue à la surface de la terre à partir d'une aire berceau située en zone équatoriale.

La répartition actuelle de la végétation du Globe résulte de la flore qui s'est mise en place à la fin de l'ère Secondaire et qui a subi les effets des grandes glaciations de la fin de l'ère Tertiaire (il y a 5 Ma) et d'une grande partie de l'ère Quaternaire actuelle.

En ce qui concerne les animaux, c'est vers – 400 Ma, qu'a débuté la conquête du milieu terrestre par les arthropodes : myriapodes, scorpions. Puis un peu plus tard les collemboles qui prolifèrent dans les champignons et la matière en décomposition, et enfin les insectes. Un squelette externe constitué par un revêtement rigide (la cuticule) et des appendices articulés existait déjà chez les arthropodes aquatiques primitifs. Ils étaient prédisposés à la conquête du milieu aérien, avec cette carapace rigide qui les protège des ultraviolets et leur évite de se dessécher. Les branchies ont été remplacées par un réseau de trachées. Une innovation de taille chez les insectes a été l'apparition des ailes, probablement au Dévonien, qui leur donne la possibilité d'échapper aux prédateurs mais également de se disperser rapidement et de coloniser de nouvelles niches écologiques.

### 3.5.5 La longue histoire des vertébrés

Les fossiles cambriens sont le plus souvent munis de carapaces qui font office de protection. L'apparition de l'exosquelette a entraîné celle des membres articulés. Mais d'autres groupes animaux vont développer une colonne vertébrale segmentée servant de point d'ancrage aux muscles. Les premiers vertébrés fossiles connus sont des vestiges de « poissons » découverts en Chine et dateraient de 530 Ma. Ces animaux petits et cartilagineux vivaient au sein du plancton.

Les premiers poissons sans mâchoires ou Agnathes, avec une colonne vertébrale, sont apparus vers le Silurien (– 420 Ma). Ils ont pratiquement tous disparu au Dévonien, à l'exception de la lamproie actuelle. Ils ont donné naissance aux poissons à mâchoires : les Placodermes, poissons cuirassés, et les Sélaciens qui sont des poissons cartilagineux (raies, requins actuels). Les poissons osseux vont se diversifier entre – 400 et – 350 Ma. Parmi eux, les Crossoptérygiens qui ne sont plus représentés actuellement que par le Cœlacanthe ou *Latimeria*.

Chez les vertébrés Tétrapodes, qui dérivent d'un ancêtre commun, l'apparition des pattes il y a 370 Ma, n'aurait rien à voir avec la sortie des eaux contrairement aux premières hypothèses. Ce serait une adaptation à la vie dans des milieux aquatiques peu profonds encombrés de branches. Il n'empêche que ces pattes, progressivement détournées

pour la locomotion terrestre, ont dû favoriser les premiers tétrapodes partis s'aventurer sur les plages ou les rochers. Ce sont d'abord les amphibiens (il y a – 360 Ma), puis les reptiles (– 300 Ma) qui vont coloniser les systèmes terrestres.

Les vertébrés aquatiques ont dû mettre au point de nombreuses innovations technologiques pour se déplacer et vivre sur terre. En particulier ils vont devoir apporter des réponses adaptatives à un problème trivial, celui de la pesanteur, en développant de nouveaux muscles pour soutenir le poids des viscères. Mais ils sont restés longtemps tributaires des milieux aquatiques pour la reproduction. L'apparition de l'*œuf amniotique*, qui possède une coquille semi-perméable enveloppant des réserves alimentaires permettant à l'embryon de se développer dans un endroit protégé, constitue une étape majeure dans l'affranchissement du milieu aquatique. Ce système complexe a permis le développement de nombreux rameaux évolutifs, dont la lignée des mammifères qui au cours du temps a abandonné l'œuf à coquille et acquis la viviparité.

Le groupe des Reptiles va donner naissance à partir du Trias (– 240 Ma) aux dinosaures qui disparaîtront il y a – 65 Ma. Ces animaux à sang chaud appartenaient à plusieurs grands groupes comprenant une grande variété d'espèces, dont certaines de très grande taille. Les mammifères sont également issus d'une lignée reptilienne à la fin de l'ère primaire vers – 250 Ma. Les premiers représentant du groupe, petits et discrets, sont contemporains des premiers dinosaures. Les premiers vrais mammifères qui apparaissent au Trias, vers – 200 Ma, ont l'allure d'une musaraigne. La grande crise du Crétacé/Tertiaire qui est à l'origine de la disparition des grands reptiles libère de nombreuses niches écologiques qu'ils occuperont. Les animaux à poil vont progressivement se diversifier et coloniser tous les milieux.

### L'homme : un primate qui a réussi ?

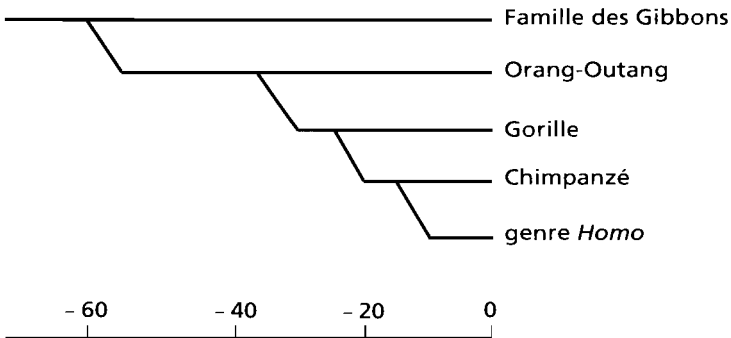
L'Homme appartient à la vaste famille des Primates dont des représentants sont connus à partir de l'Éocène, il y a environ 65 Ma, et qui s'est diversifiée durant l'ère Tertiaire. C'est dans l'histoire de l'ordre des Primates que s'inscrit la divergence qui aboutit à l'humanité. Les Primates hominoïdes sont apparus il y a environ 20 Ma. La diversité de ce groupe et son expansion géographique attestent une réussite évolutive incontestable, mais rares sont les familles qui sont parvenues jusqu'à l'époque

moderne. Parmi les anthropoïdes actuels on reconnaît deux lignées : celle des Hylobatidés (gibbons des forêts d'Extrême Orient), et celle des Hominoïdés dont les représentants actuels sont l'orang-outang (Pongidés), le gorille, le chimpanzé et l'homme (Hominidés). La découverte récente de fossiles de primates anthropoïdes en Asie, laisse penser que la divergence entre lignées asiatiques et africaines aurait eu lieu il y a au moins 35 Ma. La divergence entre les hommes et les chimpanzés remonte à environ 5 Ma, mais on ne dispose pas de beaucoup d'informations pour la période 5 à 14 Ma. Toujours est-il que l'Homme et les grands singes africains sont fortement apparentés selon les analyses génétiques.

Les plus anciens fossiles de la lignée humaine connus à ce jour sont des *Australopithecus* de 4 Ma. Plusieurs espèces ont coexisté en Afrique entre - 4 et - 3 Ma. Puis entre - 2,5 et - 1 Ma on trouve, en Afrique toujours, des *Paranthropus*, proches des Australopithèques, mais qui ne sont pas à l'origine de l'*Homo sapiens*. Il s'agirait d'une « autre expérience » de l'évolution. Les plus anciens représentants du genre *Homo* seraient apparus en Afrique vers - 2,5 Ma. Ils sont donc contemporains des derniers *Paranthropus*. Plusieurs espèces du genre *Homo* ont été identifiées, dont *Homo habilis* qui disparaît vers - 1,6 Ma et *Homo ergaster* qui serait parti à la conquête de l'Asie et de l'Europe dès 1,8 Ma. Ceux qui ont colonisé l'Asie seraient à l'origine de *Homo erectus* ; alors que ceux installés en Europe auraient donné naissance à *Homo neandertalensis* (l'homme de Néandertal) qui a vécu entre - 100 000 et - 30 000 ans. D'autres populations en Afrique auraient évolué vers des *Homo sapiens* archaïques entre - 400 000 et - 100 000 ans. Ces derniers auraient par la suite colonisé l'Europe (homme de Cro-Magnon) où *H. sapiens* auraient cohabité avec les néandertaliens dans de nombreuses régions entre - 40 000 et - 30 000 ans. Ce scénario est plausible mais n'est pas partagé par tous les paléontologues, certains estimant que les populations de l'Ancien Monde ont évolué parallèlement et par brassage continu, vers l'homme moderne. Quoi qu'il en soit, les hypothèses actuelles seront très probablement révisées en fonction de nouvelles découvertes.

L'histoire de l'Homme apparaît plutôt comme buissonnante que linéaire. Des espèces « d'hommes » différentes sont apparues et ont disparu. Leur degré de parenté est difficile à établir pour

l'instant, mais ces espèces dont certaines étaient contemporaines, ont évolué en parallèle. De toutes ces possibilités évolutives, une seule forme a émergé qui a conquis, seule, la Planète. À l'intérieur du groupe *sapiens*, la variété reste grande néanmoins.



### 3.6 L'ÉVOLUTION DE LA VIE EST-ELLE PRÉDÉTERMINÉE ?

Depuis le début de la vie sur Terre, le monde vivant s'est continuellement transformé. Certaines espèces ont peuplé la Terre avant de disparaître sans descendance. D'autres ont donné naissance à de nouvelles lignées occupant des niches écologiques différentes. Mais surtout, l'apparition et la succession des différents groupes d'êtres vivants semblent marquées par une complexification de plus en plus grande. En particulier, depuis l'apparition de la vie, on a vu émerger progressivement des êtres qui se distinguaient par l'acquisition de comportements de plus en plus complexes. Ainsi, chez les vertébrés, malgré les diverses extinctions dont ils ont fait l'objet, le changement de l'anatomie du système nerveux s'est poursuivi, avec les modifications du comportement qui lui sont associées. La pensée réfléchie est ainsi le résultat d'un processus engagé depuis des milliards d'années.

Une question fondamentale que se posent les biologistes est de savoir si le hasard est le seul maître à bord dans la longue histoire de l'évolution qui a conduit à la diversification des espèces ou s'il y a une

« main invisible », une force non identifiée qui lui donnerait un sens ? Dit d'une autre manière, l'évolution des espèces traduit-elle un progrès ?

L'évolution de la vie à travers les temps géologiques est perçue le plus souvent comme un processus réglé par la sélection naturelle qui conserve les variations « utiles » et élimine ou ignore celles qui ne le sont pas. Si Darwin rejetait l'idée de progrès évolutif au sens d'une loi qui conduirait les organismes vers une complexité plus grande, il acceptait néanmoins l'idée que la sélection naturelle contribuait à améliorer les organismes, en relation avec leurs conditions de vie.

De manière simplifiée, on représente souvent l'évolution par un arbre avec de plus en plus de branches, dont certaines sont éteintes. Or ce n'est pas la réalité que révèlent les données paléontologiques. La diversité des plans d'organisation était plus grande au Cambrien que de nos jours. D'autre part, après les grandes catastrophes, seul un petit nombre d'espèces a survécu pour se diversifier de nouveau.

Pour nombre d'auteurs, le hasard est la seule explication possible à l'évolution de la vie. Dans le jeu de l'évolution dont la résultante est de sélectionner les organismes qui donnent le plus de descendants, la seule sanction véritable est la possibilité de continuer le jeu en cas de succès. Il ne semble donc pas y avoir de perspective globale à long terme. Cela justifie une nouvelle interrogation des écologistes : si l'évolution est une simple question de chance sans déterminisme apparent, doit-on poursuivre la recherche d'un ordre de la nature et la mise en évidence de lois générales ?

Comment résumer à l'heure actuelle ce débat ?

1. Le cours de l'évolution est marqué de périodes de crises. Les espèces rescapées n'ont pas survécu parce qu'elles étaient plus performantes selon la théorie de la sélection naturelle, mais parce qu'elles avaient la chance de posséder un trait biologique favorable au moment de l'événement responsable de l'extinction. Ce trait biologique s'est développé *a priori* pour des raisons qui sont sans rapport avec les facteurs responsables de l'extinction de masse.

Les extinctions de masse préservent ou éliminent des espèces au hasard. La survie ou la disparition est donc avant tout une question de chance ou de malchance liée à la manifestation d'événements aléatoires qui ne sont pas prévisibles dans l'état actuel des connaissances. En particulier, rien ne permet de distinguer les rescapés des victimes. Il en résulte que le monde vivant actuel dépend de la cascade d'événements qui se sont déroulés depuis les origines, en dehors de toute intervention

de la sélection. Si l'on pouvait dérouler de nouveau le film de l'histoire de la vie, le résultat pourrait être entièrement différent et notre monde habité par des êtres qui ne nous sont pas familiers. La disparition brutale des dinosaures n'était pas programmée mais les conséquences en ont été importantes : la place libérée a permis aux mammifères de se développer ce qui a ouvert la voie à l'apparition de l'homme.

2. La sélection naturelle est contingente des conditions de l'environnement dans lesquelles évoluent les espèces. On peut admettre qu'en favorisant les individus les mieux adaptés à l'environnement dans lequel ils vivent, elle soit en partie tout au moins de nature aléatoire ou fortuite. Ces processus ne peuvent être déduits dans l'état actuel de la science. Leur imprévisibilité ne tient pas au caractère stochastique du phénomène mais à la complexité des interactions gènes/milieu dont nous ignorons les détails.

Il est plus difficile de n'évoquer que le hasard lorsqu'on s'adresse à des espèces qui sont le produit d'une radiation adaptative. Il y a probablement un certain déterminisme dans l'évolution qui mène à l'apparition d'espèces sympatriques dont chacune est plus apte à utiliser certaines ressources du milieu. Tout se passe comme si l'évolution tendait alors vers une diversification conduisant à une utilisation de plus en plus sophistiquée des capacités de l'écosystème.

3. L'étude du fonctionnement des écosystèmes a mis en évidence l'existence de processus fonctionnels similaires dans des milieux variés, ce qui laisse penser qu'il existerait malgré tout une forme de « régulation ». Le débat est alors déplacé : les mécanismes de « régulation » des écosystèmes sont-ils déterministes ou stochastiques ? De manière schématique, la régulation implique qu'il y ait un contrôle et l'identification d'un objectif. C'est le cas pour les cellules ou les organismes qui sont des systèmes poursuivant un but intrinsèque tel que la survie et la reproduction (systèmes déterministes). Ce terme devient cependant ambigu pour les systèmes biologiques de niveau hiérarchique supérieur à l'individu. On n'a jamais démontré en particulier que la dynamique d'un écosystème poursuivait un objectif identifiable. Les écosystèmes ne sont pas construits comme les organismes : ils contiennent beaucoup d'organismes dont les interactions ne sont pas en théorie de nature déterministe mais plutôt de nature stochastique. Les écologistes tendent actuellement à reconnaître qu'il existe au niveau de l'écosystème des « mécanismes de régulation », par analogie avec les organismes, mais que ces mécanismes sont généralement le résultat d'événements stochastiques.



Le débat reste néanmoins largement ouvert étant donné que :

- Certaines interactions entre les composantes sont « quasi déterministes » au sens où elles correspondent à des relations de co-évolution très fortes (plantes et pollinisateurs par exemple, ou relations proies/prédateurs). Pour certains auteurs, tels que R. Dawkins, la véritable finalité de la vie c'est de permettre la survie de l'ADN. « Nous sommes des robots programmés à l'aveugle pour préserver les molécules égoïstes connues sous le nom de gènes ». La diversité du monde vivant serait un signe de l'inventivité de l'ADN qui met en œuvre des techniques originales pour maximiser ses chances de survie.
- Certaines espèces peuvent en remplacer d'autres sans qu'un processus fonctionnel donné ne soit modifié.
- Les interactions entre les espèces dans un réseau trophique peuvent également contenir des éléments d'un contrôle de nature déterministe, ne serait-ce que par la séquence des relations de mangeurs à mangés.
- Le fonctionnement d'un écosystème dépend très étroitement de la disponibilité et de la dynamique spatio-temporelle des facteurs environnementaux, principalement les ressources en eau, en nutriments et en énergie.



## Chapitre 4

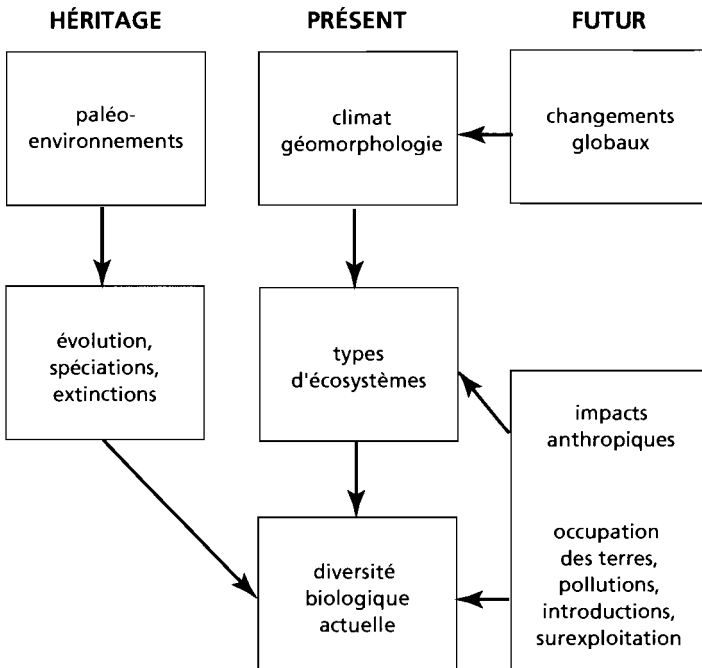
---

# **Dynamique de la diversité biologique et conséquences des activités humaines**

La diversité biologique telle que nous la connaissons est le résultat d'une histoire qui ne fut pas, loin s'en faut, un processus monotone. C'est un héritage hétéroclite constitué d'êtres vivants dont les grandes caractéristiques ont été fixées il y a plusieurs centaines de millions d'années. Certaines espèces et lignées se sont éteintes, notamment lors des grandes crises qui ont jalonné l'histoire de la Terre. D'autres n'ont que quelques descendants qui subsistent dans des conditions discrètes (le Cœlacanthe par exemple) alors que certains groupes se sont fortement diversifiés. On ne peut ignorer pour certains types d'écosystèmes, le rôle joué par les changements climatiques au cours des quelques derniers millions d'années. Les cycles glaciations-réchauffements ont agi à la manière d'un « essuie-glace », provoquant la disparition quasi complète de la flore et de la faune du Nord de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord. Étudier les paléoenvironnements pour expliquer la structure actuelle des peuplements et des écosystèmes, est une préoccupation relativement récente en partie motivée par la perspective de changements climatiques à venir. On espère que la connaissance du passé permettra de prévoir le futur et d'orienter nos actions.

Sur le plan géographique, la distribution de la diversité biologique intègre à la fois les conditions climatiques actuelles qui structurent l'existence de grands biomes et contrôlent le fonctionnement des écosystèmes, ainsi que les fluctuations passées qu'elles soient de nature géologique (la dérive des continents, l'orogénèse), ou climatique qui ont permis ou non la survie et l'évolution des espèces.

Le futur de la diversité biologique dépend des mêmes facteurs qui ont conduit à la situation actuelle, mais auxquels il faut maintenant ajouter l'Homme, espèce récente et envahissante qui modifie à différentes échelles de temps et d'espace son environnement, menaçant une partie de l'héritage biologique et la survie de nombreuses autres espèces, soit directement, soit en modifiant leurs conditions d'existence. Pour certains, nous serions en train de vivre une sixième extinction de masse.



**Figure 4.1** Dans un contexte climatique et géomorphologique donné, la diversité biologique actuelle est l'héritage de l'évolution et de l'histoire des milieux, héritage qui est remis en cause à la fois par la dynamique des variations du climat et par les activités anthropiques.

## 4.1 PALÉOENVIRONNEMENTS ET DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

Les paysages changent lentement lorsqu'ils ne sont pas soumis à des impacts importants dus aux activités humaines. À l'échelle de la vie humaine nous pouvons donc avoir l'impression que le monde qui nous entoure est stable. Cette impression « d'équilibre de la nature » conduit à penser qu'il existe un état immuable, ou de référence, que seules les activités humaines vont modifier à court terme. Un concept simpliste de la conservation est ainsi de se référer à ce « Jardin de l'Éden », que l'on va tenter de préserver des agressions ou restaurer pour rétablir les conditions pristines. En réalité, on ignore ainsi un des axiomes de base : la diversité biologique est en perpétuelle évolution, à différentes échelles de temps et d'espace qui ne sont pas toujours celles des hommes. Elle a une histoire, un présent et un futur que nous devons connaître pour pouvoir prendre les mesures adéquates en matière de conservation.

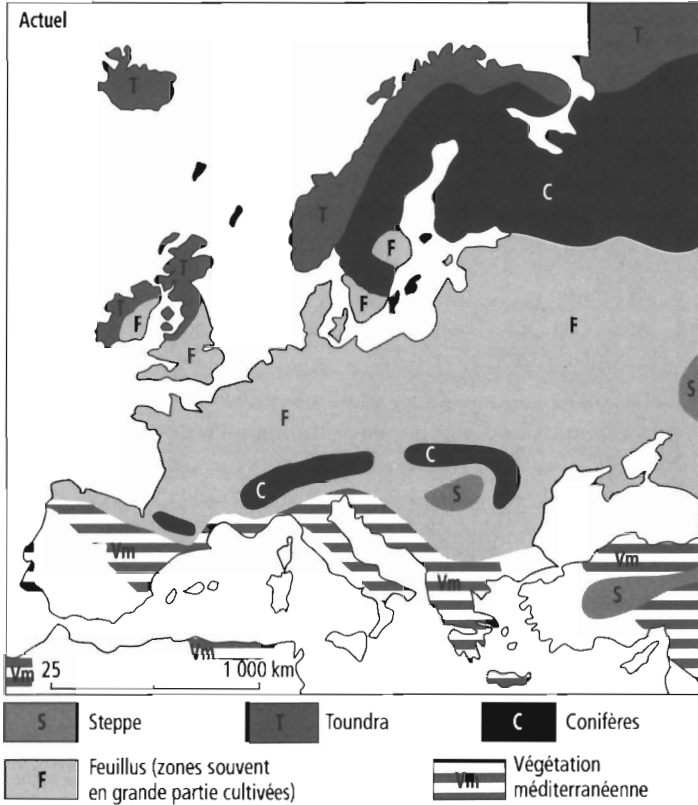
Le Quaternaire, qui débute il y a moins de 2 millions d'années, offre une bonne illustration des processus impliqués dans la dynamique de la diversité biologique. Il est marqué par l'existence de plusieurs périodes de glaciations et de variations climatiques de grande amplitude. Lors du dernier cycle glaciaire, on a pu reconstruire avec relativement de précisions la dynamique temporelle des écosystèmes et de la diversité biologique en fonction des changements climatiques. On a mis également en évidence que l'action de l'homme a pesé sur les milieux et les espèces depuis longtemps, même si elle n'avait pas l'ampleur observée actuellement.

### 4.1.1 Les systèmes terrestres nord-européens

Au cours de la dernière période glaciaire dont l'apogée se situe vers – 18 000 ans, une vaste calotte glaciaire recouvre de nouveau l'Europe du Nord et un immense glacier occupe les Alpes. Le niveau des mers est à – 120 m en dessous du niveau actuel. Pour la France, la température moyenne est inférieure de 4,5 °C à l'actuelle, et il ne subsiste qu'un tapis végétal herbacé entre les zones englacées du Nord et la Méditerranée au sud. Dans ces paysages de steppe et de toundra de type subarctique, proches de ceux de la Laponie actuelle, les arbres avaient été éliminés (trop faibles températures estivales). Renne, cheval, bison, associés à des espèces éteintes comme le mammoth, l'ours des cavernes et le mégacéros peuplaient la partie sud du territoire.

Les espèces et les écosystèmes étaient donc très différents de ceux que nous connaissons actuellement.

Durant la même dernière période glaciaire des végétaux ligneux, plus ou moins thermophiles, ont survécu dans le sud de l'Europe, dans



**Figure 4.2** L'Europe il y a 20 000 ans (page de droite) et récemment avant que l'homme ne la défriche (en haut).

Il y a 20 000 ans un islandis s'étendait sur les îles britanniques et la Scandinavie. Un glacier recouvrait aussi l'Islande. Entre les deux la banquise s'était installée. Une végétation caractéristique des climats froids occupait la plus grande partie de l'Europe. La steppe (herbacées) régnait à l'est et la toundra (herbacées et arbustes) au nord et à l'ouest. Les forêts ne se rencontrent que très au sud. L'abaissement du niveau des mers avait agrandi les continents et relié la France à l'Angleterre. À droite : situation récente montrant que la toundra est très au Nord et la steppe très à l'est. La plus grande partie de l'Europe est couverte de forêts. (Adapté de Foucault, 1993).

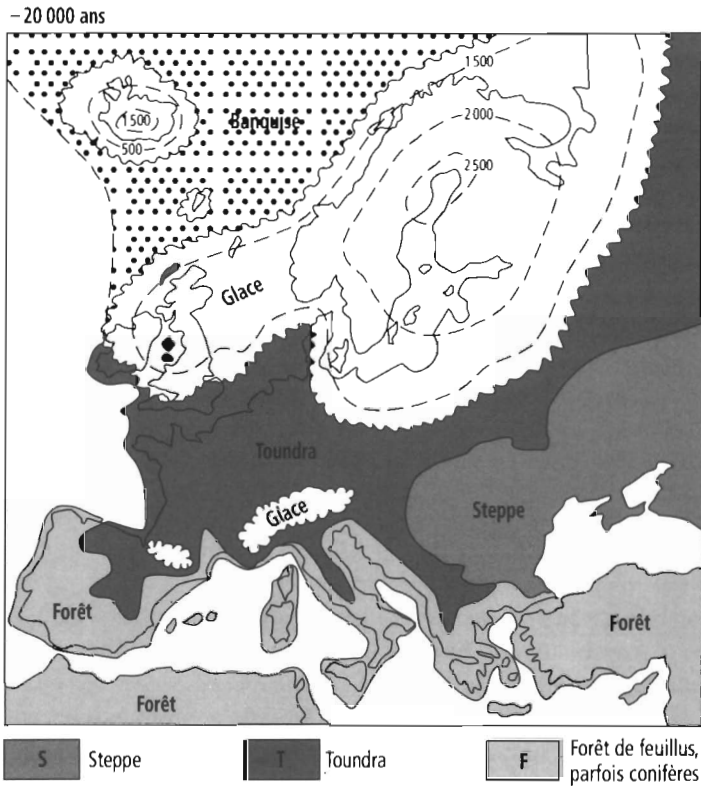


Figure 4.2 (suite)

la partie basse des fleuves, et sur les versants méridionaux des montagnes situés à la périphérie du domaine méditerranéen. En particulier plusieurs espèces, dont les chênes (voire encadré) ont survécu dans trois zones refuges situées dans les péninsules ibériques et italiennes ainsi que dans les Balkans (fig. 4.2). D'autres zones refuges ont existé à l'est de l'Europe ou en Asie. Dans tous les cas cependant, ce sont des assemblages partiellement aléatoires et fragmentaires d'espèces animales et végétales qui ont subsisté.

Au cours de la phase de réchauffement qui a suivi, il y eut une évolution permanente du biotope liée à la reconquête des espaces périglaciaires par les espèces animales et végétales qui avaient survécu dans les zones refuges. Il y a environ 16 000 ans on observe une phase de reconquête des sols par des formations herbacées de type steppique. Aux latitudes moyennes d'Europe du Nord, au cours de la période de

transition entre le dernier âge glaciaire et l'Holocène, le genévrier (*Juniperus*) puis le bouleau (*Betula*) et le pin (*Pinus*) partent à la reconquête des espaces abandonnés par la forêt au cours de la glaciation. Puis la forêt tempérée de feuillus commence à se propager à travers toute l'Europe il y a 10 000 ans. Le chêne (*Quercus*) qui est un arbre supportant la concurrence des autres espèces a colonisé l'Europe plus rapidement que d'autres. Il est accompagné du noisetier (*Corylus*), et de l'orme (*Ulmus*). Plus tardivement on voit apparaître le frêne (*Fraxinus*) et le tilleul (*Tilia*) à l'intérieur d'une forêt mixte dominée par le noisetier et le chêne. La propagation du hêtre (*Fagus*), dont les zones refuges se situaient près de la mer Noire et en Italie du Sud, a été retardée en raison de sa faible compétitivité par rapport au chêne. Il commence à s'étendre il y a 6 000-6 500 ans dans les Apennins et ce n'est qu'il y a 3 500 ans qu'il apparaît en Espagne et dans le nord-ouest de l'Europe. L'épicéa quant à lui qui était répandu dans les Alpes orientales au Tardiglaciaire, mettra plus de 6 000 ans pour atteindre les Alpes françaises et le Jura et ne colonisera le Massif Central qu'au XIX<sup>e</sup> siècle grâce aux reboisements décidés par les hommes.

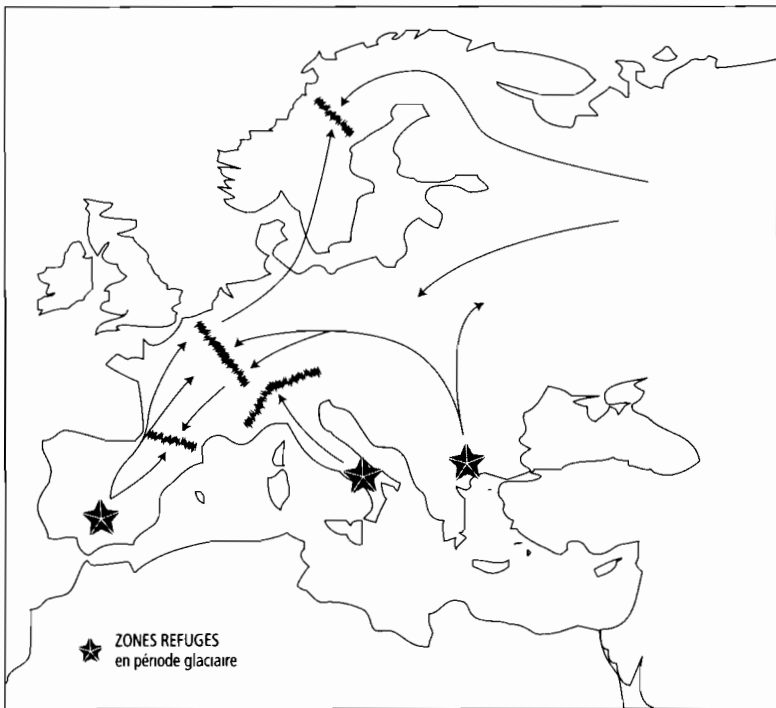
De manière générale, la dynamique de la succession végétale a été la même à travers toute l'Europe, avec cependant des différences de synchronisation dans l'apparition des espèces selon la situation géographique. Ainsi, la recolonisation arborée a été fonction tout à la fois du climat, de la situation des zones refuges, et de la compétitivité des espèces à l'intérieur des écosystèmes en restructuration. Un élément important pour les espèces végétales sessiles est la vitesse de propagation qui dépend des caractéristiques biologiques des espèces. Ainsi, le chêne pédonculé a pu reconquérir assez rapidement l'Europe, entre - 13 000 et - 6 000 ans, à une vitesse moyenne de 500 mètres par an. Cette progression rapide pour un organisme immobile à croissance lente (un chêne ne fructifie pas avant 15 ans) a été facilitée par le geai qui transporte les glands et les enterre à 4-5 cm de profondeur pour se constituer des réserves, parfois à plusieurs kilomètres de distance. Chaque année un geai peut enfouir près de 5 000 glands, dans des sites peu denses en végétation. On estime que la moitié des fruits que le geai disperse peuvent donner une pousse, et que cette espèce est responsable de plus de la moitié des régénérations naturelles du chêne.

D'autres arbres, même si la propagation naturelle était possible à partir de zones refuges, ont bénéficié du transport par les hommes. C'est le cas, par exemple, du platane qui aurait retrouvé le chemin de l'Europe occidentale, depuis la Grèce, dans les bagages des Romains.



Il en serait de même pour le noyer rapporté des Balkans et le cyprès ramené d'Asie mineure toujours par les Romains.

Des travaux récents ont mis en évidence les voies de recolonisation empruntées par la flore et la faune après la période glaciaire. Une voie de recolonisation monte de la Péninsule ibérique jusqu'en Grande Bretagne et jusqu'au sud de la Scandinavie pour des espèces telles que l'ours brun et les lapins. La barrière des Alpes aurait retardé ou empêché la dispersion de nombreuses espèces qui avaient trouvé refuge dans la péninsule italienne. La comparaison de ces voies de colonisation met en évidence l'existence de zones dites de « suture » qui sont les zones de rencontre et d'hybridation de populations d'une même espèce qui ont recolonisé l'Europe à partir de zones refuges différentes (fig. 4.3).



**Figure 4.3** Principales zones refuges et voies de recolonisation postglaciaires en Europe (adapté de Taberlet *et al*, 1998).

De manière générale des biomes relativement pauvres se sont ainsi réinstallés dans les régions tempérées et froides, alors que des ensembles forestiers méditerranéens beaucoup plus riches se reconstituaient dans le sud. L'alternance période glaciaire-période interglaciaire s'est répétée environ tous les 100 000 ans depuis des millions d'années, avec des intensités différentes. Il en est résulté de fréquents et profonds bouleversements de la flore et de la faune nord européennes qui, à l'échelle géologique considérée, sont donc loin d'être stables !

### **Les chênes européens et les cycles climatiques**

La diversité des chênaies européennes résulte des successions d'alternance de périodes de glaciation et de réchauffements climatiques du quaternaire. Ils ont entraîné des cycles d'extinction suivis de recolonisations qui ont sélectionné ou éradiqué certaines espèces. Depuis la dernière glaciation, il y a 18 000 ans, les forêts de chênes ont réinvesti le continent. Une vaste étude européenne a inventorié et décrypté les stratégies de colonisation des espèces dominantes. L'analyse de l'ADN chloroplastique a mis en évidence que durant la dernière période glaciaire les populations de chênes étaient confinées dans les trois zones refuges au sud du continent européen. Ces populations séparées depuis 100 000 ans ont entrepris la reconquête du continent vers le nord dès le début du réchauffement il y a 15 000 ans et l'aire actuelle a été entièrement occupée il y a 6 000 ans. En moyenne les chênes ont avancé de 380 m par an avec des pointes de 500 m à certaines périodes. Outre la dispersion continue, un mécanisme de dispersion en « sauts de puce » (il s'agit d'événements de dispersion à longue distance, quelques dizaines de kilomètres, se produisant rarement) explique la rapidité de cette progression.

Mais l'étude de l'ADN nucléaire a mis en évidence également une remarquable stratégie utilisée par les chênes pour favoriser leur dissémination. Chacune des quatre principales espèces de chêne européen (chênes sessile, pédonculé, tauzin et pubescent) a des préférences écologiques, que ce soit par exemple pour les milieux forestiers ou les milieux ouverts, les sols humides ou les sols calcaires. Il y aurait en réalité une sorte de « travail d'équipe » entre ces espèces dont certaines peuvent se mettre à

coopérer pour conquérir de nouveaux milieux, l'une jouant alors le rôle de « tête de pont » pour en faire profiter les autres. Les mécanismes en cause sont un important brassage de gènes entre les différentes espèces et des hybridations interspécifiques.

### 4.1.2 Les forêts tropicales humides

Il n'est pas rare que l'on tienne à propos des forêts tropicales un discours en partie irrationnel dans le but de promouvoir la protection de ces écosystèmes, fortement perturbés il est vrai par les activités humaines. Ainsi, affirmer que les forêts tropicales sont les poumons de la Terre relève soit de l'erreur scientifique soit de la volonté délibérée d'ignorer les résultats de la science. En effet, la forêt tropicale que l'inconscient collectif présente souvent comme un exemple de nature sauvage et inviolée, a connu en réalité des périodes d'expansion et de recul, en liaison avec des changements climatiques importants.

Au cours du dernier maximum glaciaire, sous l'effet de conditions climatiques plus rigoureuses (baisse des températures de 2 à 6 °C et baisse des précipitations), les forêts humides sud-américaines ont commencé à régresser il y a 28 000 ans, et les forêts africaines entre - 20 000 et - 15 000 ans. Dans de nombreuses régions, les savanes ont ainsi pris le pas sur les forêts humides qui n'occupaient alors que des surfaces réduites.

Lors de la période post-glaciaire la reconquête forestière a connu une histoire parfois mouvementée. En Afrique, on a mis en évidence une extension maximale de la couverture arborée entre - 10 000 et - 8 000 ans qui se maintient jusqu'à - 5 000 ans. Après cette époque, il y a diminution de la pluviosité en Afrique centrale et, entre - 3 000 et - 2 500 ans, les savanes progressent au détriment de la forêt dans le sud du Congo et dans les zones où les déficits hydriques saisonniers sont les plus importants. D'intenses perturbations ont eu lieu également dans la forêt humide de l'ouest Cameroun. Mais depuis environ un millénaire, la tendance générale en Afrique centrale est à nouveau à une expansion de la forêt, avec des vitesses de progression de quelques dizaines de mètres par siècle. Cette reprise forestière serait liée à un retour à des conditions climatiques plus humides.

En Amérique du Sud, la forêt amazonienne a été le siège depuis la dernière glaciation de perturbations importantes mais la dynamique forestière n'est pas synchrone avec celle de l'Afrique. La forêt se développe en quelques points (sud-est de l'Amazonie et Brésil central)

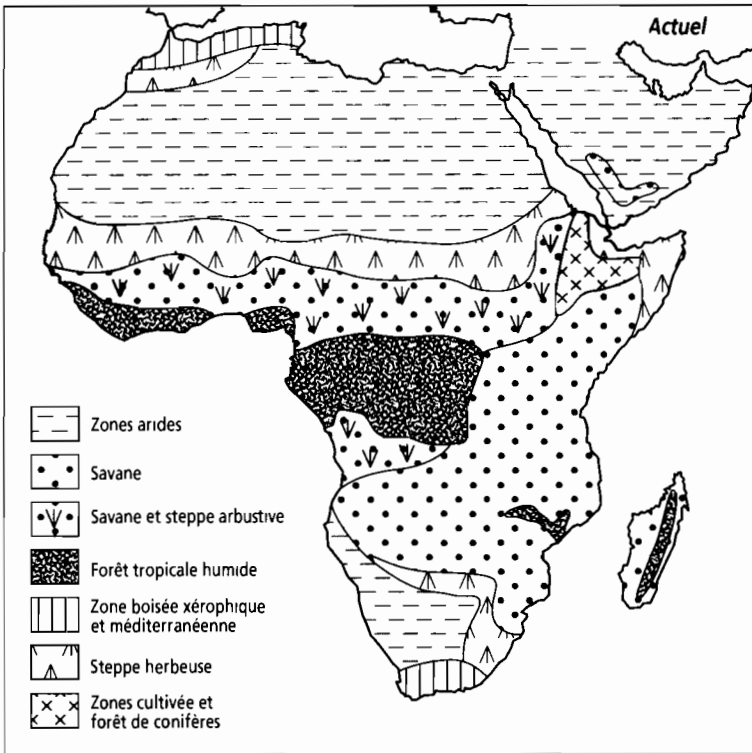
entre – 10 000 et – 8 000 ans, mais pas en Guyane. Entre 7 000 et 4 000 ans la forêt recule au profit de formations herbacées dans le nord et le sud-est de l'Amazonie, de même que dans le centre du Brésil. Depuis 4 000 ans on observe une reconquête forestière sur les sites où la forêt avait disparu et elle atteint sa pleine expansion il y a seulement mille ans sur la côte atlantique du Brésil. Autrement dit la forêt amazonienne est relativement jeune !

Des travaux réalisés en Guyane ont montré d'autre part qu'entre – 3 000 et – 2 000 ans la forêt était plus humide qu'actuellement. Entre – 1 700 ans et nos jours on observe deux épisodes de sécheresse associés à des perturbations du système forestier avec de grandes ouvertures forestières favorables au développement de plantes pionnières : l'une entre – 1 700 et – 1 200 ans, l'autre entre – 900 et – 600 ans. Des phénomènes comparables ont eu lieu aux mêmes époques dans l'ouest du bassin amazonien. La forêt guyanaise a acquis ses caractéristiques actuelles il y a seulement 300 ans.

### **L'hypothèse des zones refuges**

L'hypothèse de l'existence de refuges est née de l'observation de la distribution actuelle des espèces végétales et animales en forêt dense humide et des niveaux de différenciation atteints. En période sèche, la forêt se fragmente et seuls quelques îlots sont susceptibles de subsister dans les zones où les conditions climatiques le permettent. Les fragments de forêts qui ont persisté durant les phases sèches auraient ainsi servi de refuges à une partie des espèces qui occupaient préalablement le territoire couvert par la forêt. Cette fragmentation si elle a duré suffisamment longtemps aurait favorisé la spéciation par vicariance. Les espèces auraient ensuite réenvahi les zones séparant les refuges, à des vitesses variables selon leurs potentialités de migration qui dépend de leurs caractéristiques biologiques. Selon la théorie, les refuges correspondraient aux zones actuelles d'endémisme élevé et de grande biodiversité. Cette diversité décroît quand on s'éloigne des zones refuges.

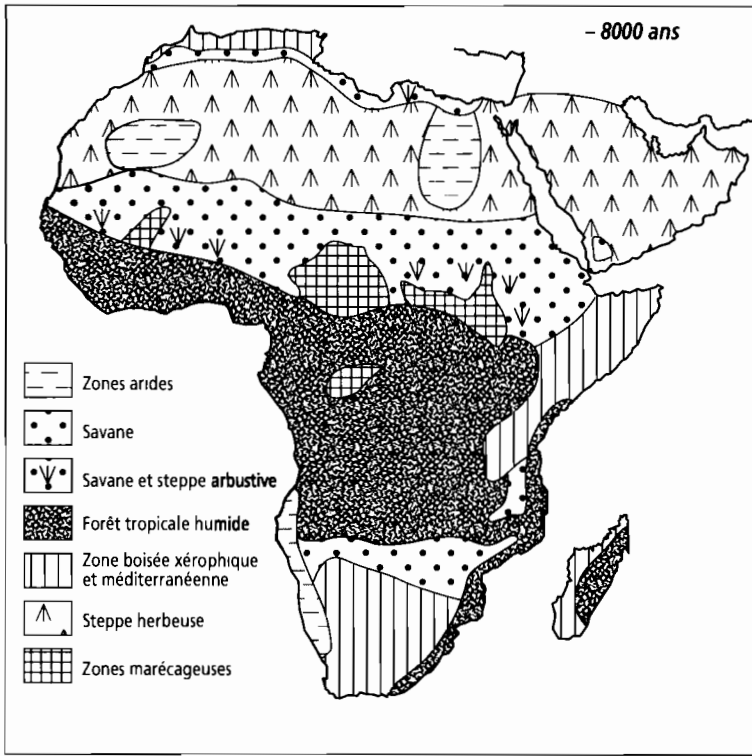
Un élément important de perturbation de ces forêts tropicales humides est le feu. Actuellement, dans l'ensemble de ces écosystèmes, le taux d'humidité toujours élevé ne permet pas aux incendies de se



**Figures 4.4a, b et c** Cartes schématiques montrant les changements dans la répartition des grands domaines végétaux depuis la dernière glaciation, en Afrique.

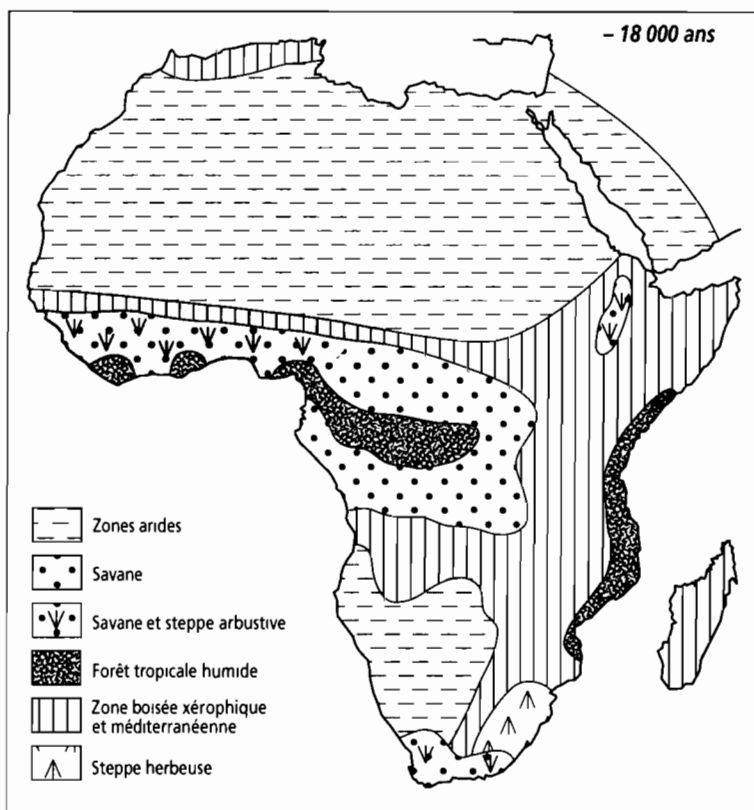
développer. Pourtant on a mis en évidence en Amazonie et en Guyane que des incendies et des destructions de la forêt de forte amplitude se sont produits à plusieurs reprises, jusque dans un passé relativement proche. En Guyane en particulier, les paléo-incendies mis en évidence entre  $- 8\ 000$  et  $- 6\ 000$  ans ainsi qu'entre  $- 4\ 000$  et  $- 2\ 000$  ans avaient une origine naturelle puisque l'occupation humaine n'est attestée que depuis  $- 2\ 100$  ans. On trouve également des traces de paléo-incendies entre  $- 2\ 000$  et  $- 1\ 400$  ans.

La comparaison des flores forestières tropicales révèle de grandes différences entre les trois continents (Amérique, Afrique et Asie). On attribue en partie ces différences à l'histoire des changements climatiques passés. Ainsi, la Malaisie héberge une flore deux fois plus diversifiée que celle de la Guyane et elle est plus riche en espèces



**Figure 4.4b** Répartition des grands domaines végétaux en Afrique il a – 8 000 ans.

endémiques. Ces deux flores présentent en outre des caractéristiques différentes tant par leurs modes de dispersion que par le taux d'endémisme. En Guyane comme dans les autres zones forestières d'Amérique tropicale, environ 80 % des espèces d'arbres sont dispersées par les mammifères et les oiseaux. Les chiffres sont comparables en Afrique. En Asie tropicale, en revanche, la majorité des espèces d'arbres produit des fruits secs dont les graines tombent au sol et restent à faible distance de l'arbre porteur et il n'y a pas de système de dispersion rapide. Les différences observées entre la Malaisie et la Guyane peuvent s'expliquer par des phases de sécheresse plus atténuées en Malaisie, et par la topographie montagneuse de ce pays qui offre plus de possibilités de zones refuges, ce qui atténuerait l'impact des perturbations climatiques. La relative pauvreté de la Guyane par rapport à la



**Figure 4.4c** Répartition des grands domaines végétaux en Afrique il y a – 18 000 ans.

Malaisie, serait le résultat de fortes régressions forestières lors de phases climatiques sèches ainsi que de l'existence de refuges plus réduits en nombre et en surface en raison d'un relief plus monotone.

### 4.1.3 Les systèmes aquatiques continentaux

De manière générale, l'étendue des habitats aquatiques fluctue en fonction des conditions climatiques, et sur des périodes relativement courtes à l'échelle géologique. À quelques exceptions près, les écosystèmes aquatiques continentaux peuvent être qualifiés de systèmes en transition dans la mesure où ils réagissent en permanence aux variations climatiques.

Dans les régions tempérées, les glaciations ont à diverses reprises provoqué la disparition des milieux aquatiques et donc l'éradication des faunes associées, ce qui explique que les peuplements piscicoles soient plus pauvres dans les régions tempérées que dans les régions équatoriales. On peut ainsi comparer le lac Léman qui était sous les glaces lors du dernier optimum glaciaire (20 000 ans) aux grands lacs d'Afrique de l'Est (Tanganyika, Malawi) dont l'existence est attestée sur plusieurs millions d'années. Le Léman est un lac jeune dont la faune actuelle est le résultat d'une recolonisation récente lors du réchauffement Holocène, à partir de zones refuges où la faune aquatique a pu subsister au moins en partie. Cette faune relativement pauvre ne comporte que 14 espèces autochtones de poissons. Au contraire les lacs d'Afrique de l'Est sont des lacs anciens, pérennes sur plusieurs millions d'années même si on a pu montrer que les niveaux ont varié de plusieurs centaines de mètres durant cette période. Ces lacs hébergent une faune ichtyologique et une faune d'invertébrés très diversifiée qui est le résultat d'une longue co-évolution du milieu et des espèces. De manière schématique la faune de ces lacs s'est diversifiée pour exploiter au mieux l'ensemble des ressources de l'écosystème, alors que dans le lac Léman on a affaire à un ensemble encore hétéroclite d'espèces. De toute évidence, on ne peut comprendre le fonctionnement biologique de ces lacs (production, réseaux trophiques) sans prendre en compte l'histoire des milieux. Dans le cas des lacs d'Afrique de l'Est il est possible de développer des théories sur la co-évolution et la spéciation, les radiations adaptatives, les notions de niche et de compétition pour les ressources. Dans le cas du Léman on peut seulement constater qu'un certain nombre d'espèces ont réussi à recoloniser le lac depuis la disparition des glaces, mais cette situation qui relève pour partie du hasard est peu propice à l'application ou au développement de théories de l'évolution.

Dans le cas des systèmes fluviaux la situation est comparable. Les variations climatiques ont pu entraîner des variations importantes de leur morphologie, et parfois même leur disparition temporaire. Pour que les poissons repeuplent des bassins qui se sont asséchés ou qui ont été gelés, ou des bassins nouvellement créés en fonction des événements géologiques et climatiques, il faut que des communications physiques aient pu s'établir avec des bassins qui sont restés en eau et ont conservé une faune diversifiée, autrement dit des zones refuges. Par exemple, la faune ichtyologique de l'Irlande est très pauvre et ne comporte à l'heure actuelle qu'une vingtaine d'espèces dont une grande partie aurait été réintroduite par l'homme. En effet, après le



retrait des glaces à l'Holocène, seules huit espèces migratrices anadromes (saumon, alose, anguille, etc.) ont pu recoloniser les eaux irlandaises par les voies naturelles. La situation est différente en Amérique du Nord, où le Mississippi, qui a été la principale zone refuge pour les espèces aquatiques au cours des glaciations récentes, est orienté nord-sud. Il en résulte que les espèces ont pu migrer et se réfugier dans la partie méridionale du fleuve avec l'avancée des glaciations dans le nord, puis recoloniser en sens inverse le réseau hydrographique lors du réchauffement. En Europe, le Danube a joué le rôle de zone refuge pour les poissons. Mais il est orienté ouest-est de telle sorte que les espèces n'ont pas eu, comme en Amérique du Nord, la possibilité de migrer aussi loin vers le sud. En conséquence les extinctions d'espèces ont probablement été plus importantes lors des glaciations, ce qui expliquerait la relative pauvreté de la faune ichtyologique européenne par rapport à celle d'Amérique du Nord.

## 4.2 L'HOMME ET L'ÉROSION DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

Selon le discours général, l'homme est actuellement responsable d'une nouvelle phase majeure d'extinction de la diversité biologique. Cette affirmation n'est pas fautive sur le fond, mais l'ampleur de ce phénomène est pour l'instant difficile à évaluer. Est-il plus important que les perturbations climatiques ou celles attribuées à El Niño qui suscite sécheresses et inondations, blanchissement des coraux, etc. ?

En réalité il faudrait se garder de considérer de manière globale les conséquences des activités humaines et analyser leurs effets différentiels sur les divers groupes animaux et végétaux en fonction des contextes régionaux et locaux. Il est probable également que des extinctions actuelles d'espèces sont la conséquence de plusieurs facteurs agissant en synergie.

### 4.2.1 Le mythe du bon sauvage

Les ethnologues ont en partie accredité l'idée que les sociétés dites primitives (par rapport aux sociétés industrialisées) qu'ils étudiaient avaient peu d'impacts sur le milieu naturel et qu'elles vivaient en quelque sorte « en équilibre » avec leur environnement. Ce mythe du jardin de l'Éden s'est pérennisé en particulier dans le discours qui s'est développé autour des savoirs traditionnels, relayé par certains mouvements

conservationnistes et par une partie du grand public. Pourtant diverses observations tendent à montrer que l'homme moderne n'a fait que prolonger un processus d'érosion de la biodiversité engagé depuis très longtemps par nos lointains ancêtres.

De nombreuses îles du Pacifique furent considérées comme de véritables paradis par les premiers explorateurs, ce qui a contribué au mythe de sociétés primitives en « état d'équilibre » avec leur environnement. Elles ont été peuplées tardivement par l'homme. C'est le cas pour les îles Fidji et Tonga il y a 3 500 ans, la Nouvelle-Zélande (3 200 ans) et l'archipel d'Hawaï (2 600 ans). Quant aux Galapagos, elles n'auraient pas été habitées avant l'arrivée des Européens en 1535. On sait maintenant qu'un tiers à la moitié des espèces d'oiseaux qui peuplaient les îles du Pacifique a disparu depuis que l'homme les a colonisées. Cela représente au moins un à deux mille espèces d'oiseaux terrestres (soit 10 à 20 % des espèces d'oiseaux connues actuellement) et contredit les premières impressions.

On a pu montrer en Nouvelle Zélande que presque toutes les espèces d'oiseaux du Pléistocène supérieur ont survécu aux changements du climat et de la végétation jusqu'à l'arrivée des Maoris il y a 800 ans. Plus d'un tiers des oiseaux terrestres ont disparu après cette date. Aux îles Hawaii, près de deux tiers des espèces ont disparu en quelques milliers d'années. Les raisons de ces disparitions sont multiples : la chasse d'abord, ainsi que la collecte des œufs, facilitée par l'existence de nombreuses espèces d'oiseaux coureurs incapables de voler. L'introduction d'animaux domestiques ou commensaux (chien, porc, rat, etc., ainsi que le chat avec les Européens) a contribué fortement à l'extermination des petites espèces d'oiseaux. Mais on a montré également que les hommes avaient profondément modifié la végétation. Ainsi la moitié de la forêt de la Nouvelle-Zélande a été détruite par les Maoris entre - 800 et - 500 ans, pour laisser place à des zones couvertes de fougères ou à des prairies clairsemées. Sur l'île de Pâques, jadis couverte d'une forêt subtropicale luxuriante (cette présence est prouvée par les analyses de pollens fossiles), il ne reste aujourd'hui qu'une prairie appauvrie, et les plus gros animaux autochtones sont des insectes.

On peut tirer deux conclusions de ces observations. D'une part les colonisations successives des îles du Pacifique par l'homme ont entraîné sans ambiguïté la disparition de nombreuses espèces de vertébrés et ceci pose la question de l'impact de l'homme depuis des millénaires sur les milieux naturels. D'autre part, la biogéographie doit tenir compte des changements dans la répartition apparente des espèces

actuelles, ainsi que des espèces disparues, dans la mesure où l'on est capable de reconstituer les peuplements passés, c'est-à-dire de trouver des fossiles pertinents.

### 4.2.2 La disparition des grands mammifères à la fin du Pléistocène : l'Homme est-il en cause ?

En dehors des extinctions massives et spectaculaires, il y a eu des extinctions plus limitées affectant seulement un ou quelques groupes d'organismes. Ainsi, durant les 50 000 dernières années, sur différents continents et sur plusieurs grandes îles, des centaines de vertébrés terrestres ont disparu sans qu'ils soient remplacés par d'autres espèces. Ces extinctions ont surtout affecté la mégafaune : très peu de petites espèces sont touchées alors que tous les genres de mammifères pesant plus d'une tonne, ainsi que 75 % des genres entre 100 kg et 1 tonne disparaissent de la plupart des continents à l'exception de l'Afrique. La question est de savoir si ces extinctions sont le résultat de l'expansion de l'espèce humaine ou si elles ont d'autres causes. De fait, les extinctions n'ont pas eu lieu aux mêmes époques sur tous les continents.

En Australie, colonisée par les *Homo sapiens* il y a 55 000 ans, tous les mammifères de grande taille ou de taille moyenne ont disparu il y a 50 000 ans environ. Toutes les espèces supérieures à 100 kg et 22 des 38 espèces comprises entre 10 et 100 kg ont disparu, ainsi que trois grands reptiles et l'émeu géant *Genyornis* qui dépassait 200 kg.

L'Amérique du Nord, il y a 12 000 ans, hébergeait une mégafaune spectaculaire, qui comprenait trois formes d'éléphants, trois formes de guépards, de nombreuses formes d'antilopes, des chameaux, des lamas, des chevaux, des bisons, des tapirs, des loups géants, etc. Il y avait plus de grands animaux qu'il n'y en a actuellement en Afrique. Pourtant, il y a 11 000 ans, presque tous ces grands animaux (70 espèces ou 95 % de la mégafaune) ont disparu complètement. C'est l'époque à laquelle l'Amérique du Nord a été colonisée par l'espèce humaine, et pour certains scientifiques, il y aurait des preuves archéologiques que cette extinction serait la conséquence de la chasse. L'Amérique du Sud a également été colonisée par l'Homme il y a 11 000 ans et depuis cette époque elle a perdu 80 % des genres de grands mammifères.

En Eurasie, la faune de grands mammifères était constituée d'animaux adaptés au froid : rhinocéros laineux, mammoth, ours des cavernes, ainsi que d'animaux adaptés aux périodes tempérées durant lesquelles l'Europe était couverte de forêts : cerfs, daims, sangliers. Cette faune aussi a disparu en grande partie entre - 12 000 et - 10 000 ans.

La situation est différente en Afrique où pourtant l'homme a évolué pendant des millions d'années. La mégafaune est encore bien représentée, même si 50 genres ont disparu il y a environ 40 000 ans. C'est le continent où l'on trouve actuellement la faune la plus diversifiée de grands herbivores dont l'éléphant, l'hippopotame, le rhinocéros, etc., autant de groupes qui étaient représentés abondamment sur d'autres continents avant les extinctions Pléistocène.

La situation est donc paradoxale : en Afrique, là où l'Homme existe depuis le plus longtemps, la mégafaune est plus variée que sur les continents colonisés par l'Homme plus récemment. En réalité il est difficile avec les informations dont nous disposons d'affirmer (comme certains n'hésitent pas à le faire) que l'homme est responsable de l'extinction de la mégafaune à la fin du Pléistocène. Il est probable qu'un ensemble de facteurs agissant plus ou moins en synergie est à l'origine de la disparition de cette mégafaune sur les différents continents. On pense en particulier :

- aux changements climatiques de la fin du Quaternaire dont les alternances de glaciation et de réchauffement tous les 100 000 ans environ, ont probablement joué un rôle important en modifiant les habitats et en affaiblissant la faune et la flore ;
- à la chasse qui a pu jouer un rôle, du moins pour certaines espèces et sur certains continents, sachant que le défrichement par le feu, l'introduction d'animaux domestiqués ou commensaux, sont probablement autant d'autres facteurs qui ont contribué à la disparition des grands mammifères ;
- aux épidémies qui ont pu causer l'extinction d'au moins une partie des espèces, surtout si les hôtes ont été mis en contact avec de nouveaux pathogènes.

### **4.2.3 L'érosion actuelle de la diversité biologique**

L'Homme moderne possède des moyens techniques inégalés. Il peut faire disparaître certains écosystèmes ou transformer complètement des régions entières. Pour des groupes bien documentés tels que les mammifères et les oiseaux, ou certains groupes végétaux, on peut se baser sur les extinctions documentées d'espèces. On estime ainsi que 108 espèces d'oiseaux et 90 espèces de mammifères se sont éteintes depuis l'an 1600. Il est probable cependant que ce nombre est plus élevé car toutes les régions du monde ne possèdent pas d'archives exploitables. En outre, les effectifs de plusieurs espèces ont chuté à un niveau critique à l'heure actuelle.

Une grande partie des espèces disparues, que ce soit des mammifères, des oiseaux, des reptiles, des mollusques terrestres ou des plantes, habitaient des îles. C'est le cas du célèbre dodo de l'île Maurice par exemple. Mais des espèces continentales telles que l'aurochs, le pigeon migrateur américain ou le grand pingouin, ont également été exterminées par la chasse. Dans le domaine marin on ne compte que deux espèces de mammifères disparues au cours des siècles derniers, même si certaines populations de baleines, par exemple, ont connu des périodes critiques.

Des organisations non gouvernementales comme l'UICN (Union Mondiale pour la Nature) ont dressé des listes rouges d'espèces disparues ou en voie d'extinction. Au total on a recensé 584 espèces de plantes éteintes, et 641 espèces animales, soit en moyenne 3 extinctions par an depuis 1600. Ces chiffres peuvent paraître modestes mais sont de toute évidence biaisés car beaucoup d'extinctions n'ont pas été enregistrées, d'autant que nous sommes loin de connaître l'ensemble des espèces.

Une autre approche, de type prédictif, prend acte du fait que l'on ne connaît pas toutes les espèces. Elle s'appuie principalement sur les relations entre la surface occupée par un type de milieu et le nombre d'espèces qui peuvent y vivre. C'est la fameuse relation aire-espèces des biogéographes. Connaissant, par exemple, la réduction en surface des forêts tropicales, on peut faire des prédictions sur le nombre d'espèces qui disparaissent : de 25 000 à 50 000 chaque année selon les estimations. Ces extinctions concerneraient essentiellement des arthropodes non recensés qui s'éteindraient ainsi dans le plus grand anonymat. Les résultats obtenus par ces méthodes sont assez critiquables, mais viennent étayer la thèse selon laquelle les activités humaines sont responsables de la crise actuelle. Ils sont aussi utilisés par des prédicateurs pour affirmer, sans autres preuves, que le quart ou la moitié de la diversité biologique disparaîtra d'ici la fin du XXI<sup>e</sup> siècle.

En réalité, on manque, pour beaucoup de groupes, de données fiables sur le nombre d'espèces réellement existantes et sur celles qui sont supposées disparaître. Il est donc difficile dans ce contexte de proposer des informations quantitatives sérieuses en dehors de quelques taxons limités. Il n'est pas question bien entendu de dire que l'homme n'a pas d'impact sur le monde vivant, mais que cet impact n'est peut-être pas le même selon les groupes considérés. Il est évident en revanche que certaines déclarations catastrophistes relèvent plus de l'intime conviction, ou du désir de créer un impact médiatique, que de la science.

**TABLEAU 4.1** ÉVOLUTION DES EFFECTIFS DE LA FAUNE DE VERTÉBRÉS  
EN FRANCE MÉTROPOLITAINE.

Des espèces sont apparues spontanément telles que la tourterelle turque ou le héron garde bœuf; le vautour moine a été réintroduit.

	Nombre d'espèces au début du xx <sup>e</sup> s.	Nombre d'espèces disparues	Nouvelles espèces apparues	Espèces introduites et acclimatées	Nombre d'espèces en France en 2000
<b>Poissons d'eau douce</b>	69	- 3	+ 2	9	77
<b>Amphibiens</b>	35	0	0	3	38
<b>Reptiles</b>	37	0	0	1	38
<b>Oiseaux</b>	352	- 4	+ 4	5	357
<b>Mammifères</b>	116	- 3	0	7	120
<b>Total</b>	609	- 10	+ 6	25	630

Les évaluations, parfois discutables sur le plan quantitatif, de l'érosion de la diversité biologique, ne prennent pas en compte les phénomènes de spéciation. Or, de même que les espèces évoluent et s'adaptent aux modifications de l'environnement d'origine naturelle (c'est le moteur de la biodiversité), on peut penser également que les espèces évoluent sous l'effet des perturbations d'origine humaine. Un des principaux facteurs responsables de la spéciation est l'allopatricité, c'est-à-dire l'isolement géographique de populations qui évoluent alors de manière indépendante. En construisant des lacs de barrages par exemple, on isole des populations animales et végétales qui peuvent ensuite évoluer chacune de leur côté. En introduisant des espèces en divers endroits du monde séparés géographiquement, on crée également les conditions pour une évolution allopatricité. Le temps nécessaire à l'évolution dépend des groupes considérés, mais en réalité on ne connaît pas grand-chose concernant la vitesse de spéciation pour la plupart des groupes.

De toute évidence pour les micro-organismes, que l'on connaît encore plus mal, la situation n'est pas comparable à celle des vertébrés. Ces micro-organismes évoluent très vite et s'adaptent assez bien aux nouvelles conditions créées par l'homme, comme peuvent en témoigner par exemple les résistances aux antibiotiques, aux pesticides, etc. (voir chapitre 3). On estime que la vitesse d'évolution de certains virus est environ deux millions de fois plus rapide que celle

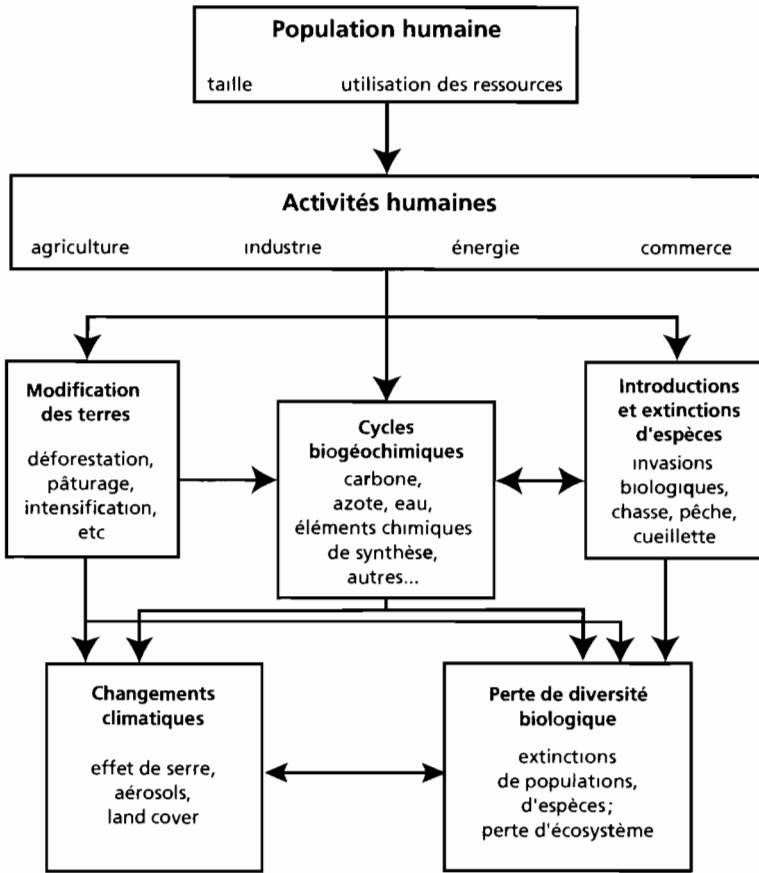
d'un animal. Tout porte à croire que l'action de l'homme en réalité tend à augmenter la diversité microbienne.

### Les villes et la diversité biologique

Les villes sont des créations humaines. Les grandes métropoles occupent des zones importantes sur la planète où elles ont remplacé de vastes territoires ruraux. Si la croissance de l'environnement urbain est à l'origine de la disparition de nombreuses espèces, il offre néanmoins de nouvelles opportunités de colonisation pour certaines espèces. La diversité des espèces pourrait même y être plus importante que dans certains habitats ruraux soumis à une agriculture intensive. Certes le fait que les villes se soient étendues récemment, toutes proportions gardées, a laissé peu de temps aux espèces pour évoluer. Mais en adaptant leur comportement certains colonisateurs ont pu exploiter au mieux les nouvelles conditions qui leurs sont offertes : présence de nombreuses structures verticales propices à la colonisation par les plantes et les animaux, environnement climatique plus tempéré, nouvelles sources de nourriture, limitation des prédateurs, etc. Ainsi la population de renards dans le centre de Londres avoisine probablement plusieurs milliers d'individus. Les pigeons ramiers ont trouvé asile en ville où ils ne sont pas chassés, et les tourterelles ont récemment conquis les grandes métropoles à partir des années 1960 en entrant en concurrence avec le pigeon commun et le pigeon des bois. Le transport intercontinental d'espèces est à l'origine d'une diversification de la diversité biologique urbaine : différentes espèces de perroquets ont ainsi élu domicile dans les parcs des capitales européennes, ainsi que divers invertébrés transportés dans les containers.

## 4.3 DYNAMIQUE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ET ACTIVITÉS HUMAINES

La croissance de la population humaine et celle corrélative de la demande en ressources naturelles d'une part, le développement d'activités industrielles, agricoles ou commerciales d'autre part, transforment la surface du globe, modifient les cycles biogéochimiques ainsi que la



**Figure 4.5** Modèle conceptuel illustrant les effets directs et indirects sur la biosphère adapté d'après Lubchenko *et al.* (1991).

composition de la biodiversité dans la plupart des écosystèmes terrestres ou aquatiques. Ces impacts sont raisonnablement connus et quantifiés. Mais ils créent en rétroaction des changements dans le fonctionnement de la biosphère conduisant aux évolutions climatiques et à la perte irréversible de composantes de la biodiversité (gènes, espèces, écosystèmes). Cette influence de l'homme sur la biosphère se manifeste au niveau de différents processus qui sont résumés dans la figure 4.5.

L'expression « changement globaux » est souvent utilisée pour qualifier tous ces phénomènes que l'on peut classer dans quatre grands ensembles :



- les changements dans l'utilisation des terres et la couverture végétale ;
- les changements dans la composition de l'atmosphère ;
- le changement du climat ;
- les altérations dans la composition des communautés naturelles et la perte de la biodiversité.

En réalité sous ce vocable on identifie à la fois les impacts du développement économique et de la croissance de la population mondiale sur les principaux compartiments du système Terre – à savoir l'atmosphère, les sols et les systèmes aquatiques – ainsi que les processus qui sont concernés par les échanges de matière et d'énergie entre ces compartiments.

### 4.3.1 La pression démographique

Parmi tous les facteurs responsables de l'érosion de la diversité biologique, la pression démographique et des moyens techniques de plus en plus puissants constituent les causes ultimes. Il faut en effet utiliser des espaces plus importants pour héberger et nourrir une population mondiale qui s'est fortement accrue : 2 milliards d'individus en 1930, 4 milliards en 1975, et 8 milliards ou plus prévus vers 2020. Cette augmentation de la population concerne toute la planète, mais en particulier les pays tropicaux où la diversité biologique est plus grande que les pays des régions tempérées.

### 4.3.2 Utilisation des terres et transformation des paysages

Pour la production de biens et services, l'homme modifie la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Les premières actions significatives de l'homme sur son environnement ont été les brûlis destinés à débusquer le gibier ou à défricher les terres. Les feux favorisèrent les espèces végétales résistantes ainsi que le développement des savanes et des prairies. Puis l'apparition de l'agriculture a enclenché un processus de transformation des milieux où vont dominer des espèces domestiques ainsi que des espèces opportunistes, adventices dans les cultures et rudérales autour des habitats. Les haies vives permirent de concilier l'enclosure du bétail et la préservation d'espèces arborées utiles, ou de zones de culture. Ces espaces constituent l'essentiel des paysages contemporains en Europe où la structure des peuplements végétaux est largement dépendante de l'homme. Autrement dit, ce que nous appelons « la

Nature » est le résultat de milliers d'années d'utilisation des terres par les sociétés humaines qui ont façonné les paysages.

Certains systèmes sont complètement modifiés par l'Homme : au niveau mondial 10 à 15 % des terres sont utilisées pour l'agriculture, et 6 à 8 % ont été converties en pâturages. D'autres écosystèmes, la majorité, ne sont utilisés que pour la chasse ou la cueillette ou pour l'extraction quasi industrielle de ressources biologiques (bois, pêche). On estime ainsi entre 40 et 50 % la fraction des terres transformées ou dégradées par les hommes. Ces transformations sont la cause principale de l'érosion de la diversité biologique.

À l'échelle de la planète, les forêts cèdent du terrain. La situation est particulièrement préoccupante pour les forêts tropicales, mais commence à être sérieuse pour les forêts boréales et tempérées. En France métropolitaine cependant, on assiste au phénomène inverse : en l'espace de 40 ans, les espaces boisés sont passés de 11,3 à 15 millions d'hectares, de telle sorte que la forêt occupe aujourd'hui plus du quart du territoire métropolitain. C'est en partie le résultat d'une politique volontariste qui s'est traduite notamment par la création, en 1966, de l'ONF (Office national des forêts) qui gère plus du quart du territoire forestier national. Mais les chiffres globaux cachent en réalité des modifications profondes :

- L'extension des surfaces boisées s'opère au détriment de l'activité agricole et des paysages, en raison de la déprise agricole qui est un lent mouvement d'abandon du territoire.
- La forêt dite linéaire, constituée par les arbres épars qui forment les haies (acacias, frênes), les bosquets, les vergers (pommiers, poiriers, mûriers, oliviers), les ripisylves (peupliers, aulnes), connaît un recul spectaculaire lié au remembrement, à l'urbanisation, à la déprise agricole. On estime qu'environ 100 millions d'arbres et 500 000 km en linéaire de haies ont ainsi disparu au cours des trente dernières années. Depuis le début du siècle, 3 millions d'hectares ont été transformés et il ne resterait que 1,6 million de forêt linéaire :
- Les résineux qui ne représentaient que le quart de la surface boisée au début du siècle ont gagné du terrain et représentent maintenant plus du tiers. Pins, sapins, épicéas poussent plus rapidement que les feuillus et sont donc d'un profit plus intéressant à court terme. Mais les résineux accroissent l'acidité des sols, et fragilisent l'ensemble de la forêt par leur sensibilité plus grande aux maladies et aux pollutions.

Un phénomène mal connu car moins visible, mais dont on commence à apprécier l'ampleur, concerne la diminution de la diversité biologique des sols dont le rôle dans la production primaire et dans le recyclage de la matière organique est fondamental. Un peu partout dans le monde, le fonctionnement, la structure et les propriétés des sols sont en effet modifiés par les activités humaines : pratiques agricoles,

pollutions, artificialisation due à l'urbanisation. Il en résulte en particulier :

- une recrudescence des phénomènes d'érosion dus pour partie à la déforestation, au surpâturage, à l'intensification des cultures. La perte annuelle en sols au niveau mondial serait de 5 à 7 millions d'hectares par an ;
- la salinisation qui est la conséquence de l'irrigation surtout dans les régions arides ou semi-arides ;
- le tassement qui résulte de l'utilisation d'outils agricoles trop lourds ou mal adaptés, du piétinement trop important par les animaux, des irrigations mal conduites, etc. ;
- les traitements chimiques fongicides, insecticides, etc., sur les cultures apportent de fortes pollutions en composés organiques toxiques ou en métaux lourds (Cu, As, etc.).

L'appauvrissement de la diversité et de l'activité biologique des sols ainsi que la diminution des taux de matière organique concerne pratiquement tous les sols cultivés. C'est un élément important du phénomène de *désertification* qui désigne la dégradation des terres dans les zones arides et semi-arides sous l'effet des variations climatiques et des activités humaines. Elle se manifeste à l'échelle humaine, par une réduction de la couverture végétale, ainsi qu'une diminution ou une destruction du potentiel biologique des terres et de leur capacité à supporter les populations qui y vivent.

Un phénomène général lié à l'utilisation des terres est la perte et/ou la fragmentation des habitats. Celle-ci peut avoir des conséquences importantes sur la structure des communautés biologiques.

### 4.3.3 Les introductions d'espèces et les invasions biologiques

Les migrations humaines liées ou non à la colonisation de nouveaux milieux, et dont on sait qu'elles ont été nombreuses depuis plusieurs dizaines de milliers d'années, ont entamé un processus de transfert d'espèces à l'intérieur des continents, entre les continents et les îles proches, et entre continents eux-mêmes. En effet, l'homme néolithique en se déplaçant n'a pas seulement transporté ses espèces domestiquées, mais il a également introduit un certain nombre d'espèces accompagnatrices sauvages, animales et végétales. Ainsi les îles méditerranéennes étaient peuplées avant l'arrivée de l'homme il y a 5 à 6 000 ans, par une faune endémique héritée du Tertiaire. Il y avait entre autres un éléphant nain (*Elephas falconeri*) en Sicile, et un

« lapin » (*Prolagus sardus*) en Corse et en Sardaigne. Sur une courte période de quelques milliers d'années, la totalité de cette faune a disparu, remplacée par une faune exclusivement moderne. Cette faune a-t-elle été volontairement introduite ou non ? La question reste ouverte.

### Qu'est-ce qu'une invasion biologique ?

Les phénomènes de migration volontaire ou accidentelle d'individus d'un écosystème vers un autre sont relativement fréquents. Souvent, les conditions environnementales rencontrées par les immigrants ne leur sont pas favorables de telle sorte qu'ils ne font qu'une brève apparition dans le milieu concerné. Mais dans d'autres cas l'espèce trouve tout ce dont elle a besoin, et peut alors se développer au point d'éliminer tout ou partie des espèces autochtones en profitant des ressources utilisées par ces dernières. Ces immigrants peuvent alors modifier profondément les équilibres qui s'étaient établis au cours des millénaires ainsi que les modes de fonctionnement écologique des écosystèmes récepteurs.

Ainsi, une espèce est dite envahissante lorsqu'elle colonise un écosystème où elle n'était pas présente auparavant et qu'elle y prolifère. De manière générale ces colonisations peuvent résulter de l'action de l'homme ou de déplacements aléatoires ou accidentels liés à la dynamique des populations naturelles.

Les espèces sont dites *indigènes*, *natives*, *autochtones* lorsqu'elles sont originaires de l'aire considérée. Elles sont *introduites*, *exotiques*, *exogènes* ou *allochtones* lorsqu'elles sont originaires d'une autre aire de répartition. On parle de *naturalisation* lorsqu'une nouvelle population s'est intégrée dans un milieu, c'est-à-dire qu'elle y vit et s'y reproduit.

#### a) Des introductions délibérées...

Beaucoup d'introductions délibérées ont été motivées par le souci d'accroître localement le potentiel d'espèces utiles à l'homme. Dans la plupart des régions du monde par exemple, les besoins alimentaires sont couverts par des espèces végétales et animales qui sont originaires d'autres continents.

La « découverte » de l'Amérique fut l'occasion de découvrir une agriculture très ancienne et relativement développée, basée sur trois plantes principales : le maïs, le manioc, et la pomme de terre. L'agriculture amérindienne était néanmoins diversifiée, et les Européens en tirèrent partie pour transférer dans le monde une vingtaine de plantes sud américaines : maïs, manioc, pomme de terre, tomate, citrouille, tabac, fraises, piment, haricots, etc. L'Europe bénéficiera plus tard également de plantes venues d'Amérique du Nord telles que le topinambour et le tournesol. La dinde et le canard de Barbarie profiteront aussi à l'élevage européen.

Ces transferts seront à la base de la plus grande révolution alimentaire de l'histoire. De fait, le maïs et la pomme de terre jouèrent un rôle important dans la dynamique agricole de l'Europe et la mise en œuvre de la « nouvelle agriculture » au début du XIX<sup>e</sup> siècle. Les transferts intercontinentaux joueront également un rôle dans la révolution industrielle (coton, caoutchouc) et enrichiront le stock de produits médicaux (quinine). Il est d'usage de penser que l'Europe fut le principal bénéficiaire de la découverte de l'Amérique du Sud et de ses espèces domestiques. Mais le transfert d'espèces sud américaines concerna également l'Afrique et l'Asie : hévéa, coton, sisal, cacaoyer, ainsi que les cultures vivrières qui contribueront à réduire les risques de famine et de disette : maïs, manioc, patate douce, arachide, etc. D'autre part, le continent américain a largement bénéficié du transfert du cheval, du bœuf, du porc et des volailles venus d'Europe, ainsi que du blé. D'Afrique furent importés le café et l'igname, et d'Asie le riz, la canne à sucre, le soja, le bananier, les agrumes, le cocotier, etc. Le nouveau monde ne fut donc pas le parent pauvre de ces échanges.

Les transferts intercontinentaux de végétaux et d'animaux pour améliorer la production alimentaire existent donc depuis plusieurs siècles. Ils ne sont pas achevés de toute évidence comme en témoigne, par exemple, l'introduction du kiwi il y a seulement quelques décennies. Le monde est devenu progressivement un vaste supermarché de la biodiversité. Si une espèce paraît avoir un intérêt quel qu'il soit, on essaie de l'acclimater pour en tirer profit. Mais il y a problème ! Les caractéristiques biologiques attendues chez ces espèces (croissance rapide, adaptabilité, reproduction facile), sont autant de propriétés qui en font également de bons candidats aux invasions biologiques.

Quelque 277 espèces de poissons ont été introduites en Europe. On notera que près d'un tiers de ces introductions a eu lieu dans les années 1960 et 1970 (tableau 4.2). En France, on a recensé 27 espèces

de poissons introduites, contre 31 en Grande Bretagne, 19 en Allemagne, 43 en Italie et 20 en Belgique. Plus d'un tiers de la faune piscicole actuelle est composé d'espèces introduites.

**TABEAU 4.2** NOMBRE D'ESPÈCES DE POISSONS INTRODUITES EN EUROPE PAR DÉCENNIE ET POUR QUELQUES GRANDS GROUPES TAXINOMIQUES (D'APRÈS COWX, 1997).

Décennies	Salmonidés	Corégonidés	Cyprinidés	Centrarchidés	Cichlidés	Autres	Total
< 1800			8			2	
1800-1845			1	4		3	8
1850							0
1860	2	1				1	4
1870	3		1	4		3	11
1880	11	6	2	6		5	30
1890	23		2	4		1	30
1900	3	1	1	4		3	12
1910	1			2		4	7
1920	3		1	2	1	4	11
1930	7	1	1	1		2	12
1940	4	1	3		1	3	12
1950	7	3	3	3	1	2	19
1960	12	1	27		2	9	51
1970	13	3	10	1	2	14	41
> 1980	2		8		1	6	17
<b>Total</b>	<b>91</b>	<b>17</b>	<b>68</b>	<b>31</b>	<b>8</b>	<b>62</b>	<b>277</b>

#### b) Des espèces qui « s'échappent »...

L'introduction d'espèces pour l'aquaculture est pratiquée un peu partout dans le monde. Beaucoup de ces introductions en captivité se soldent à terme par la dispersion des espèces introduites dans le milieu naturel. Ainsi, des inondations catastrophiques ont provoqué en décembre 1999 dans la région bordelaise la destruction de bassins de pisciculture contenant de l'esturgeon sibérien (*Acipenser baeri*). Des milliers d'individus de cette espèce se sont dispersés dans le bassin de la Garonne où son cousin, *Acipenser sturio* est menacé de disparition.

On s'attend à des croisements entre ces deux populations. Cet exemple est loin d'être anecdotique et constitue plutôt la règle, de telle sorte que des dizaines d'espèces aquatiques ont ainsi été introduites « accidentellement » un peu partout dans le monde. On peut également avoir la surprise aujourd'hui, sur les bords du golfe du Morbihan ou dans les marais de Guérande, de voir passer un vol d'ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*). Ces échassiers originaires de l'Afrique nord tropicale et bien connus des Égyptiens qui les momifiaient, se sont échappés d'un parc animalier et sont maintenant « naturalisés » en France.

### Les *Miconia* en Polynésie

Un des cas les plus catastrophiques d'invasions d'une plante dans des écosystèmes insulaires est celui de *Miconia calvescens* en Polynésie. Poussant jusqu'à 15 m de hauteur cet arbre est indigène des forêts humides tropicales d'Amérique centrale où il colonise les petits espaces libres en forêt. Introduit comme plante ornementale en 1937 à Tahiti, en raison de ses superbes feuilles vert foncé au dos pourpre, cet arbre s'est répandu en moins de 50 ans sur toute l'île, supplantant les forêts indigènes et formant des peuplements monotypiques denses. On la trouve actuellement sur 70% de l'île, proliférant entre 10 et 1 300 m dans des habitats variés. La croissance végétative rapide (jusqu'à 1,5 m par an), la maturité précoce (4 à 5 ans), l'auto-pollinisation, les fruits et les graines prolifiques, la dispersion active des bulbes charnus par les oiseaux frugivores introduits, font de cette espèce un colonisateur et un concurrent particulièrement agressif pour les espèces insulaires indigènes.

Cette plante modifie la structure et la composition de la végétation indigène, et change d'autres processus de l'écosystème (régime de la lumière, de l'eau, cycle des éléments nutritifs du sol, etc.) *Myconia* s'est répandue dans les îles voisines où des campagnes d'information et des efforts de lutte intensive ont contribué à donner un coup d'arrêt à son expansion. Le processus de dispersion continue néanmoins sur d'autres îles où les graines de *Myconia* sont introduites accidentellement dans le sol des plantes en pot qui proviennent de Tahiti.

### c) *Les introductions fortuites ou « accidentelles »... la roulette écologique*

C'est probablement le développement du commerce international qui est maintenant à l'origine d'une circulation sans précédent de milliers d'espèces végétales et animales à travers le monde, ainsi que de nombreux micro-organismes. Sa libéralisation entraîne la multiplication des routes commerciales dans le monde, situation qui accentue les risques d'invasions.

L'utilisation de l'eau comme ballast depuis les années 1880 fut aussi le début de la mise en place non intentionnelle d'un vaste réseau d'échanges floristiques et faunistiques entre des aires biogéographiques qui étaient restées isolées jusque-là. Les cargos transportent en effet de grandes quantités d'eau marine ou saumâtre qu'ils prélèvent dans un port pour les relarguer dans un autre. Cette eau contient de nombreux organismes planctoniques ainsi que les stades planctoniques d'organismes benthiques. C'est un des moyens les plus importants de dispersion transocéanique d'organismes aquatiques.

En échantillonnant le ballast de 159 cargos en provenance du Japon dans la baie de Coos (Orégon) on a trouvé 367 espèces identifiables appartenant à la plupart des groupes marins. Tous les groupes trophiques étaient représentés. Toutes ces espèces ne se naturaliseront pas mais en fonction des circonstances, certaines s'installeront dans de nouveaux milieux. Il en résulte que beaucoup de baies, d'estuaires, de lagunes et de lacs sont actuellement le siège d'apports répétés d'espèces dont les facultés d'adaptation, ainsi que le rôle et l'impact écologiques ne sont pas toujours prévisibles. C'est ce que certains ont appelé la « roulette écologique ».

L'exemple des Grands lacs d'Amérique du Nord est également symptomatique. Au cours du siècle dernier, le nombre d'espèces exotiques s'est accru considérablement. On estime que depuis 1970 environ 75 % d'entre elles proviennent de l'eau contenue dans les ballasts des bateaux transocéaniques arrivant d'Eurasie. Qui plus est, la majorité de ces espèces est native de la région ponto-caspienne (mers d'Azov, Caspienne, Noire).

#### **4.3.4 La surexploitation**

La littérature scientifique abonde en descriptions et en imprécations sur les effets de la surexploitation des ressources vivantes, et les extinctions d'espèces qui en résultent. Il est vrai que l'homme a pourchassé et détruit de nombreuses espèces ou tout au moins mis leur



existence en danger. On peut tout aussi bien mentionner le bison européen et diverses espèces de cétacés qui ont failli disparaître, que le pigeon migrateur américain ou le dodo de l'île Maurice qui, eux, ont disparu. La liste des espèces de vertébrés en danger est longue, que ce soit le tigre, le panda, le rhinocéros ou nombre de mammifères marins. Dans certains cas il s'agissait de satisfaire les besoins alimentaires ou domestiques. Dans d'autres, la chasse intempestive ou la recherche de profits sont en accusation. Ainsi, l'industrie de la fourrure a conduit à la destruction de nombre d'espèces sauvages, dont des grands prédateurs (panthère, ocelot, loup, renard, etc.). Dans un domaine différent mais moins connu, les collectionneurs (coquillages, insectes, orchidées, etc.) font commerce d'espèces rares et mettent en danger certaines populations d'espèces endémiques.

### Le grand pingouin

Le grand pingouin (*Pinguinus impennis*) est un oiseau de mer, excellent nageur mais maladroit sur la terre. Des centaines de milliers d'individus vivaient dans la région de l'Atlantique Nord où ils ont été chassés pour leurs plumes au XVIII<sup>e</sup> et au XIX<sup>e</sup> siècles. Le dernier spécimen a été tué en Islande en 1844.

On a cru pendant longtemps que cet oiseau adapté au froid avait abandonné les côtes européennes avec le réchauffement climatique pour gagner les îles de l'Atlantique Nord. Mais des fouilles récentes ont montré qu'il était bien adapté au climat tempéré puisqu'il était encore présent au Pays basque vers – 2000 avant J.-C. Il paraît maintenant évident que cet animal incapable de voler, et donc très vulnérable, était recherché pour sa chair par les hommes préhistoriques et qu'il a en réalité été chassé de son aire de nidification. Réfugiés sur des îlots de l'Atlantique Nord il y a été pourchassé jusqu'à sa disparition.

La pression exercée sur les écosystèmes océaniques et leurs ressources est aujourd'hui en augmentation. Parmi les 200 stocks les plus importants de poissons qui représentent 77 % des captures, 35 % sont actuellement surpêchés. Les espèces de poissons marins benthiques de l'Atlantique Nord (morue, aiglefin, merlan, etc.) ont beaucoup souffert d'une pêche trop intensive pendant des dizaines d'années, au point

d'amener la disparition de certaines pêcheries. Les chaluts qui sont utilisés pour les pêcher détruisent en outre les fonds et capturent des quantités importantes d'espèces sans valeur commerciale.

La situation est sérieuse pour les milieux littoraux à cause de la destruction des écosystèmes côtiers et des pollutions. Environ 50% des écosystèmes de mangrove, par exemple, ont été transformés ou détruits. Les coraux sont particulièrement touchés par l'exploitation intensive de leurs ressources vivantes ainsi que par les modifications du milieu côtier : changements dans l'utilisation des terres qui entraîne l'érosion et une diminution de la transparence des eaux, lessivages des engrais et rejets domestiques, pollutions par pesticides ou par des produits pétroliers, etc. Il faut mentionner également le tourisme qui dégrade les peuplements coralliens par des prélèvements intempestifs et favorise la recrudescence de maladies. Sans oublier les conséquences d'El Niño qui ont provoqué ces dernières années une élévation de la température responsable d'un phénomène appelé le blanchissement (expulsion des zooxanthelles qui vivent en symbiose avec les coraux).

Un autre domaine qui a été fortement médiatisé, concerne la destruction des forêts tropicales. La perte de milliers d'hectares chaque année est le résultat de deux activités bien spécifiques :

- L'exploitation du bois pour l'exportation. Trop souvent des pratiques très destructives pour l'écosystème, mais moins onéreuses pour l'exploitant forestier, sont utilisées pour accéder aux essences recherchées.
- La recherche de zones agricoles et de pâturages qui conduit à détruire par le feu de vastes surfaces de forêt. Ces pratiques sont fréquentes dans diverses régions du monde.

#### **4.3.5 Quelques exemples d'actions combinées des activités humaines sur la dynamique de la diversité biologique**

Très souvent, l'érosion de la diversité biologique résulte de l'action combinée de plusieurs facteurs qui peuvent agir en synergie. Les deux exemples suivants illustrent cet état de fait.

##### *a) La disparition des poissons Cichlidés du lac Victoria*

L'une des conséquences souvent dénoncées des introductions est l'élimination d'espèces indigènes par les espèces introduites. De nombreuses recherches constituent de véritables notices nécrologiques

d'espèces disparues sans que l'on sache toujours quel a été le rôle de l'espèce introduite. La disparition est en effet souvent le résultat de l'action simultanée de divers facteurs qui peuvent avoir un effet synergique. Un exemple bien connu est celui du lac Victoria en Afrique de l'Est. À la fin des années 1950 un grand poisson prédateur le *Lates niloticus* ou « capitaine » y a été introduit. Présent dans les grands bassins fluviaux du Sénégal au Nil, ainsi qu'au Zaïre, c'est une espèce recherchée pour la consommation ainsi que pour la pêche sportive. Le lac Victoria hébergeait alors quelques centaines d'espèces de poissons de la famille des Cichlidés qui constituaient à un réseau trophique très complexe. Au cours des années 1980, le développement des populations de *Lates* s'est clairement accompagné de la quasi-disparition des dizaines d'espèces de Cichlidés qui consommaient du phyto et du zooplancton. Par la suite, de nombreuses autres espèces, qu'elles appartiennent ou non à la famille des Cichlidés, se sont également raréfiées. Sur le plan du fonctionnement de l'écosystème et de ses réseaux trophiques les nombreux poissons autochtones ont été remplacés par deux espèces indigènes seulement : la crevette détritivore *Cerioderma nilotica*, et un poisson se nourrissant de zooplancton, le cyprinidé *Rastrineobola argentea*. Ces deux espèces se sont abondamment développées et servent de nourriture aux larves et aux juvéniles de *Lates* depuis la disparition des Cichlidés. Les relations alimentaires entre espèces de l'écosystème lac Victoria se sont donc extrêmement simplifiées, et le cannibalisme y joue un rôle important : les grands *Lates* se nourrissent de leurs jeunes. Ces observations ont donc conduit la communauté scientifique à stigmatiser l'introduction du *Lates niloticus*, considéré comme responsable d'un désastre écologique. On a parlé à ce propos de la destruction d'un véritable laboratoire pour l'étude de l'évolution car les centaines d'espèces de Cichlidés endémiques étaient un excellent modèle de spéciation en cours. Cependant, d'autres recherches ont insisté sur la modification des conditions de vie dans le lac Victoria, conséquence du développement des activités agricoles et de l'urbanisation en amont du lac. Le lessivage des engrais est à l'origine d'un processus d'eutrophisation, qui se manifeste par un développement algal plus important, une réduction de la transparence des eaux, et une déoxygénation des eaux du fond : autant de facteurs susceptibles de perturber dramatiquement la reproduction des Cichlidés. L'introduction dans les années 1970 de nouveaux engins de pêches par dragage (les chaluts benthiques) a également fragilisé les populations de Cichlidés qui se reproduisent pour la plupart sur le fond du lac. Enfin, depuis quelques années le lac Victoria est envahi par la

jacinthe d'eau qui modifie elle aussi l'écosystème. Les conséquences sur la faune lacustre de l'introduction d'un grand prédateur comme le *Lates*, s'inscrivent donc dans un contexte plus général de modifications du milieu par les activités humaines. Sans nier l'effet du prédateur, il est probable qu'il a été d'autant plus important que les populations de poissons du lac Victoria étaient aussi fragilisées par d'autres perturbations.

### b) La mer Méditerranée

Les observations réalisées au cours des dernières décennies mettent en évidence des changements dans la diversité biologique de la mer Méditerranée qui sont le résultat de plusieurs facteurs conjugués :

- Une augmentation de la température de l'eau. Elle est particulièrement bien documentée pour la mer Ligure qui est en principe la zone la moins chaude de la Méditerranée. La présence d'espèces marines d'eau chaude a fortement augmenté depuis 1985 dans cette zone.
- L'ouverture du canal de Suez en 1869, long de 163 km, a été à l'origine d'un important mouvement d'échanges entre la mer Rouge et la Méditerranée qui constituaient deux provinces biogéographiques séparées depuis près de 20 millions d'années. Près de 300 espèces de la mer Rouge et de l'océan Indien ont ainsi pénétré en Méditerranée orientale et s'y sont installées. On estime que 60 % de ces espèces ont été introduites depuis 1970. Ceci constitue l'invasion biologique la plus spectaculaire en milieu marin dans le contexte biogéographique actuel. Ce flux a été presque exclusivement unidirectionnel, très peu d'espèces ayant migré de Méditerranée vers la mer Rouge. Les « migrants lessepsiens » représentent maintenant environ 4 % de la diversité spécifique de la Méditerranée, et 10 % de la diversité sur la côte levantine. La plupart des espèces impliquées par ces échanges sont des espèces benthiques et démersales, notamment des algues, des mollusques, des crustacés, des poissons.
- Des introductions « accidentelles ». On ne peut passer sous silence l'une des invasions biologiques les plus médiatisées en France : l'expansion de l'algue d'origine tropicale *Caulerpa taxifolia* le long du littoral méditerranéen. Introduite accidentellement au large de Monaco, cette algue du Pacifique s'est rapidement adaptée à son nouvel habitat. Elle s'y est même développée à une vitesse inconnue dans son milieu d'origine et a essaimé sur les côtes italiennes et françaises.

## Chapitre 5

# Diversité biologique et fonctionnement des systèmes écologiques

De manière schématique, les écologistes étudient trois grands types de processus mettant en jeu le monde vivant à l'intérieur des écosystèmes au travers :

- des liens de dépendance alimentaire entre groupes d'organismes (*chaînes alimentaires ou réseaux trophiques*) ;
- du rôle des espèces dans la dynamique des *cycles biogéochimiques* ;
- et de la *production biologique*, c'est-à-dire la capacité à produire de la matière vivante et donc à accumuler de l'énergie au sein d'un écosystème.

Le défi auquel ils sont confrontés est de déterminer dans quelle mesure chacune des espèces présentes dans un écosystème agit individuellement ou collectivement sur le fonctionnement général, que ce soit au niveau des flux biogéochimiques ou celui de la productivité biologique.

## 5.1 LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE : UN SYSTÈME DYNAMIQUE

Le rôle de la diversité biologique dans un écosystème s'apprécie à trois niveaux d'intégration :

- La **diversité intraspécifique** qui concerne la variabilité génétique des populations. Héritage de l'histoire de l'espèce, elle constitue une richesse distribuée entre individus pour répondre aux changements de l'environnement.
- La **diversité des espèces**, vue sous l'angle de leurs fonctions écologiques au sein de l'écosystème. Il existe une grande variété de formes, de tailles, et de caractéristiques biologiques parmi les espèces. Mises en jeu individuellement ou par groupes au sein des réseaux trophiques ces propriétés ont une influence sur la nature et l'importance des flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème. Les interactions entre espèces, considérées non seulement sous l'angle de la compétition mais également sous celui du mutualisme et des symbioses, apportent une contribution intégrée de la diversité biologique à la dynamique des écosystèmes.
- La **diversité des écosystèmes** qui correspond à la variété et à la variabilité temporelle des habitats. On considère généralement que la

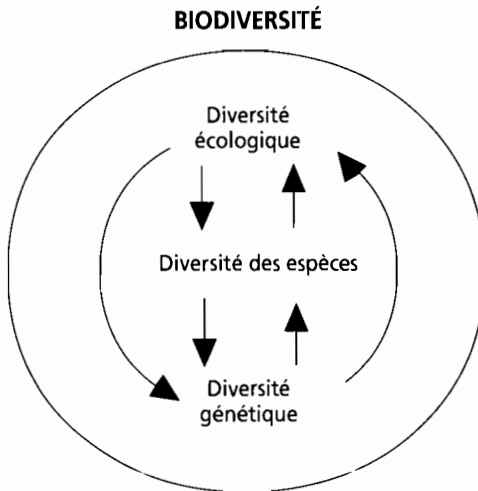


Figure 5.1 Le concept de biodiversité concerne l'ensemble des interactions entre la diversité des espèces, leur diversité génétique et la diversité des systèmes écologiques (d'après di Castri & Younés, 1995)

richesse en espèces est fonction de la diversité des habitats et du nombre de niches écologiques potentiellement utilisables. Les écosystèmes, grâce à leur diversité biologique, jouent un rôle global dans la régulation des cycles géochimiques (fixation, stockage, transfert, recyclage des éléments nutritifs, etc.) et du cycle de l'eau.

La diversité biologique, au sens écologique du terme, est donc un moteur d'interactions au sein et entre les niveaux d'organisation du monde vivant comme avec l'environnement physico-chimique qu'il fait évoluer (fig. 5.1). Les activités des écosystèmes, tels que les flux de matière et d'énergie, sont ainsi sous le contrôle réciproque des processus physico-chimiques et des processus biologiques.

## 5.2 FONCTIONS DES ESPÈCES DANS LES ÉCOSYSTÈMES

Les espèces diffèrent les unes des autres dans la manière dont elles utilisent et transforment les ressources, dans leur impact sur l'environnement physico-chimique, et dans leurs interactions avec les autres espèces. On les caractérise par leur *niche écologique* (voir encadré).

### Niche écologique

L'écologiste américain Odum définit la niche d'une espèce comme étant son rôle dans l'écosystème : « l'habitat d'une espèce est son adresse, la niche est sa profession ». La niche correspond non seulement à la place de l'espèce dans le réseau trophique, mais également à son rôle dans le recyclage des nutriments, à son effet sur l'environnement biophysique, etc.

### 5.2.1 Les espèces clés

Le concept d'espèce clé postule que certaines espèces sont plus importantes que d'autres dans le réseau des interactions d'un écosystème. L'espèce clé serait, par exemple, celle dont la perte provoquerait des changements importants dans la structure et le fonctionnement général.

On distingue ainsi les *prédateurs clés* qui sont des espèces dont la présence limite fortement celle des autres. À cette catégorie appartient,

par exemple, les poissons planctivores (ils limitent l'abondance, voire la présence de zooplancton de grande taille dans les lacs) ou les grands prédateurs terrestres (leur disparition en Europe a eu pour conséquence la prolifération de ravageurs des cultures). À l'opposé, les *mutualistes clés* sont des organismes directement ou indirectement nécessaires au maintien d'autres populations. Par exemple, l'abondance des fécondations chez les plantes dépend souvent de la présence d'une faune variée de pollinisateurs (essentiellement des insectes).

### **Diversité biologique et dissémination des végétaux tropicaux**

Un aspect particulier de la diversité biologique au sein des écosystèmes forestiers, est d'assurer la dissémination des végétaux grâce à une multitude de systèmes de dispersion des graines utilisant des animaux comme vecteurs. La *zoochorie* est le mode de dispersion le plus répandu dans les forêts tropicales humides. En Guyane, 80% des espèces de plantes produisent des fruits zoochores qui font intervenir 72 espèces d'oiseaux sur 575, et 36 espèces de mammifères (dont 23 chiroptères) sur 157. Pour chaque espèce végétale, la dissémination dépendra des habitudes alimentaires des animaux vecteurs, de leurs parcours, des zones de repos, etc. Beaucoup de plantes à grosses graines sont tributaires d'animaux de grande taille comme les singes, et les gros oiseaux (toucans, agamis) pour leur dissémination. La disparition de ces animaux, souvent chassés, peut donc avoir pour conséquence une réduction de la diversité végétale.

## **5.2.2 Les organismes ingénieurs**

Ce sont des organismes qui contrôlent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour les autres espèces en provoquant des changements dans l'état physique de leur environnement. Les *ingénieurs autogènes* modifient l'environnement du fait de leur propre structure physique. C'est le cas des arbres et des coraux qui, du fait de leurs structures physiques, créent des habitats pour d'autres espèces. Les *ingénieurs allogènes* modifient l'environnement en transformant sa structure. Ainsi, le castor, en coupant des arbres pour construire des barrages,



modifie l'hydrologie et l'écologie des rivières. D'autres exemples d'ingénieurs allogènes sont les termites, les fourmis et les vers de terre qui creusent et mélangent les sols, modifient leur composition organique et minérale, ainsi que le cycle des éléments nutritifs et le drainage.

### 5.2.3 Groupes fonctionnels : complémentarité et redondance

Il n'est pas toujours possible de déterminer précisément la contribution relative de chacune des espèces aux processus écologiques. On appelle « *groupes fonctionnels* » des ensembles d'espèces exerçant une action comparable sur un processus déterminé ou répondant de manière similaire à des changements des contraintes externes. C'est, par exemple, l'ensemble des espèces qui exploitent la même catégorie de ressources alimentaires, ou l'ensemble des espèces intervenant sur certains grands cycles biogéochimiques (azote, carbone, etc.).

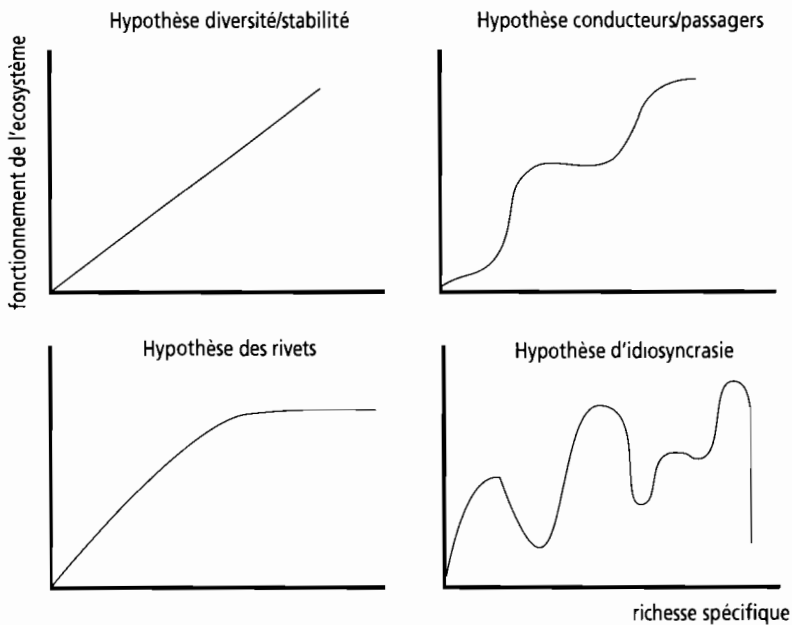
Une fonction peut être assurée par une seule espèce ou un nombre limité d'espèces dans un écosystème. Elle l'est parfois par un grand nombre d'espèces dans un autre écosystème. On parle de *redondance fonctionnelle*, lorsque plusieurs espèces occupent la même niche spatiale où elles assurent des fonctions similaires, même si leur importance relative peut varier.

## 5.3 HYPOTHÈSES CONCERNANT LE RÔLE DES ESPÈCES DANS LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

Quelle est la contribution des différentes espèces aux flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes, ainsi qu'aux mécanismes de maintien et de régénération de ces écosystèmes ? Plusieurs études ont montré que des écosystèmes ayant des communautés biologiques différentes présentaient néanmoins des similarités importantes sur le plan du fonctionnement écologique. Cela signifie à la fois que les espèces peuvent jouer un rôle spécifique, mais que différentes espèces peuvent remplir cette même fonction.

Diverses hypothèses ont été proposées pour expliquer les relations entre la nature et la richesse des espèces présentes dans un écosystème, et leur participation au fonctionnement de cet écosystème (fig. 5.2) :

1. Selon l'*hypothèse diversité-stabilité* la productivité des systèmes écologiques, ainsi que leur aptitude à réagir à des perturbations,



**Figure 5.2** Exemples de quelques hypothèses concernant les relations entre diversité biologique et fonction des écosystèmes

s'accroît régulièrement lorsque le nombre d'espèces dans le système augmente. Autrement dit le flux d'énergie dans des réseaux trophiques se maintiendra d'autant mieux qu'il y aura un grand nombre de liaisons interspécifiques. Si certaines liaisons sont rompues suite à la disparition d'une ou plusieurs espèces, d'autres liaisons pourront s'établir et se substituer à celles qui ont disparu. Le corollaire est que les fonctions écologiques des différentes espèces se chevauchent de telle sorte que si une espèce disparaît, la fonction qu'elle assumait peut-être compensée par d'autres.

**2. L'hypothèse des « rivets »** procède par analogie. Sur une aile d'avion il y a plus de rivets que nécessaire pour assurer l'intégrité de l'aile. La suppression progressive de rivets peut entraîner, au-delà d'un certain seuil, un effondrement brutal de l'aile. De même, la capacité d'un écosystème à absorber des modifications de la richesse spécifique décroît au fur et à mesure que certaines espèces disparaissent, même si les performances de l'écosystème demeurent en apparence inchangées. Selon cette hypothèse chaque espèce joue un rôle dans l'écosystème,

et chaque disparition affaiblit progressivement l'intégrité du système. À partir d'un certain seuil, il y a altération significative du fonctionnement de l'écosystème.

Cette hypothèse, comme la précédente, privilégie la redondance fonctionnelle mais reconnaît l'existence de fonctions spécialisées. En pratique, une fonction écologique ne disparaît pas avant que toutes les espèces qui y contribuent n'aient été éliminées de l'écosystème.

**3. L'hypothèse « conducteurs et passagers »** est une alternative à la précédente qui part du principe que toutes les espèces ne jouent pas un rôle équivalent. Beaucoup d'espèces sont superflues (les passagers) alors que quelques-unes seulement (les conducteurs) jouent un rôle essentiel pour maintenir l'intégrité de l'écosystème. Ces espèces qui ont une fonction écologique plus importante que d'autres sont, par exemple, des ingénieurs écologiques ou des espèces clés. C'est leur présence ou leur absence qui détermine la stabilité d'une fonction écologique.

**4.** Une dernière hypothèse (dite *d'idiosyncrasie*) considère la possibilité d'absence de relation entre la composition spécifique et les fonctions de l'écosystème. Ces dernières changent quand la diversité biologique change, mais l'importance et la direction de ces changements ne sont pas prévisibles, car le rôle de chacune des espèces ne l'est pas et peut varier d'un milieu à l'autre.

## 5.4 LES RELATIONS DE VOISINAGE ENTRE ESPÈCES

Outre les relations de mangeurs à mangés, il existe toute une gamme de relations de coopération entre espèces, qui vont de la compétition au mutualisme et au parasitisme.

### 5.4.1 La compétition

Il s'agit de la lutte de deux ou plusieurs espèces pour l'utilisation d'une même ressource qui peut être de l'espace ou de la nourriture. Une population d'une espèce qui possède un avantage compétitif dans l'appropriation d'une ressource, s'assure du contrôle de cette ressource et élimine les populations d'autres espèces appartenant au même peuplement. C'est le principe de *l'exclusion compétitive*. Il peut y avoir, par exemple, compétition entre les plantes pour la lumière : dans une forêt, les espèces vont croître en hauteur le plus rapidement possible pour capter plus de lumière.

### 5.4.2 Les relations de coopération : commensalisme et symbiose

Si les écologistes ont beaucoup mis l'accent sur la compétition entre espèces, ils s'intéressent aussi aux relations de coopération. En effet, les Procaryotes fonctionnent rarement de manière individuelle dans l'environnement et entretiennent souvent des relations de nature mutualiste ou symbiotique avec des organismes Eucaryotes. Selon le degré de dépendance, on distingue :

- Le *commensalisme* qui est une relation dans laquelle une espèce tire profit de l'association alors que l'autre n'y trouve ni avantage ni inconvénient. C'est le cas pour les plantes épiphytes comme les orchidées, ou les animaux qui se fixent sur les coquilles des mollusques, ou encore les insectes qui vivent dans les terriers des rongeurs ou les nids d'oiseaux.
- Le *mutualisme* qui est une association à bénéfices réciproques entre deux espèces qui peuvent néanmoins mener une vie indépendante. L'un des partenaires joue un rôle qui peut être assimilé à un service pour son associé et reçoit en retour une « récompense » et trouve un intérêt à cette association (l'arbre et ses mycorhizes).
- On parle le plus souvent de *symbiose* lorsqu'il s'agit d'une association apparemment obligatoire et indissoluble entre deux espèces. Actuellement, chacun des grands types d'écosystèmes possède son cortège d'associations symbiotiques, ce qui apparaît comme l'expression de solutions adaptatives à des milieux divers. On en trouve des exemples aussi bien dans les bactéries du tube digestif des vertébrés que dans les récifs coralliens où les madrépores renferment dans leurs tissus des algues unicellulaires, les zooxanthelles, qui vivent en symbiose avec les polypes, leur fournissant diverses substances organiques qu'elles produisent par photosynthèse.

Les lichens sont un bon exemple d'association symbiotique. Le partenaire photosynthétique est une cyanobactérie ou une algue verte (85 % des cas). L'autre partenaire est le plus souvent un champignon ascomycète (famille dont font aussi partie la truffe et la morille). Alors que l'algue assure la synthèse des composés carbonés, les champignons offrent un substrat protecteur à l'algue et facilitent probablement son alimentation en eau et en sels minéraux. Les lichens ont colonisé presque tous les habitats terrestres, y compris les plus hostiles, que ce soit les côtes rocheuses ou les sommets des montagnes, en passant par les déserts arides. Ils constituent la biomasse terrestre dominante sur le continent Antarctique. On les a qualifiés de « *success*

*story* » évolutive. La clé de la survie des lichens dans des environnements climatiques extrêmes réside dans leurs capacités à survivre, en état de dormance, à un stress hydrique sévère, et à rétablir rapidement leur activité métabolique lors de leur réhydratation.

### 5.4.3 Le parasitisme

Le *parasitisme* est une forme de relation dans laquelle un organisme (le parasite) tire profit de l'hôte. Les parasites détournent à leur profit une partie des ressources normalement destinées à la croissance, la survie et la reproduction des hôtes. Bien qu'ils soient le plus souvent invisibles, les parasites n'en sont pas moins omniprésents. Ils sont extrêmement nombreux, au point que l'on se demande, aujourd'hui, s'il n'y a pas davantage d'espèces parasites que d'espèces libres.

La relation hôte/parasite peut se schématiser par un face-à-face qui met en jeu deux processus : d'une part la probabilité de rencontre et d'autre part la compatibilité entre les partenaires. L'hôte, comme le parasite, joue sur les deux tableaux.

Dans le couple hôte/parasite, le parasite essaie en permanence d'inventer des adaptations qui lui permettent de rencontrer son hôte, alors que ce dernier s'ingénie à trouver des adaptations pour ne pas rencontrer le parasite ou pour lui rendre la vie difficile. Ils ont donc un besoin constant de renouveler leur diversité génétique. Chez les parasites ce renouvellement se fait par mutation (exemple du virus du sida), par transfert de gènes (cas du virus de la grippe) et par recombinaison génétique.

Des recherches récentes ont montré que les gènes du parasite peuvent s'exprimer dans le phénotype de l'hôte et par conséquent, modifier certains caractères de ce dernier. Cette « manipulation » permet au parasite, soit de modifier le comportement de l'hôte en vue d'assurer sa transmission, soit de déprimer le système immunitaire de l'hôte en vue d'augmenter sa probabilité de survie.

Un exemple de manipulation est celui des gammares qui sont de petits crustacés aquatiques transmettant de nombreux parasites aux oiseaux lorsque ces derniers les ingèrent. Ces gammares ont un comportement différent selon qu'ils sont ou non parasités. Les gammares sains se réfugient au fond des mares à l'approche des oiseaux prédateurs, alors que les gammares parasités s'agitent de façon désordonnée à la surface où ils sont consommés. On pense que ce comportement serait la conséquence d'un neuromédiateur libéré par le parasite au voisinage des centres nerveux du gammare.

Quand l'hôte est parasité, le système immunitaire entre en jeu, cherchant à éliminer le parasite. L'hôte devient alors un tueur potentiel et le parasite pour survivre devra à son tour développer des stratégies alternatives : échapper à la surveillance immunitaire ou se développer plus vite qu'elle ne tue. Ainsi s'engagent à travers de nombreuses générations, de véritables « courses aux armements ». Il y a co-évolution, c'est-à-dire qu'à chaque invention de l'un répond une invention de l'autre.

Les parasites peuvent également être la cause d'une sélection des traits de vie de l'hôte : maturité sexuelle plus précoce permettant à l'hôte de se reproduire avant que le parasite n'exerce son effet pathogène ; importance de la descendance, fréquence et durée des périodes de reproduction, etc.

De nombreuses espèces d'hyménoptères ont également mis au point des stratégies parasitaires élaborées vis-à-vis d'autres insectes. Elles déposent leurs œufs à l'intérieur du corps d'une chenille. Les larves éclosent et se développent aux dépens de l'hôte ainsi parasité, qui est comparable à un garde-manger qu'il faut maintenir en état de conservation jusqu'à la fin du développement des larves. Pour contourner les défenses immunitaires des individus parasités, certains hyménoptères manipulent la physiologie de l'hôte. Une stratégie originale consiste, par exemple, à introduire des particules virales dans le corps de l'hôte chez lequel elles provoquent des modifications de la croissance et du développement et détournent le pouvoir immunitaire.

Les organismes parasites, ou pathogènes, jouent souvent un rôle équivalent à celui des prédateurs en ce qui concerne le contrôle des populations, et la structure des communautés. Ils peuvent avoir des effets directs ou indirects sur l'état physiologique ou la viabilité des hôtes. Ainsi, on observe souvent une baisse significative de la fécondité des animaux parasités. Dans le cas du lagopède d'Écosse, un nématode parasite de l'appareil digestif serait responsable de l'effondrement périodique des populations comme l'ont montré des observations à long terme. Il réduit la fécondité des femelles et les rend plus vulnérables aux prédateurs.

Le parasitisme intervient également pour limiter la présence de certaines espèces dans un écosystème donné. Ainsi, aux États-Unis, le cerf de Virginie est parasité par un petit nématode, *Elasphostrongylus tenuis*, qui ne lui cause pas de dommages majeurs. En revanche, ce même parasite est fortement pathogène pour d'autres espèces d'ongulés telles que l'élan ou le caribou. Ces derniers sont sujets à de fortes mortalités lorsqu'ils cherchent à envahir le territoire du cerf de Virginie qui est ainsi protégé de la compétition avec des espèces proches. Il est possible que de telles situations soient plus fréquentes qu'on ne le pense.

### Interactions durables

L'écologie des interactions durables, c'est-à-dire l'étude des interactions parasite-hôte-environnement, a émergé au début des années 1980, à partir du constat que les parasites jouaient un rôle majeur dans le fonctionnement et l'évolution de la biosphère. Dans les systèmes hôtes-parasites, deux organismes aux informations génétiques différentes vivent ensemble, souvent l'un dans l'autre. Les informations génétiques de chacun des partenaires s'expriment ainsi côte à côte et durablement. D'où le concept d'interaction durable, opposé à celui d'interaction instantanée telle qu'elle s'exprime dans les relations proies-prédateurs.

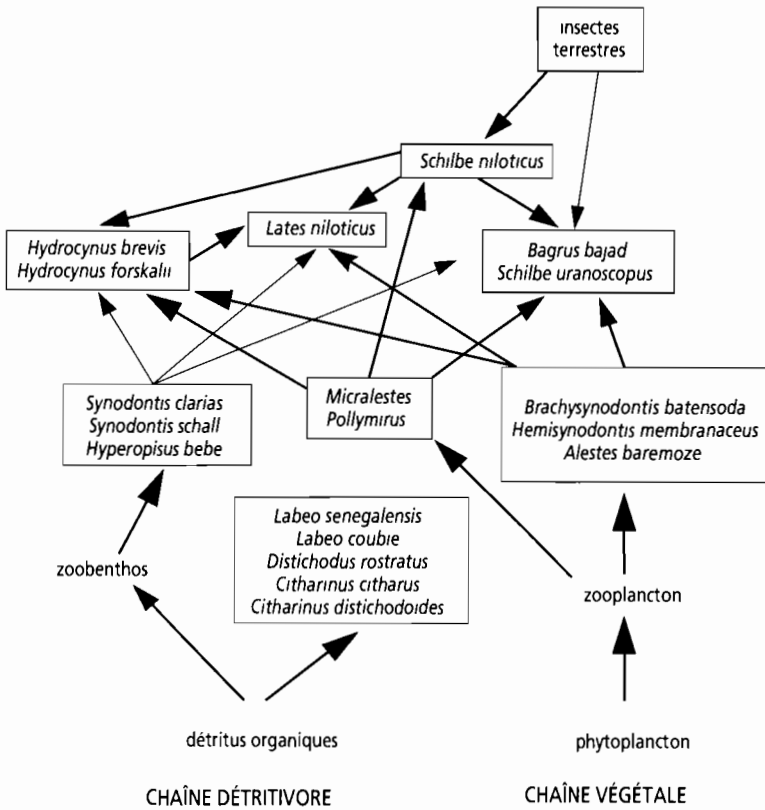
## 5.5 CHAÎNES ET RÉSEAUX TROPHIQUES

La nature des relations trophiques qui s'établissent entre les espèces vivant dans un écosystème, et leur intensité, joue un rôle central dans la circulation de la matière et de l'énergie. Leur compréhension est au centre des théories écologiques.

En schématisant, les liens de dépendance d'organismes, qui mangent les uns avant d'être mangés par les autres, constituent une *chaîne alimentaire* ou *chaîne trophique* qui décrit de manière très simplifiée la circulation de la matière ou de l'énergie entre différents niveaux, depuis les producteurs autotrophes jusqu'aux consommateurs terminaux. La réalité est bien entendu plus complexe. Les *réseaux trophiques* décrivent les multiples interactions entre les espèces, soit dans un rapport de mangeur à mangé, soit dans un rapport de compétition pour utiliser les mêmes ressources.

### 5.5.1 Producteurs-consommateurs-décomposeurs : flux de matière et d'énergie

Dans un écosystème les organismes *autotrophes* synthétisent leur propre substance organique grâce à l'énergie chimique ou l'énergie lumineuse, en utilisant des substances minérales qu'ils puisent dans le milieu. Ces « *producteurs primaires* » sont de manière générale tous les végétaux ainsi que des bactéries et des protistes. Ils servent de nourriture à des « herbivores » eux-mêmes consommés par des « carnivores ». Tous les animaux, ainsi que des champignons et des



**Figure 5.3** Représentation simplifiée des chaînes et réseaux trophiques du lac Tchad aboutissant aux communautés ichthyologiques.

bactéries, qui se nourrissent de matière organique vivante ou détritifique sont des organismes *hétérotrophes*. Après la mort des organismes la matière organique est recyclée par des *décomposeurs* qui la transforment en éléments minéraux simples, de nouveau assimilables par les végétaux.

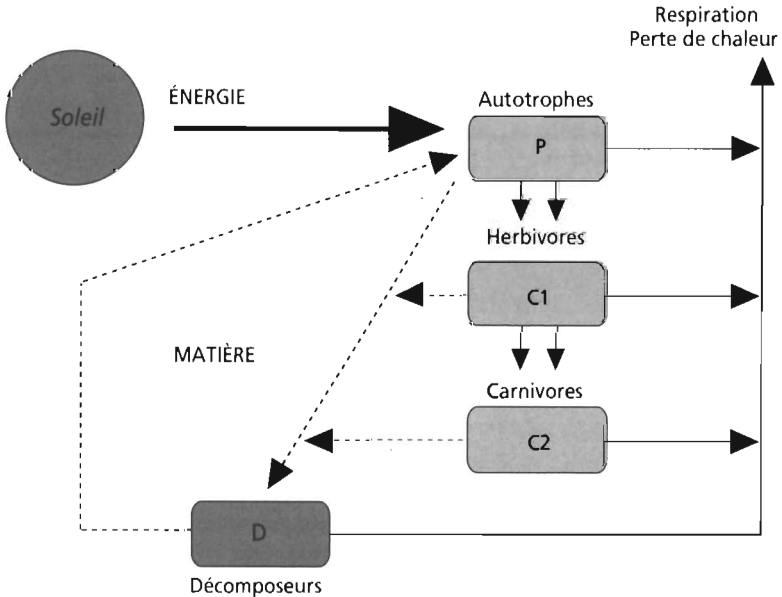
La diversité métabolique est plus grande chez les Procaryotes que chez les Eucaryotes. Il existe des espèces phototrophes qui utilisent la lumière solaire comme source d'énergie, comme les cyanobactéries ainsi que des espèces chimiotrophes qui puisent leur énergie dans les substances chimiques de leur milieu. La découverte des bactéries dans les sources hydrothermales des profondeurs de l'océan a mis en évidence que, dans ces écosystèmes totalement originaux, les bactéries assument le rôle de



producteurs primaires de matière organique en tirant leur énergie de l'oxydation de composés soufrés (bactéries sulfo-oxydantes) et du méthane. Diverses études ont confirmé depuis l'importance de la chimiosynthèse comme générateur de vie dans l'océan.

*Les éléments minéraux nécessaires à la production de matière vivante sont virtuellement indestructibles. En théorie, ils sont recyclés en permanence dans l'écosystème. En revanche, l'énergie biochimique accumulée dans la matière vivante des autotrophes se dissipe progressivement pour entretenir le métabolisme et assurer la reproduction des organismes hétérotrophes. C'est la raison pour laquelle on parle de manière schématique de cycle pour la matière, et de flux pour l'énergie (voir fig. 5.4).*

La matière (les sels minéraux) et l'énergie biochimique circulent ainsi en permanence des producteurs primaires vers les herbivores et les carnivores, ainsi que vers les décomposeurs. Pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème il faut connaître les processus d'échange, de transformation, et d'accumulation à travers les formes vivantes.



**Figure 5.4** Schéma simplifié des flux de matière et d'énergie dans les chaînes alimentaires.

### 5.5.2 Les théories « top-down » et « bottom-up »

De manière conventionnelle, les réseaux trophiques ont longtemps été considérés comme des chaînes linéaires dans lesquelles les flux d'éléments nutritifs vont des producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs. Dans ce contexte, il est logique de penser que la compétition entre producteurs primaires pour l'utilisation des éléments nutritifs joue un rôle majeur dans la régulation des populations. C'est la théorie du contrôle des communautés par les ressources (*contrôle « bottom-up »*).

Mais de nombreux écologistes ont apporté la démonstration qu'il y a également un effet inverse et que le fonctionnement d'un écosystème est fortement contraint par la prédation exercée par les niveaux supérieurs sur les niveaux trophiques inférieurs (*contrôle « top-down »*). En milieu aquatique, par exemple, la prédation des poissons sur les invertébrés a un impact considérable sur la structure en taille et sur la composition spécifique du zooplancton et du zoobenthos. Ainsi, lorsque les poissons zooplanctivores sont abondants, il y a disparition des espèces zooplanctoniques de grande taille au profit d'espèces de taille plus petite.

En réalité, les contrôles *bottom-up* et *top-down* coexistent au sein des écosystèmes où leur importance relative dépend des conditions de l'environnement. Le contrôle *bottom-up* concerne plutôt le niveau de la production biologique, alors que le contrôle *top-down* porte plus particulièrement sur la structure des communautés.

### 5.5.3 Théorie des cascades trophiques

Le concept de cascade trophique en milieu aquatique part du principe que l'augmentation de la prédation par les piscivores entraîne une diminution de la biomasse des poissons zooplanctophages. La pression de prédation sur le zooplancton se relâchant, il en résulte une augmentation de la biomasse du zooplancton, et par voie de conséquence une diminution de la biomasse de phytoplancton qui est soumis à une prédation plus forte.

En théorie si l'on peut contrôler la biomasse des prédateurs, on maîtrise la cascade d'interactions trophiques qui régule la dynamique algale. La biomanipulation des milieux aquatiques consiste ainsi à modifier la dynamique algale en ajoutant ou en retirant des prédateurs.

### La biomanipulation

Le terme biomanipulation désigne une intervention délibérée sur un écosystème afin de restructurer la communauté biologique et d'obtenir une situation qui soit *a priori* meilleure ou plus favorable pour les hommes.

La biomanipulation des systèmes aquatiques a été pratiquée sous différentes formes depuis des siècles. Récemment les scientifiques se sont emparés de la question afin de modifier la composition spécifique (structure de l'écosystème) ou la productivité (processus fonctionnel) pour répondre à des objectifs spécifiques comme réduire l'eutrophisation ou la prolifération des macrophytes, augmenter la transparence des eaux, favoriser l'apparition d'une communauté biologique plus diversifiée, etc.

Le terme recouvre un ensemble de techniques mais il est surtout réservé à une manipulation *top-down* des communautés de poissons pour le contrôle des biomasses algales à travers les chaînes trophiques, par exemple l'accroissement des espèces carnivores et la réduction des espèces planctophages ou benthophages.

## 5.6 DIVERSITÉ DES ESPÈCES ET PRODUCTION BIOLOGIQUE

L'idée selon laquelle il y aurait une relation entre la diversité des espèces et la productivité des écosystèmes est ancienne. Pourtant elle est loin d'être démontrée. Des milieux pauvres en espèces comme les déserts et les toundras, sont également des systèmes faiblement productifs par comparaison aux forêts tropicales humides riches en espèces. Mais inversement les zones humides, ou les systèmes agricoles, montrent de fortes productivités biologiques avec un nombre réduit d'espèces. *Une forte productivité n'est donc pas nécessairement associée à une grande diversité biologique.* De fait, un certain nombre d'observations semblent montrer que les flux d'énergie dans les écosystèmes sont peu sensibles au nombre d'espèces présentes.

Afin d'essayer de comprendre le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des écosystèmes, et compte tenu de la difficulté d'aborder cette question en milieu naturel, les écologistes ont réalisé

de nombreuses expériences en milieu contrôlé. Les microcosmes et mésocosmes sont des écosystèmes artificiels qui simulent le fonctionnement d'écosystèmes naturels. Ces structures expérimentales permettent de tester les théories écologiques et de mieux comprendre les processus naturels en les étudiant dans des conditions simplifiées et contrôlées. Ainsi, l'Ecotron (au Royaume-Uni) est composé de 16 enceintes dans lesquelles on simule des environnements naturels, en contrôlant les facteurs tels que la luminosité, la pluie, l'humidité, la température, etc. Ces écosystèmes miniatures peuvent comporter jusqu'à 30 espèces de plantes et de métazoaires, constituant 4 niveaux trophiques (plantes, herbivores, parasitoïdes, et détritivores) en interaction pendant plusieurs générations. Il est possible d'effectuer des replicats, et donc de tirer des conclusions de nature statistique.

Des expériences sont également réalisées sur des parcelles en milieu naturel. Ainsi, le projet européen BIODEPTH (*BIODiversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous Ecosystems*) s'est fixé comme objectif de confirmer ou non l'existence d'une relation entre la richesse en espèces et la productivité d'un écosystème végétal tel que la prairie, sur 8 sites, répartis de la Suède, au nord, à la Grèce, au sud. Les premiers résultats apportent la démonstration d'un effet général de la diversité végétale sur la production de biomasse, quel que soit le type de prairie et sa position géographique.

Trois conclusions générales se dessinent à la suite des différentes recherches expérimentales menées en vue de comprendre la relation entre la richesse en espèces et la productivité des écosystèmes :

- *Une plus grande richesse en espèces constitue une forme d'assurance quant au fonctionnement à long terme des écosystèmes.* En particulier, les écosystèmes dans lesquels plusieurs espèces remplissent les mêmes fonctions (espèces redondantes) semblent plus aptes à répondre aux perturbations que ceux dans lesquels chaque espèce remplit une seule et unique fonction. En d'autres termes, si plusieurs espèces exploitent les mêmes ressources, comme c'est le cas pour les herbivores généralistes, le gain ou la perte d'une espèce a des effets sur la composition des communautés, mais peu d'effets sur les processus écosystémiques dans la mesure où il y a une réaction compensatoire des autres espèces. De telles communautés ont un comportement qui est relativement prévisible (voir hypothèse des rivets par exemple).
- Mais l'idée que la diversité biologique engendre un meilleur fonctionnement de l'écosystème n'est pas partagée par tous les écologistes. Selon certains travaux la réponse du système dépend de la

composition spécifique des peuplements et de leurs caractéristiques biologiques ou morphologiques. L'existence ou non d'espèces ayant de meilleures capacités que d'autres à utiliser les ressources (les espèces dites dominantes) est par exemple un facteur explicatif important dans les expériences en situation contrôlée. *En réalité, ce n'est pas tant la richesse en espèces qui est importante que la diversité des types fonctionnels représentés et des traits biologiques des espèces.* Ces caractéristiques sont beaucoup plus difficiles à quantifier que la richesse spécifique. Dans ce contexte, le comportement du système n'est pas facilement prévisible en cas de gain ou de pertes d'espèces (voir hypothèse conducteurs et passagers).

- Les interactions entre espèces peuvent générer des effets rétroactifs positifs ou négatifs au niveau de l'écosystème, effets qui se combinent aux précédents. Ils sont le plus souvent difficiles à mettre en évidence compte tenu de la complexité et de la variabilité des interactions, mais l'importance de ces processus ne peut être ignorée. En particulier, dans les chaînes alimentaires, des changements dans un groupe fonctionnel peuvent avoir des conséquences marquées sur la dynamique et la production des autres groupes fonctionnels (voir la théorie des cascades trophiques par exemple).

Toutes ces expériences incitent à conclure qu'une plus grande diversité biologique est favorable à la production et à la stabilité des écosystèmes... et constitue une assurance pour la perpétuation des cycles de matière et d'énergie. C'est depuis longtemps la conviction profonde des écologistes. Elle rejoint les certitudes paysannes traditionnelles.

### Le débat sur la représentativité des mésocosmes

Les expériences écologiques réalisées à petite échelle posent, de manière chronique, la question de leur représentativité par rapport aux milieux naturels bien plus complexes. L'utilisation des microcosmes a suscité de nombreux débats car certains écologistes sont pour le moins sceptiques quant à la généralisation aux écosystèmes naturels, des résultats obtenus en milieu artificiel. Les microcosmes, compte tenu de leur simplicité, n'auraient que de lointaines analogies avec les systèmes naturels complexes. Par exemple, ils ne rassemblent qu'un nombre limité d'espèces, sans possibilité d'échanges avec d'autres milieux. Certains processus agissent à des échelles

spatiales ou temporelles plus grandes, ou certains organismes sont trop grands par rapport aux mésocosmes. Il est vrai que les expériences dans des systèmes contrôlés du type Ecotron ne remplaceront jamais les observations en milieu naturel. En particulier, elles ne sont pas très pertinentes pour étudier les processus à grande échelle. Quoi qu'il en soit, elles sont un moyen d'aborder des questions qui ne peuvent être traitées en milieu naturel. Il est évident que nous avons besoin d'une grande variété d'approches pour comprendre le fonctionnement de la nature, la question fondamentale étant de conserver un esprit critique quant aux résultats que l'on obtient.

## 5.7 DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ET « STABILITÉ » DES ÉCOSYSTÈMES

Le terme « stabilité » est souvent contesté, mais repose sur l'idée qu'un écosystème possède une structure et un fonctionnement qui se perpétuent dans le temps, au moins à l'échelle des hommes. On utilise parfois les termes *persistance* ou *permanence* pour qualifier les systèmes écologiques qui se maintiennent ainsi sans modifications notables. Le terme *résilience* (ou homéostasie) quant à lui traduit la capacité d'un écosystème à retrouver sa structure primitive après avoir subi une perturbation.

La question de la relation entre la diversité biologique et la résilience ou la stabilité des écosystèmes a suscité de nombreux débats. Un postulat plus ou moins intuitif est que les écosystèmes sont d'autant plus « stables » qu'ils sont diversifiés. Le présupposé de cette hypothèse qui est basée sur l'existence d'espèces redondantes, est simple : si le nombre de liaisons augmente dans un écosystème, la suppression d'une liaison sera rapidement compensée par la mise en place d'une autre.

Quelques résultats récents sont venus étayer cette hypothèse. Des expériences en laboratoire et sur le terrain ont en effet montré qu'une plus grande richesse spécifique pouvait avoir pour conséquence une augmentation de la rétention des nutriments dans l'écosystème. En outre, les modélisateurs ont pu montrer également que la complexité tend à stabiliser les écosystèmes en amortissant les fluctuations temporelles des populations. C'est une forme d'effet tampon.

Enfin à long terme on observe qu'une certaine permanence des écosystèmes conduit à une diversification biologique. Un bon exemple est celui des grands lacs d'Afrique de l'Est (lacs Malawi, Tanganyika

et Victoria) des communautés de poissons et d'invertébrés très spécialisés sur le plan écologique ont pu se mettre en place au cours des quelques millions d'années d'existence de ces lacs qui renferment une grande diversité d'espèces endémiques. Inversement dans les milieux lacustres d'origine récente, comme ceux d'Europe du Nord ou d'Amérique du Nord qui sont apparus seulement après le retrait des calottes glaciaires il y a environ 15 000 ans, les communautés sont peu diversifiées et constituées pour l'essentiel d'espèces à vaste répartition géographique.

La démonstration que la complexité est importante pour maintenir l'intégrité et la stabilité des systèmes naturels fournit des arguments aux écologistes quant à la nécessité de préserver l'ensemble des espèces qui coexistent dans ces écosystèmes.

## 5.8 RÔLE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE DANS LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

La productivité des écosystèmes dépend étroitement de la disponibilité en éléments nutritifs qui contrôlent la production primaire à la base des chaînes trophiques. Or la circulation des éléments nutritifs est sous le double contrôle de processus de nature chimique et des composantes biologiques de l'écosystème. *Il est maintenant évident que les organismes vivants jouent un rôle important dans la dynamique des nutriments.* Ce rôle, qui avait été ignoré pendant longtemps par les géochimistes, est apparemment complexe, et nous sommes encore loin d'en connaître toutes les implications. De nombreuses fonctions comme la nitrification et la dénitrification, la fixation d'azote, la méthanogenèse, la dépollution, en dépendent.

### 5.8.1 La fixation biologique de l'azote

L'azote est l'élément constitutif des plantes le plus important après le carbone. Pourtant, la concentration des formes azotées assimilables par les végétaux dans le sol ou dans les eaux (ammonium, nitrates, composés organiques simples) est souvent insuffisante pour assurer la croissance des végétaux. Le complément d'azote vient de la fixation biologique de l'azote moléculaire ou diazote ( $N_2$ ), constituant majeur de l'atmosphère. Ce dernier est un gaz chimiquement inerte qui ne peut être utilisé que par certains micro-organismes Procaryotes appelés fixateurs d'azote. *La fixation biologique d'azote est ainsi le mécanisme principal permettant d'introduire l'azote dans la biosphère* : environ

175 millions de tonnes d'azote atmosphérique sont fixés annuellement par les micro-organismes, alors que la quantité d'engrais azotés utilisée en agriculture est de l'ordre de 40 millions de tonnes par an.

En milieu marin, seules les Cyanobactéries ont la capacité d'utiliser le diazote pour satisfaire leurs besoins métaboliques. En milieu terrestre il existe deux groupes principaux de bactéries fixatrices d'azote associées aux plantes supérieures :

- le vaste groupe des *Rhizobium*, associés à des légumineuses (familles des Papilionacées, Mimosacées, Césalpiniciées);
- les *Frankia*, bactéries filamenteuses sporulantes (actinomycètes) associées à des arbres et des arbustes des genres *Alnus*, *Casuarina*, etc.

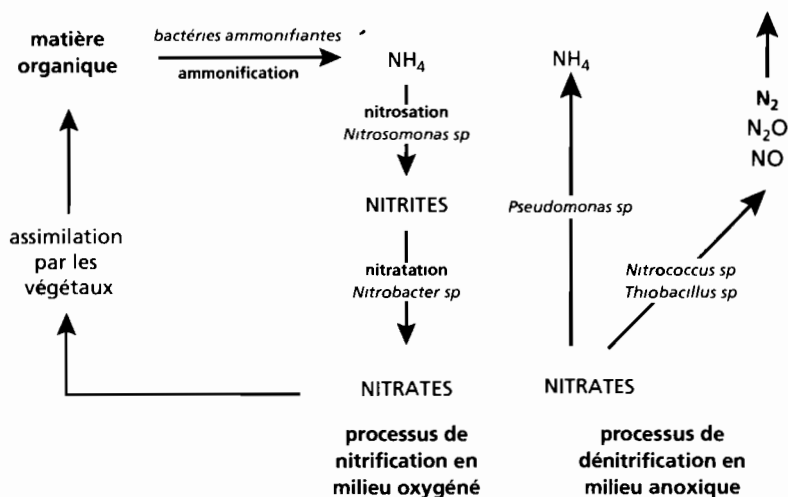
La bactérie *Nitrobacter* assurerait à elle seule la fonction de nitrification dans les sols.

### 5.8.2 Minéralisation de la matière organique

Si l'énergie solaire est dispensée sans interruption à la surface de la Terre, il n'en est pas de même pour les éléments minéraux. Le maintien de la vie dépend donc du recyclage des éléments chimiques contenus dans les organismes vivants après leur mort. *Les Procaryotes jouent un rôle fondamental dans les cycles biogéochimiques en décomposant la matière organique détritique pour libérer les éléments inorganiques qui serviront à synthétiser de nouvelles molécules organiques.* Si de tels décomposeurs n'existaient pas, le carbone, l'azote et d'autres éléments essentiels à la vie resteraient prisonniers du matériel détritique.

Dans le cas du cycle de l'azote, la *nitrification* correspond à la phase de décomposition de la matière organique en milieu oxygéné aboutissant à la production de nitrates qui est la forme d'azote assimilable par les plantes. À la mort des organismes la matière organique est décomposée par les bactéries pour donner de l'ammoniac ( $\text{NH}_4^+$ ). Dans les sols bien aérés les bactéries nitrifiantes peuvent oxyder l'ammoniac qui est transformé en ion nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ) par des bactéries du genre *Nitrosomonas* (nitrosation) puis en ion nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) par des bactéries du genre *Nitrobacter* (nitratation). Ce processus de *nitrification* fournit une part importante de l'azote assimilé par les plantes. Dans les milieux anaérobies, les nitrates sont transformés en nitrites, oxyde d'azote et azote libre par l'intermédiaire d'autres espèces de bactéries (voir fig. 5.5). C'est le processus de *dénitrification*. La reminéralisation de l'azote est donc sous le contrôle étroit de quelques espèces de bactéries.





**Figure 5.5** Représentation simplifiée de la transformation de la matière organique et de la minéralisation de l'azote sous le contrôle des bactéries dans des conditions de milieu aérobie et anaérobie.

### 5.8.3 Stockage à long terme des éléments minéraux

Les cycles biogéochimiques faisant intervenir les organismes vivants conduisent également à l'accumulation de formations sédimentaires importantes dont une conséquence est le stockage à long terme de certains éléments minéraux qui échappent pour un temps souvent fort long aux cycles biogéochimiques.

Une réserve importante en carbone est enterrée dans la croûte terrestre sous forme de combustibles fossiles (lignite, houille, pétrole, etc.) provenant pour l'essentiel de la transformation de végétaux et de bactéries qui n'ont pas subi les processus de reminéralisation. Ainsi, avec la conquête des continents par les végétaux au Carbonifère, de grandes quantités de carbone organique se sont accumulées sans être minéralisées. Simultanément des organismes vivants ont acquis la possibilité de minéraliser la calcite (mollusques, organismes planctoniques tels que les coccolithophoridés). La production de carbonates par biominéralisation a également contribué, activement, au contrôle de la quantité de carbone présente dans l'atmosphère, alors qu'un stock important de calcaire était par ailleurs immobilisé dans les roches. Le réservoir constitué par les sédiments carbonés et les combustibles fossiles est soustrait presque définitivement à l'atmosphère et ne participerait que faiblement aux flux actuels si l'Homme ne s'était avisé de les utiliser comme source d'énergie.

#### 5.8.4 Recyclage et transport des éléments nutritifs par les consommateurs

Dans les systèmes aquatiques, comme en milieu terrestre, de nombreux exemples montrent que les acteurs des niveaux trophiques supérieurs agissent sur l'abondance et la dynamique des producteurs primaires. Ils peuvent ainsi modifier la composition spécifique des peuplements et donc le fonctionnement global du système. Les écologistes ont constaté ainsi que les prédateurs pouvaient agir sur la dynamique des proies, en modifiant, par exemple, la qualité et la quantité des apports en éléments nutritifs aux producteurs primaires : le recyclage des éléments nutritifs par l'excrétion du zooplancton herbivore et des poissons zooplanctivores est une source importante d'éléments nutritifs pour le phytoplancton des eaux marines et continentales

En raison de leurs capacités de déplacement les consommateurs peuvent également transporter les éléments nutritifs en divers endroits du système considéré. On cite souvent l'exemple des saumons du Pacifique (*Oncorhynchus kisutch*) qui reviennent pondre et mourir dans les hauts cours des rivières après avoir grossi en mer. La migration massive de saumons dans les rivières peu productives de la côte Ouest de l'Amérique du Nord, constitue un apport capital en nourriture et en éléments nutritifs. Ils servent, en effet, de nourriture à différentes espèces de vertébrés terrestres tels que les ours bruns, les aigles, les loutres, etc. Les carcasses de saumons morts sont envahies rapidement par des invertébrés nécrophages et de très nombreuses larves d'insectes qui servent de nourriture aux jeunes saumons. Des analyses des isotopes de l'azote ont montré également que ces carcasses sont une source d'éléments nutritifs pour la végétation riveraine et celle des zones inondées.

Les recherches récentes ont donc modifié considérablement nos vues sur le rôle de la diversité biologique dans le cycle des nutriments. Nous commençons seulement à appréhender ce rôle apparemment complexe dans quelques situations bien précises.

### 5.9 RÔLE DES COMMUNAUTÉS BIOLOGIQUES

Si certaines espèces jouent un rôle déterminant dans le fonctionnement des écosystèmes, les communautés dans leur ensemble constituent un autre niveau d'intégration de la hiérarchie du monde vivant et remplissent également certaines fonctions.

### 5.9.1 Importance des microorganismes dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques pélagiques en milieu aquatique

Malgré les progrès méthodologiques importants réalisés au cours de la dernière décennie, plus de 90% des micro-organismes présents dans l'environnement n'ont pas été décrits. Pourtant, alors que le rôle des bactéries et des protozoaires était considéré comme négligeable dans la conception traditionnelle de la chaîne trophique, nous savons maintenant que ces microorganismes peuvent contrôler de manière significative les principaux flux d'énergie et de nutriments.

Dans les systèmes pélagiques aquatiques par exemple, les schémas un peu simplistes des réseaux trophiques établis dans les années 1950 ont été remis en cause avec la découverte de la « boucle microbienne » au début des années 1980 (fig. 5.6). Parallèlement au schéma classique de prédation du phytoplancton par les herbivores, il existe un réseau trophique microbien qui est basé sur l'utilisation du carbone provenant de l'excrétion des organismes vivants et/ou des produits de dégradation de la matière organique détritique par les bactéries. Ces dernières peuvent être consommées par le zooplancton, mais leurs principaux prédateurs sont des protistes hétérotrophes (Ciliés, Flagellés, Amibes) eux-mêmes consommés par le zooplancton.

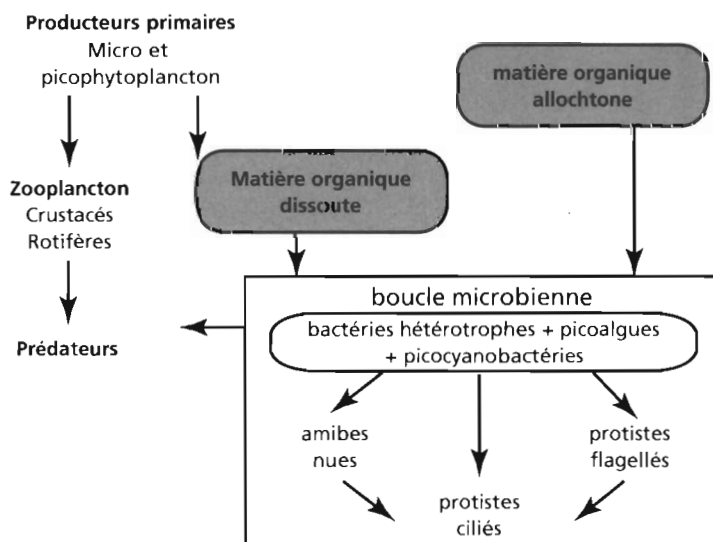


Figure 5.6 La boucle microbienne en milieu lacustre

Une part importante de la production primaire (parfois plus de 50 %) est ainsi détournée vers la boucle microbienne grâce à laquelle les nutriments sont rapidement reminéralisés et réintégrés dans le stock de substances inorganiques dissoutes. Par ce processus de recyclage rapide et de reminéralisation, la boucle microbienne assure le renouvellement en permanence des éléments nutritifs nécessaires à la croissance du phytoplancton.

Plus récemment, on a mis en évidence l'importance du rôle du viroplancton dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques. En ce qui concerne la diversité spécifique et génétique des virus nos connaissances sont encore sommaires et de nombreux progrès restent à faire, mais leur densité est relativement élevée dans les systèmes aquatiques (entre  $10^4$  et  $10^8$  ml<sup>-1</sup>). Sur le plan fonctionnel, les virus joueraient trois rôles principaux :

- Agents de mortalité microbienne car ils provoquent la lyse des cellules. On estime actuellement que les virus sont la cause d'au moins 30 % de la mortalité du bactérioplancton marin.
- Agents régulateurs de la diversité microbienne en milieu aquatique. L'impact fonctionnel des virus serait particulièrement significatif dans des processus difficilement quantifiables tels que l'augmentation des échanges génétiques ou le maintien de la diversité spécifique au sein des communautés microbiennes. Certains travaux semblent montrer également que les virus ont un impact plus élevé sur la structure génétique et la composition spécifique des communautés d'algues pélagiques, que sur leur abondance.
- Agents de recyclage de la matière organique en milieu pélagique. La lyse des cellules par les virus s'accompagne d'un enrichissement du milieu en matières organiques dissoutes qui augmente fortement l'activité métabolique des bactéries planctoniques non infestées. Il existe en réalité une boucle fonctionnelle liée à la lyse bactérienne par les virus (bactéries → bactériophages → matière organique dissoute → bactéries) qui contribue au recyclage des nutriments dans les réseaux trophiques microbiens, tout en réduisant la contribution de la production bactérienne aux flux de matière et d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs.

### 5.9.2 Les ripisylves et le fonctionnement des cours d'eau

Les cours d'eau sont des systèmes dynamiques en forte interaction avec le milieu terrestre environnant. Ils érodent leurs berges et inondent périodiquement leur lit majeur, ce qui modifie leur physionomie

en créant et en détruisant sur le long terme des bras morts, des bras secondaires et des zones humides. Cette dynamique spatiale et temporelle est à l'origine de la grande diversité des formations végétales et des communautés animales de ces zones de contact. La richesse spécifique de la végétation riveraine autochtone en Europe est comparable à certaines forêts tropicales humides. Ainsi, on a dénombré 1 400 espèces végétales sur l'Adour, avec une moyenne de 314 espèces pour 500 m de cours d'eau. Ces formations végétales arborées riveraines (ou ripisylves) jouent plusieurs rôles en matière de fonctionnement écologique :

- *Stabilisation des berges* : les racines de nombreuses espèces arborées (saules, aulnes, etc.) ou arbustives créent un maillage biologique qui retient les sédiments et retarde l'érosion des berges ;
- *Prévention des inondations* : la végétation influe sur les écoulements. Les parties aériennes des herbes, arbustes, buissons, réduisent la vitesse du courant et freinent la propagation des crues.
- *Création et diversification d'habitats* : les troncs et les bois morts issus de la ripisylve ont longtemps été considérés comme une entrave à l'écoulement des eaux et un risque potentiel pour les activités riveraines et les ouvrages d'art. On s'est aperçu cependant que les débris ligneux grossiers (embâcles) jouaient un rôle dans l'équilibre écologique des cours d'eau, en favorisant la création et la diversification des habitats. La succession de chutes et de zones plus calmes (mouilles) due aux embâcles crée des micro-environnements qui sont favorables à l'installation de nombreuses espèces, ainsi qu'une hétérogénéité qui permet leur cohabitation. En outre la végétation riveraine sert d'habitat temporaire pour la reproduction, l'alimentation ou le refuge de nombreux animaux terrestres (amphibiens, oiseaux, mammifères). Le corridor naturel de la vallée de l'Ain compte 180 espèces d'oiseaux (sarcelle, aigrette, héron, hirondelle de rivages, etc.) dont 100 espèces nicheuses. En général, la grande diversité observée dans les systèmes peu dégradés contraste avec la pauvreté des systèmes fortement artificialisés comme les plantations de peupliers ou de résineux.
- *Source de matière organique* : les ripisylves sont une source de matière organique allochtone (feuilles, tiges, animaux) pour le cours d'eau. Ces apports seront dégradés par les micro-organismes présents dans l'eau (champignons, bactéries, etc.). La qualité des apports varie avec la nature des espèces constitutives de la végétation : les aiguilles

de résineux sont beaucoup moins dégradables que des feuilles plus tendres d'aulnes ou de saules.

- *Dénitrification et dépollution* : par leur système racinaire, les formations végétales arborées riveraines agissent également sur le cycle des nutriments et participent à l'élimination des pollutions diffuses d'origine agricole. Ainsi la végétation absorbe les nitrates et les stocke provisoirement. En outre, les milieux humides et boisés offrent des conditions favorables à la dénitrification par les microorganismes, libérant de l'azote gazeux. En passant sous les ripisylves, les eaux des nappes sont ainsi naturellement épurées des apports en nitrates provenant des zones agricoles adjacentes.

### 5.9.3 Rôle des communautés des sols

Les principales interactions entre les racines des plantes, les animaux et les microbes qui ont lieu sous la surface du sol contrôlent étroitement ce qui pousse, à quel endroit, et comment.

- L'une des fonctions essentielles des organismes des sols est de *participer au recyclage des éléments nutritifs contenus dans la matière organique*. La décomposition est un processus qui implique des petits invertébrés qui fragmentent la matière organique, ainsi que des microbes (bactéries, protozoaires, champignons) dont les enzymes achèvent la dégradation chimique pour produire des formes inorganiques réassimilables par les végétaux. La température et l'humidité des sols influent sur les taux de décomposition par leur effet sur les organismes des sols. D'une certaine manière, les communautés d'organismes décomposeurs des sols sont comparables à la boucle microbienne des habitats aquatiques.
- Une caractéristique des organismes du sol, par rapport aux communautés de surface, est l'importance des relations mutualistes entre espèces. La plupart des espèces de plantes dominantes dans les écosystèmes ont développé des symbioses avec les microbes vivant dans les sols. Les champignons mycorhiziens aident les végétaux à rechercher certains nutriments tel que le phosphore. En retour ils reçoivent du carbone de leurs hôtes. En d'autres termes, les espèces végétales que l'on observe en surface sont en réalité dépendantes sur le plan fonctionnel d'espèces qui vivent dans les sols. La spécificité des interactions mutualistes semble indiquer que les espèces ne sont pas interchangeables, y compris au sein d'un même groupe fonctionnel.

### Les mycorhizes

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Dans les forêts tempérées par exemple beaucoup d'arbres se sont associés à des champignons supérieurs (cèpes, chanterelles, etc.) pour constituer des ectomycorhizes. Le mycélium colonise l'extérieur de la racine mais sans pénétrer dans les cellules. Les mycorhizes favorisent l'absorption des éléments minéraux par les racines et améliorent ainsi la nutrition de la plupart des espèces végétales. Elles peuvent exploiter des ressources auxquelles les plantes isolées n'ont pas accès (débris végétaux et matière organique, minéraux insolubles) permettant ainsi aux arbres de se nourrir. Elles contribuent également à la protection sanitaire des racines. Si l'on supprime expérimentalement ces champignons, les plantes souffrent de carences nutritives et dépérissent. Inversement, la plante hôte fournit des composés carbonés au champignon associé.

## 5.10 DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ET DYNAMIQUE DE LA BIOSPHERE

Pour le monde scientifique qui est cloisonné dans ses disciplines académiques, le climat fut longtemps le domaine réservé des physiologistes et des chimistes. Mais au cours de ces dernières années force a été de reconnaître qu'il y a une interaction forte entre le climat et la vie : *le climat influence la vie sur la Terre et la vie, en retour, influence le climat et de manière plus générale l'environnement global.*

### 5.10.1 Composition de l'atmosphère

La connaissance des interactions entre la biosphère et l'atmosphère est un élément clé de la compréhension de la dynamique du climat. C'est également un domaine où l'on a mis en évidence que les activités humaines sont susceptibles de modifier la composition et la structure de l'atmosphère, avec des conséquences sur l'évolution du climat à moyen terme.

La comparaison de l'atmosphère terrestre avec celle de Mars et de Vénus confirme que la vie a joué un rôle décisif en ce qui concerne la composition en gaz de l'atmosphère terrestre : la haute teneur en oxygène et la faible teneur en  $\text{CO}_2$  reflètent l'activité photosynthétique des bactéries, des algues et des plantes depuis des centaines de millions d'années.

L'atmosphère primitive il y a 4 milliards d'années ne contenait pas d'oxygène libre et les principaux gaz constitutifs étaient, d'après nos connaissances actuelles, le dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ), le monoxyde de carbone (CO), l'azote ( $\text{N}_2$ ), la vapeur d'eau, et sans doute l'hydrogène sulfuré ( $\text{H}_2\text{S}$ ). Cette atmosphère constituait un environnement réducteur et les premiers organismes vivants (bactéries Procaryotes) étaient donc anaérobies. L'évolution ultérieure de l'atmosphère se caractérise par un enrichissement en oxygène. La photosynthèse serait apparue il y a plus de 3 milliards d'années, probablement chez des cyanobactéries avec des formes phototrophes capables de fixer à la fois le  $\text{CO}_2$  et l'azote atmosphérique pour synthétiser leurs propres substances. La transition d'une atmosphère sans oxygène à une atmosphère riche en oxygène se situerait il y a environ 2 milliards d'années, mais l'accumulation de l'oxygène dans l'atmosphère est lente. La concentration d'oxygène a atteint sa valeur actuelle il y a 700 millions d'années. D'une part cet oxygène est à l'origine de la formation de la couche d'ozone qui protège la vie des rayonnements solaires ultraviolets. D'autre part, il permet l'apparition de nouveaux types de métabolismes. Les Eucaryotes tirent partie de cet oxygène-poison en mettant au point un métabolisme énergétique oxydatif, source considérable d'énergie chimique.

Ces théories donnent une importance considérable au monde vivant : l'abondance de l'oxygène et la faible teneur en dioxyde de carbone dans l'atmosphère actuelle sont les résultats de la photosynthèse.

### **5.10.2 Contrôle de l'évapotranspiration dans le système sol-plante-atmosphère**

Si la répartition des précipitations, des températures et de l'ensoleillement, détermine en grande partie la productivité biologique et la composition de la biomasse végétale, la couverture végétale intervient en retour dans le cycle hydrologique.

Là où la végétation est abondante, une grande partie de l'énergie solaire sert à évaporer l'eau contenue dans les plantes. La transpiration foliaire des plantes est un mécanisme lié à la photosynthèse. Il se crée



un appel d'eau qui est retransmis le long de la tige et entraîne la succion et l'absorption de l'eau et des sels minéraux du sol par les racines. L'eau poursuit son trajet le long de la tige ou du tronc jusqu'aux stomates des feuilles. L'ouverture des stomates permet à la vapeur d'eau de s'échapper vers l'atmosphère tout en autorisant la pénétration du CO<sub>2</sub> atmosphérique. Cette évaporation de l'eau sert à abaisser la température de plantes.

La transpiration végétale est ainsi un processus de circulation de l'eau à travers le continuum sol-plante-atmosphère et constitue un élément clé des bilans hydriques. La végétation arborée permet ainsi à l'atmosphère de communiquer avec les réserves d'eau du sol profond. L'atmosphère au-dessus d'un couvert végétal sera donc plus humide, favorisant l'effet de serre nocturne et par voie de conséquence les précipitations. Tout ceci contribue d'ailleurs par rétroaction, à entretenir des conditions favorables au développement des plantes. Environ la moitié des précipitations sur les écosystèmes terrestres provient du recyclage de l'eau par évapotranspiration, c'est-à-dire la combinaison de l'évaporation physique et de la transpiration biologique.

## 5.11 COHÉSION CYBERNÉTIQUE DES ÉCOSYSTÈMES : LE RÔLE DES RÉSEAUX DE COMMUNICATION

Messages de reconnaissance entre individus d'une même espèce ou d'espèces différentes, messages d'agression ou de coopération, de soumission, de peur ou de colère, ou messages contribuant à l'organisation de la vie sociale, *le monde vivant on le sait maintenant est fortement structuré par un système de communications que l'on a pendant longtemps ignoré*. Si de nombreuses découvertes restent encore à faire, les résultats obtenus jusqu'ici semblent apporter la preuve que les peuplements ne sont pas seulement des collections aléatoires d'espèces juxtaposées. Les interactions entre les espèces, qu'elles appartiennent à des mêmes groupes taxinomiques ou à des groupes différents, se manifestent sous forme d'une large gamme de signaux qui permettent de maintenir la cohésion des populations ou des communautés, et/ou de moduler le comportement et la biologie des espèces.

À la lumière des connaissances nouvelles, l'idée selon laquelle il existerait un réseau de communications surimposé au réseau de flux de matière et d'énergie paraît de plus en plus vraisemblable. On peut parler à ce propos d'une *cohésion cybernétique qui tire son origine du*

*réseau de communication reliant les composantes biotiques d'un écosystème.*

**Dans les systèmes aquatiques** il existe une grande variété de signaux de communication intra et interspécifiques :

- Les *signaux visuels et lumineux* sont utilisés dans les eaux suffisamment claires pour qu'ils soient perçus. Chez de nombreuses espèces de poissons les parades nuptiales allient le mouvement, la couleur, la position des partenaires.
- Les *signaux chimiques* utilisent une grande variété de substances mais sont relativement lents et non directionnels. On pense néanmoins que la communication utilisant des médiateurs chimiques fut le premier moyen d'échanges entre espèces et individus.
- Les *signaux électriques* : certaines espèces de poissons appartenant notamment à la famille des Mormyridae emploient un riche répertoire de signaux électriques. Ils permettent à ces espèces vivant dans des eaux en général turbides de maintenir des relations sociales élaborées.
- Des *signaux sonores et des vibrations* sont utilisés par des vertébrés (poissons mais aussi mammifères aquatiques tels que les baleines) et les invertébrés. Les sons se propagent plus rapidement dans l'eau (1 500 m/s) que dans l'air ce qui constitue un bon moyen de communication à distance lorsque la vision n'est pas possible. En réalité, il semble que les systèmes aquatiques soient bien plus bruyants qu'on ne le pensait jusqu'à une époque récente.

### **La communication par substances chimiques dans les systèmes aquatiques**

Au cours de ces dernières années on a beaucoup progressé dans la connaissance des modes de communication entre organismes aquatiques à partir de substances chimiques. Au moins quatre grands types de signaux sont utilisés :

- Des *substances d'alarme* produites par les tissus des poissons blessés alertent les congénères et provoquent des réactions de peur. Des phénomènes similaires ont également été mis en évidence chez les invertébrés.
- Des *répulsifs* permettent aux proies de repousser les prédateurs. De nombreuses algues sont toxiques pour le zooplancton

mais ce dernier peut apparemment reconnaître les algues toxiques et éviter de les ingérer.

- Des *kairomones* produites par les prédateurs provoquent en réaction des modifications du comportement, de la morphologie et des caractéristiques biologiques des espèces proies. De nombreux travaux ont mis en évidence une influence des substances émises par les prédateurs (poissons, larves de *Chaoborus*) sur la morphologie ainsi que sur la taille à maturité et la fécondité des crustacés planctoniques du genre *Daphnia*.
- Il existe une grande variété de *phéromones* pour la reconnaissance des partenaires sexuels tant pour les vertébrés que pour les invertébrés.

Chez les végétaux terrestres, comme chez les animaux, les individus peuvent communiquer entre eux de diverses manières :

- Par l'intermédiaire d'organismes médiateurs tels que les champignons mycorrhiziens qui peuvent établir des liaisons entre les systèmes racinaires des plantes, les mettant ainsi en communication les unes avec les autres. Des individus de la même espèce ou de différentes espèces peuvent être interconnectés. Dans les deux cas des transports de substances (nutriments minéraux, hydrates de carbone) ont été mis en évidence.
- L'air ou l'eau peuvent également assurer le transfert des éléments chimiques d'une plante à l'autre. Les végétaux ne peuvent pas fuir pour échapper aux agresseurs, ce qui ne signifie pas pour autant qu'ils restent inactifs. Selon des travaux récents, des substances volatiles d'origine végétale peuvent amener des plantes non infestées à déclencher des mécanismes de défense quand elles sont à proximité de plantes infestées. On a montré également que l'attaque par des herbivores accroît l'émission de composés organiques volatils qui attirent les prédateurs vers les plantes infestées, aussi bien en laboratoire que dans des systèmes agricoles. Autrement dit, ils mobilisent des « gardes du corps » pour se protéger des prédateurs. De cette manière un tabac sauvage (*Nicotia attenuata*) est capable de réduire de 90 % le nombre de prédateurs herbivores. Il reste à comprendre dans le détail pourquoi et comment des substances volatiles peuvent être émises par des plantes stressées et comment les plantes saines utilisent ces informations, mais le phénomène paraît bien établi. Dans ces conditions, on peut penser que les plantes

seraient susceptibles d'anticiper certains risques grâce à des signaux qui informent le receveur d'une menace proche.

Les scientifiques s'interrogent déjà sur le rôle que sont susceptibles de jouer des substances chimiques fabriquées par l'homme ou leurs produits de dégradation, sur la cohérence cybernétique des écosystèmes. Peut-il y avoir des composés artificiels qui miment des substances naturelles ou qui sont susceptibles d'agir sur le comportement des espèces ?

## Chapitre 6

---

# **Dynamique de la diversité biologique et conséquences en matière de santé**

Produit de l'évolution au même titre que les autres espèces vivantes, *l'Homme est partie intégrante de la diversité biologique*. On parle à son propos de « *success story* » car le succès de l'espèce humaine, mesuré à l'aulne de ses capacités d'adaptation, de socialisation, et de maîtrise technologique est sans équivalent. Il reste qu'il est *soumis aux mêmes contraintes biologiques que les autres espèces* et la coévolution entre l'Homme et les organismes vivants a forgé un ensemble de relations complexes, notamment en matière de relations hôtes-parasites. De même, les modifications de l'environnement ont des conséquences sur les comportements humains et sur les relations établies avec les autres espèces.

### **6.1 LA COMPLEXITÉ DES RELATIONS HÔTES-PARASITES**

L'Homme, comme les autres mammifères, héberge de nombreux parasites. Très souvent le cycle biologique de ces parasites implique au moins deux hôtes : un hôte définitif et un ou plusieurs hôtes intermédiaires

dans lesquels ils accomplissent une partie de leur cycle vital. Ces hôtes intermédiaires transmettent le parasite à l'homme : les moustiques sont les vecteurs du paludisme, les simulies de l'onchocercose, le chat de la toxoplasmose, etc.

Les recherches sur l'épidémiologie des maladies parasitaires nécessitent de bonnes connaissances taxinomiques à deux niveaux :

- pour l'identification morphologique des vecteurs et des réservoirs des maladies qui sont aussi bien des vertébrés que des invertébrés ;
- pour l'identification cytogénétique ou génétique des différentes « souches » de vecteurs ou de pathogènes en cause. Il apparaît de plus en plus que des petites variations génétiques peuvent avoir des conséquences importantes en matière de capacité de transmission ou de pathogénicité des espèces parasites.

### 6.1.1 Le cas de l'Onchocercose humaine

Les recherches menées en Afrique de l'Ouest sur la filaire humaine (*Onchocerca volvulus*) ont mis en évidence la nécessité d'une détermination précise des vecteurs et des souches infestantes du parasite pour comprendre la dynamique de la transmission dans des zones très variées sur le plan climatique et phytogéographique.

Le vecteur est une simulie (Diptère) identifiée à l'origine comme une seule espèce : *Simulium damnosum*. On s'est aperçu, depuis, que cette espèce présentait des différences biologiques selon les régions bioclimatiques et les recherches cytogénétiques ont mis en évidence l'existence d'un complexe d'espèces jumelles, très proches morphologiquement (et donc difficiles à distinguer), mais différentes par la structure des chromosomes. Pour l'Afrique de l'Ouest il existe trois sous-ensembles (*S. damnosum*, *S. sanctipauli* et *S. squamosum*) dont chacun renferme plusieurs espèces. Une découverte importante sur le plan épidémiologique est que les différentes espèces ouest africaines du complexe *S. damnosum* (neuf au total) n'occupent pas les mêmes zones phytogéographiques. Certaines sont typiques des zones de savanes, alors que d'autres se rencontrent surtout en zone forestière. En outre, pour ce qui est de la transmission des parasites, on a mis en évidence que ces différentes espèces n'ont pas les mêmes capacités de transmission de l'onchocercose : les formes de forêt sont des vecteurs plus actifs du parasite que celles de la savane.

Plusieurs espèces de parasites existent aussi, et, les simulies peuvent être porteuses de microfilaries infectant d'autres animaux et morphologiquement proches du parasite humain (*O. volvulus*). Pour la mise en

œuvre des opérations de contrôle de la maladie il était important de savoir à quelle espèce on avait affaire. Face à la difficulté d'identifier les souches de parasites sur des bases morphologiques, des sondes ADN ont été mises au point, permettant de différencier *O. volvulus* des autres espèces.

Enfin, pour la filaire *Onchocerca volvulus* elle-même, on a pu montrer des différences de pathogénicité entre les souches de forêt et les souches de savanes. L'utilisation de sondes ADN, ici également, a permis de les distinguer et donc d'affiner les mesures de lutte contre la maladie.

Cet exemple illustre la nécessité d'utiliser des outils très sophistiqués issus de la génétique moléculaire (marqueurs moléculaires), pour comprendre la complexité des modes de transmission d'une espèce pathogène et ne pas tirer de conclusions erronées en matière d'épidémiologie : connaître les différentes souches de vecteurs pour estimer leurs capacités de transmission ; ne pas confondre microfilaires humaines et microfilaires animales ; connaître la pathogénécité des souches de la microfilarie pour comprendre la dynamique de la transmission en forêts ou en savane, etc.

### 6.1.2 Le cas du paludisme

Le paludisme est l'une des maladies les plus meurtrières de la planète : chaque année il fait plus de 2 millions de morts. L'agent causal est un protozoaire, le *Plasmodium* transmis par des moustiques du genre *Anopheles*. Plusieurs espèces du genre *Plasmodium* sont pathogènes pour l'Homme. Dans les années 1940, des insecticides et médicaments antipaludéens, efficaces et bon marché, ont été mis au point. On pensait alors juguler rapidement cette endémie. Il n'en est rien.

Une difficulté importante dans la lutte contre le paludisme est la variété et la complexité du système de transmission de la maladie. En Afrique, cinq espèces d'anophèles sont des vecteurs efficaces : *A. gambiae*, *A. arabiensis*, *A. funestus*, *A. nili* et *A. moucheti*. Mais il existe également 8 ou 9 autres espèces vectrices d'importance locale ou secondaire. Il en résulte que plusieurs agents sont susceptibles de transmettre le paludisme au même endroit, parfois simultanément, parfois à des saisons différentes. En outre, il existe une grande variabilité intraspécifique pour chacun des types. Ainsi, *A. funestus* appartient à un groupe d'espèces très proches, difficiles à distinguer et pour la plupart réputées zoophiles. L'espèce *A. funestus* elle-même est très hétérogène, certaines populations étant essentiellement anthropophiles,

alors que d'autres sont en partie zoophiles, et leurs potentiels de transmission de *Plasmodium* sont également différents.

En ce qui concerne *A. gambiae* qui est le vecteur principal du paludisme, on a d'abord reconnu une seule espèce, mais on sait maintenant qu'il s'agit d'un complexe de 6 espèces jumelles. En outre il existe des espèces cryptiques et des « formes cytologiques » dont la fréquence relative varie en fonction des conditions écologiques et des saisons. La complexité des systèmes génétiques d'*A. gambiae* est donc extraordinaire : du polymorphisme intraspécifique à des taxons en voie d'émergence, en passant par des échanges génétiques entre espèces voisines (introgression). Cette complexité résulte probablement de la capacité de cette espèce à s'adapter rapidement à des environnements qui évoluent et en particulier aux habitats créés par l'Homme.

Enfin, certaines espèces considérées comme secondaires peuvent devenir de redoutables vecteurs dans certains environnements. On comprend ainsi les difficultés rencontrées pour contrôler le paludisme car les espèces ou « formes » n'ont pas toutes les mêmes caractéristiques biologiques et écologiques de telle sorte que les méthodes de lutte doivent être diversifiées.

Mais la complexité réside également dans la variabilité génétique du parasite, *Plasmodium falciparum*, qui est capable de développer d'importantes variations antigéniques pour échapper à la réponse immunitaire de l'hôte. L'Homme se défend en effet en développant une immunité partielle qui se renforce au cours de la vie à mesure que les contaminations s'accumulent.

## 6.2 LES PATHOLOGIES ÉMERGENTES

Les infections virales et bactériennes ont longtemps constitué la principale cause de mortalité humaine. La pandémie de grippe qui a sévi entre 1918 et 1919 (la grippe espagnole) a tué entre 20 et 40 millions de personnes, plus que la Première Guerre mondiale. Ce fut probablement l'une des plus grandes catastrophes naturelles ayant frappé l'humanité. Elle a été précédée depuis le début de l'ère chrétienne par trois grandes épidémies de peste, maladie animale transmise à l'homme par des piqûres de puces de rongeurs infectés.

Avec les progrès de l'hygiène, et les vaccinations, ce type de mortalité a régressé de manière considérable de telle sorte qu'on espérait que la question des maladies infectieuses fut en voie de résolution. Pourtant la tendance s'est inversée depuis une dizaine d'années. Les maladies



anciennes réapparaissent et gagnent de nouvelles zones, parfois en raison d'une résistance du pathogène aux médicaments. C'est le cas du paludisme, de la tuberculose, de la fièvre jaune, du choléra. L'apparition de formes résistantes aux traitements thérapeutiques, liée à la progression de l'urbanisation, a ainsi favorisé le retour de la tuberculose qui a tué 3 millions de personnes en 1995.

En plus des maladies infectieuses anciennes qui restent une cause de mortalité non négligeable, des affections nouvelles, jamais décrites auparavant, apparaissent partout dans le monde et font de très nombreuses victimes. *Ces maladies nouvelles sont appelées maladies émergentes.* Une trentaine d'entre elles a été identifiée depuis le début des années 1970. On peut citer l'hépatite C dont le virus identifié en 1989 provoque des dizaines de milliers de morts chaque année. C'est également le cas pour les virus du SIDA, le virus Ebola, la maladie de Lyme, etc.

*Beaucoup de maladies émergentes sont dues à des pathogènes présents de longue date dans l'environnement mais qui se sont introduits récemment chez l'homme, à partir d'une autre espèce et à la suite de changements de l'environnement qui ont augmenté les chances de contact.* Un exemple de maladie émergente est la nouvelle variante de la maladie de Creutzfeldt-Jacob, qui a été décrite pour la première fois au Royaume-Uni en 1996. Son agent est considéré comme identique à celui de l'encéphalopathie spongiforme bovine qui a fait son apparition dans le courant des années 1980 et a frappé des milliers de bovins en Europe.

Quelles sont les causes de cette situation ? D'abord les progrès dans l'identification des micro-organismes responsables des maladies infectieuses, connues depuis longtemps, mais pour lesquelles les techniques de culture ne permettaient pas jusqu'ici d'identifier l'agent pathogène en cause. Ensuite, l'apparition de maladies liées au bouleversement de nos écosystèmes et de nos comportements. L'exemple de la maladie de Lyme, responsable d'une épidémie aux États-Unis, illustre cet état de fait. Le pathogène en cause est un spirochète nommé *Borrelia burgdorferi*. La progression de cette affection est liée à la prolifération des daims dans le nord-est des États-Unis où ils ne sont plus chassés et où les maisons possèdent un grand jardin sans barrière à proximité des forêts. Les tiques porteuses du spirochète, sont amenées par les cervidés et piquent volontiers l'homme. Il en résulte une augmentation spectaculaire de cette maladie infectieuse dans les régions exposées. De manière générale, les tiques sont à l'origine de plusieurs nouvelles maladies dont des rickettsioses au Japon et en Afrique.

On a également signalé de nombreux cas de maladies émergentes chez les animaux sauvages. Les causes sont diverses :

- Le passage d'animaux domestiques à des espèces sauvages vivant à proximité. On peut citer parmi d'autres le passage du morbillivirus canin (maladie de Carré) au lion qui a provoqué de très fortes mortalités en 1991 dans le parc du Sérenguéti en Afrique.
- Le passage de plus en plus fréquemment observé de pathogènes d'une espèce sauvage à une autre. Des mortalités massives ont ainsi été constatées récemment chez des animaux marins tels que les mammifères et les coraux, en raison d'une augmentation de la fréquence des épidémies, et de l'apparition de nouvelles maladies. L'origine de beaucoup de ces nouvelles maladies s'explique par le passage d'un pathogène à un nouvel hôte et non pas par l'apparition de nouveaux pathogènes. Il est probable que les changements climatiques et les activités humaines qui ont accéléré le transport d'espèces dans le monde ont mis en contact des hôtes avec des pathogènes auxquels ils n'avaient pas été exposés jusque-là, ce qui expliquerait cette explosion de nouvelles maladies chez différentes espèces.

### **6.3 MODIFICATIONS DE L'ENVIRONNEMENT, DIVERSITÉ BIOLOGIQUE, ET SANTÉ HUMAINE**

Les changements de l'environnement sont à l'origine de l'apparition ou du développement de nombreuses maladies affectant les populations humaines. L'extension des périmètres irrigués, la mise en eau de barrages, favorisent ainsi la pullulation de vecteurs tels que les moustiques ou les mollusques. L'accroissement de la population mondiale et l'occupation de nouveaux territoires augmentent les probabilités de contact entre l'homme et des espèces vectrices d'organismes pathogènes. Le commerce international et les nombreux échanges intercontinentaux entraînent également la dissémination des pathogènes ou de leurs vecteurs. Il faut ajouter les modifications des modes de vie, et la concentration humaine dans les villes qui favorise la transmission d'homme à homme. Sans vouloir dresser la liste exhaustive des conséquences des changements de l'environnement et de la diversité biologique sur la santé humaine, les quelques exemples ci-dessous illustrent la diversité et l'ampleur de ces phénomènes.

### 6.3.1 Les échanges intercontinentaux

L'un des risques majeurs des transferts internationaux est d'introduire dans un milieu récepteur des virus, des bactéries, des champignons, des protozoaires, et des parasites, ainsi que leurs vecteurs ou leurs réservoirs potentiels. Il y a de nombreux exemples de mortalités massives de populations humaines ou d'espèces sauvages à la suite de l'introduction de nouveaux agents pathogènes.

Le vecteur de l'agent infectieux peut être l'homme lui-même. Ainsi, plusieurs millions d'hommes sont morts dans le Nouveau Monde, une fois mis en contact avec les maladies infectieuses des conquistadors. La variole amenée par l'armée espagnole en 1520 au Mexique, a tué 3,5 millions de personnes, soit la moitié de la population autochtone, en seulement deux ans. Encore de nos jours, des tribus amazoniennes peuvent être décimées par le contact avec de nouveaux agents infectieux comme la rougeole.

La situation est plus complexe lorsque le cycle de l'agent infectieux comporte un hôte intermédiaire et/ou un vecteur. Au XVII<sup>e</sup> siècle, les bateaux transportant des esclaves de l'Afrique vers les Caraïbes, ont amené avec leurs réserves d'eau douce le moustique *Aedes aegypti* vecteur de la fièvre jaune et de la dengue hémorragique. Les esclaves constituaient le réservoir de virus. *A. aegypti* a résisté jusqu'ici à de nombreuses campagnes d'éradication et constitue toujours le principal vecteur de la fièvre jaune urbaine.

Le moustique *Aedes albopictus* a été introduit aux États-Unis, en 1985, en provenance du Japon, à l'occasion de l'importation de pneus usés destinés à des usines de retraitement de caoutchouc. La larve a pu survivre dans la gaine interne du pneu où il y avait un peu d'eau de pluie. Le moustique qui s'est ensuite disséminé rapidement peut transmettre la dengue, ainsi que des arbovirus responsables d'encéphalites. Cette espèce en expansion continue à coloniser de nouveaux territoires. *A. albopictus* est arrivé également au Brésil, au Nigéria, en Italie et en Nouvelle-Zélande.

Une situation un peu comparable se retrouve avec la malaria. *Anopheles gambiae* fut introduit au nord-est du Brésil en 1930 par un navire provenant d'Afrique de l'ouest. Au cours des années suivantes la maladie s'est répandue à un point tel qu'un programme sans précédent d'éradication du moustique a dû être mis en place, avec succès d'ailleurs, puisque le dernier anophèle a été capturé en 1940 dans cette région.

Chez les animaux domestiques, on a également de nombreux exemples de transferts de parasites d'un continent à un autre et de passages de pathogènes chez des espèces voisines. À la fin du siècle dernier les écrevisses européennes ont été en grande partie décimées par une épidémie inconnue jusque-là, la « peste de l'écrevisse ». Cette épizootie à propagation rapide, dont on a appris par la suite qu'elle était due à un champignon, a probablement été transportée du Mississippi en Italie dans le ballast d'eau douce de navires marchands. Cette maladie sévit encore de manière sporadique en Europe. Au cours des années 1970, l'huître plate *Ostrea edulis* qui constituait l'essentiel de la production conchylicole française, a été décimée par un parasite, *Bonamia ostreae*, probablement introduit de la côte Ouest des États-Unis avec du naissain.

### 6.3.2 Les nouvelles technologies liées au mode de vie

L'introduction de nouvelles technologies est également responsable de la mise en relation de l'homme avec des micro-organismes qui ne nous atteignaient pas jusqu'ici. Un cas célèbre est celui des légionelloses. À la suite d'une réunion des membres de l'American Legion en 1976, de nombreux anciens combattants succombent à une pneumonie accompagnée de fortes fièvres. On isole la responsable : une bactérie en forme de bâtonnet qui recevra le nom de *Legionella pneumophila*. Depuis, de nombreux cas ont été signalés un peu partout dans le monde. Mais le diagnostic de la maladie du légionnaire est difficile car le genre *Legionella* comprend plusieurs dizaines d'espèces et, à ce jour, quinze groupes sérologiques ont été identifiés. Dans 85 % des infections humaines il s'agit de *L. pneumophila* du séro groupe 1, mais dans 5 % des cas il s'agit d'un des quatorze autres sérogroupes. Quant aux autres 10%, les infections sont dues à d'autres espèces que *L. pneumophila*. Les sources de contamination les plus fréquentes sont les réseaux d'eau chaude (douches, jacuzzi, jets d'eau décoratifs), et les tours de refroidissement, lorsqu'on inhale les bactéries contenues dans le nuage de vapeur d'eau émis par ces installations. Le nombre de cas déclaré en France et dans le monde est en nette augmentation (582 cas en l'an 2000 en France).

Dans le domaine alimentaire, des changements de comportement ont également suscité l'apparition de nouvelles pathologies ou du moins le retour de maladies rares connues depuis longtemps. Ainsi l'incidence des épidémies de salmonelloses s'est accrue depuis 20 ans en Europe et en Amérique du nord où le sérotype *enteritidis* de *Salmonella* est devenu la souche prédominante. Cette infection est liée en grande

partie à la consommation d'œufs contaminés. À partir d'un clone unique découvert en 1982, la « bactérie des hamburgers », *Escherichia coli* O157 a atteint un développement spectaculaire, causant des centaines de milliers d'infections à travers le monde. Les listérioses quant à elles découlent le plus souvent de la consommation de fromages ou de viandes transformées (langue et rillettes de porc par exemple) ayant subi une conservation prolongée en chambre froide. L'agent pathogène, *Listeria monocytogenes*, peut en effet se multiplier à basse température. Ces deux exemples illustrent les conséquences de modifications du mode de vie : restauration de type industriel et restauration rapide.

### 6.3.3 L'eutrophisation des eaux et la prolifération d'algues toxiques

Sur toutes les côtes d'Europe, ainsi qu'en d'autres endroits de la Planète, on observe périodiquement des proliférations d'algues microscopiques, parfois décrites sous le nom « d'eaux rouges ». Les organismes responsables sont le plus souvent des Dinoflagellés dont une quarantaine d'espèces toxiques ont été identifiées dans le monde. Elles produisent des toxines qui peuvent causer des mortalités dans la faune marine et des intoxications parfois fatales chez l'homme. Le plus souvent la contamination est due à la consommation des coquillages ayant eux-mêmes ingéré les algues toxiques. Les symptômes sont des douleurs abdominales, des diarrhées et des vomissements. Les substances toxiques, dont certaines sont parmi les plus puissantes connues, peuvent entraîner une paralysie des centres nerveux et secondairement la mort par asphyxie.

Si l'existence de ces algues est connue depuis longtemps, la fréquence et l'ampleur de leur apparition ont considérablement augmenté au cours des dernières années. On compte chaque année plusieurs milliers d'intoxications en France. L'une des explications avancées est le déséquilibre écologique provoqué par les activités humaines. En effet, l'utilisation d'engrais qui sont lessivés par les pluies et entraînés vers le milieu côtier par les rivières, ainsi que les effluents domestiques riches en éléments nutritifs, sont à l'origine d'un enrichissement de l'eau de mer qui favorise ces proliférations algales. En milieu d'eau douce, les cyanobactéries se développent comme les Dinoflagellés dans les milieux eutrophisés et émettent également des toxines dangereuses pour l'Homme...

La ciguatera ou « gratte » est provoquée par des neurotoxines marines dans plusieurs zones du Pacifique et de l'océan Indien. On a longtemps

pensé que ces toxines étaient produites par plusieurs variétés de poissons marins, alors que le responsable est le dinoflagellé *Gambierdiscus toxicus*, vivant en épiphyte des grandes algues ou de coraux, et consommé par les poissons.

### 6.3.4 Les allergies

L'allergie, qui est souvent une expression pathologique de l'anaphylaxie, apparaît comme une hypersensibilité immédiate parce que l'effet réactionnel apparaît dans les minutes qui suivent la stimulation. Elle a comme support immunologique l'induction par un antigène (ou allergène), et la synthèse d'une classe particulière d'anticorps, immunoglobulines E ou IgE. Les facteurs extrinsèques responsables de la production d'IgE chez l'homme, se trouvent le plus souvent dans l'environnement. Sans danger pour la plupart des individus, ils se comportent comme des antigènes banals chez les sujets sains et comme des allergènes chez les patients allergiques.

Les pneumallergènes, responsables des sensibilisations respiratoires, ont diverses origines :

- Les *pollens* qui sont responsables de 50 % des cas d'allergie dans notre pays, soit près de 4 % de la population. Les principales sources sont les pollens de graminées et d'arbres. L'introduction de plantes originaires d'autres continents peut augmenter les risques de réactions allergiques.

Originnaire d'Amérique, l'ambroisie (*Ambrosia artemisiifolia*) qui appartient à la famille du tournesol est apparue en Europe à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, introduite avec le trèfle rouge d'Argentine et les plants de pomme de terre. Cette plante pionnière, opportuniste, affectionne les terres dénudées telles que les friches et bords de route, mais également les terres cultivées et les sols faiblement plantés. Son pollen très fin et particulièrement abondant est un allergisant redoutable. Un seul pied peut émettre 2,5 milliards de grains de pollen qui peuvent être transportés par le vent jusqu'à 100 km de leur point d'origine. Des troubles interviennent chez les personnes sensibles à partir d'un à trois grains de pollen par mètre cube d'air. Or dans la région Rhône-Alpes on observe jusqu'à 100 grains par mètre cube au moment du pic de pollinisation (d'août à octobre), et près de 10 % de la population y est allergique, ce qui crée un problème sérieux de santé publique. Il semble que la prolifération récente de l'ambroisie dans cette région française soit le résultat du gel de terres agricoles imposé par la Commission de Bruxelles au début des années 1990. Des campagnes d'éradication ont été entreprises, avec une efficacité toute relative cependant.

- Les *acariens* du genre *Dermatophagoides* constituent la principale source d'allergies dans les poussières des maisons et sont responsables de la majorité des asthmes à composante allergénique. Le matelas est leur véritable niche écologique, mais on en trouve également dans les tapis et moquettes, ainsi que dans des aliments entreposés. Les modes de vie modernes ont ainsi profité dans une certaine mesure aux acariens.

## 6.4 LA MONTÉE EN PUISSANCE DES MALADIES VIRALES

Les maladies infectieuses sont le témoin des rapports de l'homme avec son environnement et des stratégies de reproduction des micro-organismes pathogènes qui trouvent chez l'homme un terrain fertile. L'augmentation de la population humaine, ainsi que la multiplication des contacts avec d'autres animaux créent des conditions favorables pour que certains micro-organismes choisissent l'Homme comme hôte privilégié. L'émergence de nouveaux virus, notamment des virus causant des fièvres hémorragiques tels que le virus Ebola ou celui de la dengue, ou encore les virus du SIDA, est une préoccupation croissante des services de santé.

Comment un virus peut-il émerger et générer une maladie jusqu'alors non identifiée chez l'Homme ? D'une part les virus, compte tenu de leur cycle de vie rapide, ont la capacité de s'adapter très vite aux changements de l'environnement par rapport aux hommes et autres animaux à durée de vie plus longue. L'émergence d'un virus peut ainsi résulter de l'évolution *de novo* d'un nouveau variant viral, à la suite de mutations ou de recombinaisons entre des virus existants qui peuvent engendrer des souches plus virulentes. Le virus A de la grippe, par exemple, évolue sans cesse et de nouvelles souches du virus se propagent dans les populations humaines. La souche étant nouvelle, personne ou presque n'est immunisé contre elle car les vaccins protègent seulement contre les souches connues qui ont servi à mettre au point les préparations vaccinales. Ne rencontrant aucune résistance, la nouvelle souche se répand rapidement dans le monde entier et peut provoquer de nombreux morts.

D'autre part, il est probable que certains virus qui existaient depuis longtemps dans l'environnement, au sein de certaines espèces animales, nous apparaissent tout d'un coup à la faveur d'une transformation de l'environnement. Ainsi, la déforestation en vue de créer des zones

de cultures, facilite la multiplication des rongeurs qui servent souvent de réservoirs animaux aux virus, et la création de barrages favorise la pullulation des moustiques qui sont des vecteurs de nombreux pathogènes. Autant de facteurs qui multiplient les possibilités de contact entre le virus et un nouvel hôte tel que l'homme. Il faut y ajouter un phénomène particulièrement important qui est le transfert accru de ces maladies et de leurs vecteurs à travers le monde.

Pour qu'un microorganisme émergent devienne une menace de santé publique il faut qu'il franchisse deux étapes :

- *L'introduction du virus dans un hôte nouveau*, l'Homme en l'occurrence. Cette phase implique l'existence d'un réservoir chez au moins un animal sauvage et met en jeu des mécanismes de transmission entre l'animal et l'homme, par le biais généralement de vecteurs animaux. Les réservoirs animaux les plus importants sont les rongeurs, ainsi que les arthropodes (insectes, tiques, etc.). On a identifié des centaines de virus chez les arthropodes (arbovirus) dont au moins une centaine peut provoquer des maladies chez l'Homme.
- *La dissémination du micro-organisme parmi les populations du nouvel hôte*, ce qui implique la mise en jeu de mécanismes de propagation adéquats. Les déplacements de population lors de conflits, l'urbanisation, les voyages (des hommes et des vecteurs) sont des facteurs favorables à la dissémination des virus. Le virus du SIDA (ou VIH) a diffusé depuis sa découverte en 1981, de l'Afrique au continent américain puis à l'Europe et à l'Asie. Mais on sait que le virus était présent dès 1970 et s'était déjà répandu en Afrique entre 1970 et 1980. Et l'identification de virus apparentés au virus du SIDA chez des animaux aussi variés que le mouton, le chat, le cheval ou la chèvre indique que la famille VIH est ancienne. Divers singes africains sont naturellement infestés par des rétrovirus proches du VIH mais qui ne provoquent pas de SIDA chez ces animaux. Un des virus humains, le VIH2 est très proche de celui du singe mangabey qui vit en Afrique de l'Ouest. Des contaminations à l'homme à partir de morsures ont pu se produire. Quant au VIH1, il aurait pu être transmis par des chimpanzés dont certains sont porteurs d'un virus très proche. Mais on ne sait pas estimer avec précision à quel moment ces virus ont pu franchir la barrière d'espèce. Selon d'autres hypothèses, les hommes sont contaminés depuis longtemps, mais le virus était peu répandu ou peu virulent. L'épidémie actuelle pourrait résulter à la fois d'une évolution de la pathogénicité du VIH humain et de modifications dans les comportements sociaux qui ont favorisé la diffusion.



TABLEAU 6.1 QUELQUES EXEMPLES DE MALADIES ÉMERGENTES

Virus	Symptômes	Distribution	Hôtes naturels	Causes de l'émergence
Fièvre jaune	Fièvre	Afrique, Amérique du Sud	Moustiques, singes	Urbanisation, barrages
Dengue	Fièvre avec ou sans hémorragie	Afrique, Asie	Moustiques, hommes/singes	<i>Idem</i>
Fièvre de la vallée du Rift	<i>Idem</i>	Afrique	Moustiques, ongulés	Barrages, irrigation
Hantaan	Fièvre hémorragique	Asie, Europe., États-Unis	Rongeurs	Contact avec rongeurs
Fièvre de Lassa	Fièvre hémorragique	Afrique	Rongeurs	Rongeurs ?
Ebola	Fièvre hémorragique	Afrique	Inconnu	Petits mammifères ?

De nouveaux micro-organismes qui sont à l'origine de maladies chez l'Homme continuent d'être détectés. Les quelques exemples ci-dessous illustrent cette situation.

### 6.4.1 Les morbillivirus

Le plus connu des morbillivirus est le virus de la rougeole qui tue encore au moins un million de personnes chaque année dans le monde malgré un vaccin efficace. On connaissait également d'autres virus de cette famille responsables de la maladie de Carré chez le chien, et d'une maladie analogue chez les bovins. Mais depuis une dizaine d'années d'autres morbillivirus ont « émergé » et le nombre de virus connu a doublé. On a ainsi identifié un « morbillivirus du phoque » chez des animaux morts en grand nombre en 1988 sur les côtes d'Europe du Nord, et probablement contaminés par l'intermédiaire de visons d'élevage. Un virus voisin a été identifié chez des phoques du lac Baïkal, morts eux aussi en grand nombre. Il est proche de celui de la maladie de Carré et l'on pense qu'il a été transmis aux phoques par les chiens vivant sur le rivage du lac. De même, dans le parc national du Serengeti en Tanzanie, un nombre considérable de lions sont morts d'une maladie qui ressemble beaucoup à la

maladie de Carré. Les félins seraient de nouveaux hôtes de ce virus canin qui a provoqué par ailleurs, dans cette même région, une épizootie sur les hyènes mouchetées.

### 6.4.2 Les virus des fièvres hémorragiques

Le plus connu d'entre eux est le virus amaril, un *Flavivirus* responsable de la fièvre jaune. Ce virus infecte également des singes et la fièvre jaune serait en réalité une zoonose qui existait peut-être depuis des milliers d'années avant d'être identifiée chez l'Homme. L'Afrique est le continent d'origine du virus qui aurait gagné le Nouveau Monde en même temps que le moustique vecteur appartenant au genre *Aedes*. Autrefois limitées à la savane et en bordure de forêt, les épidémies africaines, qui sont de loin les plus sévères, gagnent actuellement les cités en expansion qui procurent de nouveaux gîtes aux moustiques.

D'autres *Flavivirus* sont connus depuis longtemps comme la dengue ou « grippe des Tropiques », elle aussi transmise par les moustiques (*Aedes aegypti*). La dengue qui est une maladie relativement bénigne peut être provoquée par quatre types de virus, mais une forme hémorragique beaucoup plus grave a émergé au début des années 1950 en Asie du Sud-Est, et s'est étendue depuis à l'océan Indien et à l'Amérique latine.

Les « nouveaux virus » de fièvres hémorragiques, dont certains ne sont connus que depuis quelques années appartiennent à d'autres familles que les *Flavovirus*.

- Le virus de la fièvre de la vallée du Rift a d'abord été à l'origine d'épizooties avant de causer des morts humaines à partir de 1970, avec la mise en eau du barrage d'Assouan qui a favorisé la pullulation des moustiques et créé des concentrations humaines et animales favorisant la contamination.
- Le virus *Hantaan* (Hantavirus) a fait de nombreux morts durant la guerre de Corée au début des années 1950. Il fut identifié en 1976 dans les poumons du mulot des champs, son principal réservoir en Corée. Des milliers de personnes sont contaminées chaque année, principalement en Chine.
- Le virus *Ebola* a été découvert en 1977. C'est l'un des plus pathogènes pour l'homme, à l'origine de plusieurs épidémies en Afrique. La maladie touche aussi les singes. La fièvre de Lassa, endémique en Afrique de l'Ouest, est une maladie hémorragique semblable à Ebola. Le virus est présent chez des rongeurs et la contamination s'effectue par contact avec les excréments des rongeurs.

### Maladies émergentes, virus et rongeurs

Les occasions d'interactions entre les humains et les populations de rongeurs sont nombreuses et constantes, tant en milieu urbain, qu'en milieu agricole ou forestier. Or les rongeurs ont en commun avec l'homme un grand nombre d'agents de maladies et de parasites. Ce sont notamment des « réservoirs naturels » de virus transmissibles à l'homme. Ainsi, les mulots et les campagnols sont les hôtes habituels des *Hantavirus*. En Amérique du Nord les souches Sin Nombre sont véhiculées par la souris à patte blanche. En Amérique du Sud, plusieurs espèces de rongeurs servent d'hôtes à des virus de la famille des *Arénavirus*. En Afrique de l'Ouest, plusieurs espèces de rats (*Mastomys* sp.) seraient également impliquées dans la transmission du virus de la fièvre de Lassa.

Les risques inhérents aux interactions hommes/rongeurs, augmentent parallèlement à la densité des rongeurs, à la diversité en espèces et avec la proximité des humains. La création d'habitats nouveaux par l'homme peut favoriser la pullulation de certaines espèces de rongeurs, augmentant les risques de contact. De même, l'Homme par son comportement peut développer des activités (déboisement par exemple) qui le rapprochent de certaines espèces de rongeurs avec lesquelles il avait jusque-là peu de contacts.

Avec les bateaux, les Européens ont également introduit le rat, *Rattus norvegicus*, dans de nombreuses régions du monde. Cette espèce transmet la bactérie de la peste, *Yersinia pestis*. En Amérique du Nord, il y a eu passage progressif de la bactérie à des rongeurs autochtones, de telle sorte que le réservoir est maintenant permanent et rural. Si la peste est actuellement contenue dans la plupart des régions du monde, elle est susceptible néanmoins de réapparaître à tous moments. Au Pérou, par exemple, elle a fait plusieurs dizaines de morts au début des années 1990.

Les maladies infectieuses apparaissent ainsi comme le fruit d'une co-évolution dynamique. D'une part il y a évolution des micro-organismes qui s'adaptent à leur hôte grâce à leur plasticité génomique et à leur extraordinaire variabilité. D'autre part l'évolution des populations

infectées conduit à la sélection des individus les plus résistants. Le premier contact avec un agent infectieux inconnu peut provoquer des épidémies dévastatrices, mais la sélection des individus les plus résistants est à l'origine de l'émergence de populations qui sont capables de survivre au nouvel agent infectieux.

## 6.5 PHÉNOMÈNES D'ADAPTATION DES AGENTS PATHOGÈNES ET DE LEURS VECTEURS

Les hommes ont développé des moyens de lutte contre les pathogènes. Ils ont pensé à certains moments pouvoir juguler définitivement certaines endémies grâce au progrès technique. Cet espoir a été de courte durée en général car les pathogènes et leurs vecteurs ont déployé tout un ensemble de stratégies qui leur ont permis de survivre face aux moyens de lutte.

### 6.5.1 Résistance aux antibiotiques

Les antibiotiques, sont des substances chimiques naturelles produites par certains micro-organismes (champignons, bactéries du sol) qui ont la propriété, à faible concentration, de détruire ou d'inhiber la croissance d'autres micro-organismes. Le premier antibiotique (la célèbre pénicilline) a été découvert, en 1928, par Alexander Fleming, et introduit en thérapeutique en 1941. Les antibiotiques ont permis de contrôler pendant plusieurs dizaines d'années les bactéries pathogènes responsables des grandes épidémies.

Les premiers succès ont fait croire qu'il serait possible de maîtriser l'ensemble des maladies infectieuses. Mais l'utilisation des antibiotiques a comme corollaire, quasiment inéluctable, l'apparition des résistances bactériennes, car la plasticité de leur génome permet aux bactéries de s'adapter et de survivre. Dans certains cas une mutation intervient sur le chromosome bactérien. Dans d'autres cas la bactérie acquiert une information génétique provenant d'une autre bactérie déjà résistante (plasmide). La dissémination de résistances liée à la circulation des gènes entre bactéries est importante et explique la rapidité avec laquelle le phénomène de résistance évolue au sein du monde bactérien.

*L'émergence de bactéries résistantes aux antibiotiques est un phénomène inquiétant sur le plan de la santé publique. Lorsqu'en 1941 on a*

commencé à utiliser de la pénicilline, moins de 1 % des souches de *Staphylococcus aureus* étaient résistantes à cet antibiotique ; en 1994, 90 % des souches de ce même microorganisme sont devenues résistantes à la pénicilline par des mutations qui modifient la cible visée par l'antibiotique, ou encore lorsqu'elles acquièrent, d'une autre bactérie, l'information génétique permettant de détruire ou de neutraliser l'antibiotique. Depuis quelques années, plusieurs espèces bactériennes sont devenues résistantes aux quelque 200 antibiotiques mis au point depuis 60 ans. Et le problème va en s'amplifiant.

Les infections acquises à l'hôpital (dites infections nosocomiales) constituent un problème de santé publique préoccupant. L'hôpital offre des conditions propices au développement de la résistance aux antibiotiques : prescription élevée d'antibiotiques qui favorise l'émergence de bactéries résistantes ; concentration de population qui favorise la dissémination rapide des souches résistantes. Plus la résistance est élevée et plus on prescrit d'antibiotiques, ce qui entraîne une spirale infernale de la résistance. Cette situation oblige à poursuivre la recherche de nouveaux antibiotiques afin d'éviter de se trouver démunis devant une infection grave.

### 6.5.2 Résistance aux pesticides

L'apparition de résistances à des produits chimiques utilisés dans la lutte contre les organismes indésirables (pathogènes, vecteurs de maladies, ravageurs de cultures) est un phénomène de plus en plus courant qui touche tous les embranchements des êtres vivants, des bactéries aux eucaryotes les plus évolués. Ainsi, la résistance des insectes diminue l'efficacité des insecticides avec des répercussions en médecine vétérinaire (traitement antiparasitaire du bétail), en agriculture (protection des végétaux) et en santé humaine (traitement contre les vecteurs de maladies et contre les « nuisances »).

*La résistance aux insecticides est l'expression de la capacité des organismes à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales.* L'évolution de cette résistance dépend de plusieurs facteurs :

- *Les mutations* qui sont à l'origine de nouveaux variants ou allèles des gènes existants, dont des allèles responsables de la résistance ;
- *La sélection* qui trie les gènes les mieux adaptés à l'environnement. En présence d'insecticides, les gènes de résistance sont sélectionnés et, peu à peu, augmentent en fréquence.
- *La migration* qui permet à ces nouveaux gènes de se disperser hors de leur zone géographique d'origine.

L'action toxique des insecticides est due à leur fixation sur des récepteurs biologiques - la plupart du temps des protéines du système nerveux - dont le fonctionnement est alors perturbé. Ces molécules, cibles des insecticides, peuvent subir des mutations ponctuelles qui donnent aux organismes concernés la possibilité de survivre à des doses de substances toxiques qui sont normalement mortelles.

Mais la perte de toxicité peut également résulter d'une modification de l'activité des enzymes de détoxification, essentiellement des estérases. Il y a chez les individus résistants une surproduction de ces protéines qui piègent pratiquement toute molécule de pesticide qui pénètre à l'intérieur de l'organisme. Parmi les mécanismes biochimiques et génétiques impliqués, un des mieux connus est l'amplification des gènes qui codent pour ces protéines à activité estérasique. Dans le cas du moustique *Culex pipiens*, qui vit dans le sud de la France, deux mécanismes principaux sont à l'origine des résistances aux organophosphorés qui sont les insecticides les plus utilisés contre cet insecte. D'abord une détoxification accrue résultant de la surproduction de deux enzymes, les estérases A et B. La surproduction de l'estérase B est due à l'amplification, dans le génome, du gène codant cette enzyme. Ensuite l'apparition d'acétylcholinestérases résistantes, qui sont des protéines intervenant dans le fonctionnement du système nerveux central et qui sont habituellement inhibées par les organophosphorés.

### Les moustiques font de la résistance

La lutte contre les moustiques en Afrique de l'Ouest se fait par la pulvérisation d'insecticides et l'utilisation de moustiquaires imprégnées de pyréthriinoïdes. Ces méthodes sont mises partiellement en échec par le gène KDR (*knock down resistance*) qui résulte d'une mutation empêchant l'insecticide de se fixer dans l'organisme du moustique. La résistance apparue suite au traitement massif de champs de coton en Côte d'Ivoire, s'est étendue à de nombreuses régions d'Afrique de l'Ouest, avec une prévalence parfois supérieure à 90 %. La diffusion de cette résistance varie néanmoins selon les régions et selon les espèces d'anophèles.

## 6.6 SUBSTANCES D'INTÉRÊT MÉDICAL ET DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

La diversité biologique est une source importante de substances naturelles dont les principes actifs intéressent l'industrie pharmaceutique.

### 6.6.1 Les pharmacopées traditionnelles

Les pharmacopées traditionnelles constituent un recours fréquent, par défaut, pour les populations qui ne peuvent avoir recours à la pharmacopée chimique. Les plantes ont constitué depuis longtemps une source importante de médicaments. L'opium extrait du pavot somnifère, et ses constituants (morphine et dérivés) sont les médicaments anciens les plus connus car ils permettent de lutter contre la douleur. Puis vinrent les alcaloïdes et les principes actifs isolés des plantes telles que la ciguë, le quinquina (qui a donné la quinine et ses dérivés), la digitaline (extrait de la digitale) qui permet de traiter certaines déficiences cardiaques.

Pour des raisons économiques, environ 80% des êtres humains n'ont toujours pas accès à la médecine moderne et se soignent à partir de médecines traditionnelles qui font souvent appel aux plantes médicinales. Alors qu'environ 20 000 plantes sont utilisées dans le monde par les médecines traditionnelles, seulement 5 000 ont été étudiées comme des sources potentielles de substances à usage médical. C'est pourquoi certains défenseurs de la diversité biologique estiment qu'elle constitue un réservoir stratégique pour l'industrie pharmaceutique qu'il est indispensable de préserver dans la mesure où il est encore imparfaitement exploité.

Divers produits animaux sont également utilisés en médecine traditionnelle sans que les principes actifs soient explicités. La corne de rhinocéros ou les os de tigres, ont été à l'origine de commerces particulièrement lucratifs mais très préjudiciables pour les espèces concernées.

### 6.6.2 Diversité biologique et industrie pharmaceutique

Depuis 150 ans, les plantes médicinales ont fourni à la pharmacie des médicaments très efficaces. Des nouveaux médicaments ont été mis au point en recherchant les principes actifs de plantes médicinales qui, pour la plupart, étaient des plantes toxiques. C'est le cas de la digitale qui a fourni des cardiotoniques, ou du pavot qui a donné la morphine.

L'aspirine, produit pharmaceutique universel, provient de l'acide salicylique qui a été découvert dans la filipendule ; la pénicilline est issue de champignons du genre *Penicillium*. Encore récemment, de grands médicaments ont été isolés de produits naturels : des agents anti-tumoraux sont isolés de la pervenche de Madagascar (alcaloïdes), et de l'écorce de l'if américain (taxol).

La recherche de nouvelles molécules se heurte néanmoins à quelques difficultés. En effet, une fois l'identification faite, il n'est pas toujours possible de se procurer suffisamment de matériel vivant pour en assurer l'exploitation. Ainsi, la fabrication du taxol a nécessité en 1987 de l'ordre de 30 tonnes d'écorce d'if. Or l'if américain est à croissance lente et cet arbre était donc en danger de disparition. Ceci a suscité des réactions des mouvements de protection de la nature. Pour éviter le conflit on cherche à synthétiser chimiquement les composés actifs. On y est parvenu dans le cas du taxol, mais rien ne permet d'assurer *a priori* de la réussite d'une telle opération.

Les animaux sont également à l'origine de substances pharmacologiques. Le foie des requins contient des substances augmentant la résistance de l'organisme humain aux affections cancéreuses. Le venin des abeilles est utilisé dans le traitement des arthrites, et celui de nombreux serpents est utilisé en pharmacologie.

*L'industrie pharmaceutique mondiale a compris l'intérêt de la diversité biologique* car elle tire une partie non négligeable de son chiffre d'affaires de médicaments élaborés à partir de principes biologiquement actifs extraits de plantes, ou identifiés dans les plantes avant d'être reproduits synthétiquement. Plus de la moitié des médicaments utilisés actuellement possèdent comme matière active une substance naturelle extraite de plantes ou d'animaux.

On espère tirer profit de la vaste connaissance des plantes accumulée par les guérisseurs pour la recherche pharmaceutique. L'ethnopharmacologie développe ainsi l'étude des médecines traditionnelles et de leurs pharmacopées en cherchant à mettre en relation les savoirs ancestraux des médecines traditionnelles et les savoirs scientifiques actuels. Elle n'est cependant pas la seule voie d'accès au monde encore peu exploré des substances naturelles d'intérêt médical. Des vastes programmes de recherche systématique de nouvelles substances ont en effet été mis en place par l'industrie pharmaceutique. Il s'agit en l'occurrence de tester le maximum d'espèces à l'aide de techniques de criblage. Ainsi, la cyclosporine, qui a permis des progrès décisifs dans la transplantation d'organes en supprimant les barrières immunitaires a été découverte dans des champignons.



Depuis quelques décennies, l'extraordinaire diversité de la faune et de la flore marines a incité les scientifiques à y rechercher de nouvelles molécules aux propriétés chimiques inédites, dans un environnement encore peu exploité. Plusieurs milliers de substances sont aujourd'hui répertoriées, dont certaines appartiennent à de nouvelles classes de molécules sans analogues terrestres. Près de la moitié des molécules marines brevetées dans le monde depuis 1969 ont des propriétés antitumorales : la cytarabine (un antileucémique commercialisé sous le nom de *Aracytine*) provient d'une éponge de la mer des Caraïbes, la bryostatine dérivée d'un bryozoaire du golfe de Californie, est particulièrement prometteuse car elle inhibe le développement des tumeurs solides et des mélanomes. Les grands groupes pharmaceutiques s'intéressent également aux neurotoxines (par exemple le venin des gastéropodes), pour fabriquer des antalgiques.

Parmi les milliers de molécules d'origine marine identifiées jusqu'à présent, quelques dizaines seulement ont des perspectives de commercialisation. La raison principale est que de nombreuses substances ont été isolées chez des espèces rares qui ne peuvent être récoltées en grande quantité, et dont l'élevage est impossible. Quant à la synthèse chimique elle est souvent difficile compte tenu de la structure chimique extrêmement complexe des nouvelles molécules.

Depuis le début du  $xx^e$  siècle, l'exploration du monde microbiologique a aussi fourni sa part de principes actifs qui se sont ajoutés à l'arsenal thérapeutique issu du monde végétal. C'est l'ère moderne des antibiotiques : pénicilline, tétracyclines, streptomycines, etc. De fait, il existe dans la nature une extraordinaire diversité de structures moléculaires. Ces substances naturelles sont devenues l'objet d'un grand marchandage international. De manière schématique, les pays en développement possèdent une grande diversité biologique qui constitue potentiellement un gisement de molécules encore inexploité, convoité par les grandes entreprises pharmaceutiques ou les fabricants de cosmétiques.



## Chapitre 7

---

# Les ressources génétiques et les biotechnologies

On entend par ressources génétiques *le matériel génétique ayant une valeur économique effective ou potentielle*. L'agriculture, l'élevage, les pratiques culturales et industrielles, la transformation et la commercialisation des produits agro-alimentaires, ont amené les hommes à sélectionner et à multiplier un nombre restreint de races d'animaux, de variétés végétales et de souches microbiennes, les plus performantes vis-à-vis de leurs objectifs de sécurité alimentaire, de mise en valeur des milieux, de recherche de propriétés originales génératrices de profits.

Les ressources génétiques constituent un élément fondamental de la diversité biologique : variétés anciennes et modernes, races locales, formes sauvages apparentées. Elles permettent de maintenir ou de créer des systèmes de production pour les espèces domestiques, et de modeler les espèces cultivées selon différents besoins agricoles, industriels ou médicaux. Les ressources génétiques font partie intégrante de l'arsenal technologique et culturel des hommes. Pourtant elles ont été partiellement érodées au cours des dernières décennies. Ainsi, lors de la Révolution Verte des années 1960-1970 des variétés végétales à haut rendement, mais qui nécessitent un apport considérable d'intrants sous forme de pesticides et de fertilisants, ont conduit à l'abandon de certaines variétés locales.

## 7.1 LA DOMESTICATION DE LA NATURE : UNE LONGUE HISTOIRE

Depuis l'émergence de l'espèce *Homo sapiens*, l'utilisation des ressources végétales et animales s'est faite au jour le jour et en accommodant les aléas épidémiques ou climatiques. La maîtrise des outils et du feu a augmenté l'efficacité de la cueillette, de la chasse et de la culture, élargie le champ des migrations et des prélèvements, favorisée les efforts de domestication. L'agriculture et la prise de possession des territoires (défrichements et déforestations) ont été les grandes inventions des peuples néolithiques. De cette époque datent l'élevage des bovins, des caprins, des ovins, des chiens comme le choix raisonné des arbres à entretenir et des plantes à cultiver et à améliorer.

En Europe de l'Ouest, l'Antiquité est une période où les conquêtes romaines et l'expansion de la religion chrétienne amènent en pays océanique des plantes et des techniques qui n'y existaient pas : travail du sol et contrôle de l'eau, cultures de céréales et de la vigne, élevage des porcs, parcs pour le petit gibier (lapins), etc. Cette transformation était l'héritière tardive de celles qui avaient affecté, bien avant, l'Afrique de l'Est, l'Asie chinoise, l'Inde, la Perse, le Moyen-Orient, l'Égypte et la Grèce. En bref, depuis des milliers d'années, des sociétés tout autour de la planète se sont développées en tirant parti de la modification volontaire de leurs environnements biologiques. L'histoire explique que certaines tentatives ont aussi été des échecs : surexploitations et variations climatiques ont parfois ruiné le patrimoine collectif et les ressources disponibles. Les sociétés sahariennes disparues ou les cités perdues de la vallée de l'Euphrate en témoignent.

Au Moyen Âge un nouvel élan est donné en Europe à l'exploitation du vivant pour soutenir l'expansion des structures féodales et religieuses. Pour lutter contre les famines populaires, les moines poussent au défrichement de la forêt et initient de nouvelles implantations de culture et d'élevage. Les croisés ramènent d'Orient de nombreuses plantes inconnues (légumes et arbres fruitiers) et des animaux (les chats) que nous considérons aujourd'hui comme autochtones. Les apports et les transformations, qui occupent en partie la place des espèces endémiques européennes, sont ensuite activés par le commerce vers l'est méditerranéen et l'Asie. Les marchands de Gènes et de Venise introduisent de nouveaux produits (épices, colorants, etc.). Le milieu naturel change, les relations entre les hommes et le vivant sont plus complexes, mais la croissance démographique et économique se poursuit.

À la fin du XVI<sup>e</sup> siècle, Olivier de Serres dans son traité d'agriculture prônait pour la France des pratiques de bon père de famille. Il se souciait d'équilibrer les prélèvements et les exportations. Les profits tirés de la culture devraient être partagés entre gains immédiats et investissements destinés à maintenir le potentiel de production, la fertilité des sols et la diversité des ressources. L'auteur mettait en garde contre une exploitation qui extrait du vivant un profit comme le sel d'une mine et ne se préoccupe pas de fournir à l'agrosystème les moyens et le temps de se reconstituer. Là réside, en effet, la spécificité remarquable de la vie qui est capable de se reproduire et de tolérer des prélèvements à condition que ceux-ci ne mettent pas en péril sa capacité de reconstruction.

Les grands voyages transocéaniques, les grandes explorations et la colonisation du XVI<sup>e</sup> au XIX<sup>e</sup> siècles mettent l'Europe occidentale au centre du mouvement. De nouvelles espèces sont introduites, dont certaines sont maintenant indispensables à notre vie (maïs, pomme de terre, tabac, tomate, etc.). Les transferts se font aussi vers les autres continents (le lapin s'installe en Australie grâce à l'Homme). Le cheval revient en Amérique, accompagné par les moutons, les bœufs, les moineaux, et un cortège de plantes, mais aussi par la variole et la syphilis. La diversité biologique des grandes plaines américaines en est bouleversée.

Les deux derniers siècles sont marqués par une emprise grandissante, pressante et globale, des hommes sur la diversité biologique. Croissance démographique, progrès scientifique et technologique, évolution politique des idées et des nations, domination récente des économies fondées sur le capital, tous tirent une part de leur succès d'une exploitation accélérée du vivant à tous ses niveaux d'organisation.

Le propos peut être illustré de multiples façons. Le blocus continental imposé par l'Angleterre à l'empire napoléonien a provoqué autoritairement l'expansion de la domestication et de la culture de la betterave, changé la biodiversité des agrosystèmes et développé de nouvelles technologies en France. Parallèlement cet avatar politique plongeait les Antilles, dont la biodiversité avait déjà été mise à mal, cent ans plus tôt, par la monoculture de la canne à sucre, dans une crise sociale profonde.

Dans toutes les régions du globe, les conquêtes coloniales, les cultures de rente et le commerce international ont transformé la diversité biologique. Des crises écologiques localisées sont apparues : déforestations, cultures industrielles substituées à des pratiques plus respectueuses, introductions d'espèces invasives et de techniques modifiant les milieux.

Cette évolution rapide a les caractéristiques d'une course au trésor effrénée, impatiente de profits immédiats et peu soucieuse du lendemain. Les succès sont accompagnés d'échecs dont les conséquences

peuvent se manifester sur le long terme. Les extinctions d'espèces, les disparitions d'écosystèmes et de structures sociales originales en sont les manifestations visibles et prévisibles. Après avoir fait le tour de la planète les sociétés modernes constatent maintenant que la diversité biologique n'est pas inépuisable.

### Le sucre... et l'esclavage

Originnaire de Polynésie, la canne à sucre sauvage fut importée en Inde où sa culture est attestée dès 1200 avant notre ère. Les Assyriens, puis les Perses de Darius, acclimatèrent la canne dans leurs contrées et élaborèrent les méthodes pour extraire et raffiner le sucre. Ce dernier était partie prenante du commerce des épices qui fit la fortune des ports de la Méditerranée. C'est en Crète (dont le nom arabe Qandi est à l'origine du sucre candi...) que fut installée la première raffinerie industrielle de sucre pour alimenter le commerce avec l'Occident où il atteignait des prix faramineux au Moyen Âge. Dans la foulée des croisades, les seigneurs d'Occident avaient conquis l'île de Chypre où ils implantèrent la canne à sucre, puis les Portugais l'acclimatèrent dans l'île de Madère au xv<sup>e</sup> siècle. La découverte du Nouveau Monde ouvrit de nouveaux espaces à cette culture, notamment dans les Indes occidentales (îles Caraïbes). La culture de la canne qui nécessite beaucoup de main-d'œuvre, mobilisa d'abord les condamnés et repris de justice. Mais devant la « mauvaise volonté » des Indiens caraïbes (qui payèrent de leur vie le refus de travailler pour les colons européens), on fit appel aux esclaves d'Afrique noire dans les exploitations sucrières. Le système de « commerce triangulaire » entre l'Afrique, l'Amérique et l'Europe, mis en place par les Anglais et les Français, consistait à acheter des esclaves sur les côtes africaines, à les transporter aux Caraïbes et à les échanger contre du rhum et du sucre. Ces pratiques constituèrent au xvii<sup>e</sup> et xviii<sup>e</sup> siècles l'épine dorsale du commerce mondial. Il faudra attendre le milieu du xix<sup>e</sup> siècle pour que l'esclavage soit aboli définitivement par les pays européens. Cela coïncida également avec l'émergence en Europe de la production sucrière à partir de la betterave, un résultat inattendu du blocus imposé par l'Angleterre à la France napoléonienne.

## 7.2 CRÉER ET SÉLECTIONNER DES ESPÈCES « UTILES »

L'acclimatation, la culture, l'entretien et l'élevage sont possibles grâce à l'aptitude à la reproduction conforme des cellules vivantes conférée par la réplication semi-conservative de l'ADN et la répartition équitable du matériel héréditaire entre cellules-filles lors de la division cellulaire. Les techniques de clonage, micropropagation, bouturage, greffage, etc., exploitent ces propriétés et permettent la multiplication en principe indéfinie (en tout cas suffisamment pour les besoins de l'agriculture et de l'industrie) de génotypes particulièrement bien choisis par et pour les utilisateurs.

Ensuite, l'amélioration génétique des plantes, des animaux et des microorganismes s'appuie sur les processus de mutation pour enrichir la panoplie des génotypes disponibles. Elle exploite, à l'occasion de prospections, le stock des mutations apparues spontanément dans l'espèce et ses proches parents sauvages; elle a parfois recours à la mutagenèse expérimentale pour enrichir la panoplie des génotypes disponibles. Les développements de la génétique depuis plus de cent ans ont rationalisé les pratiques empiriques des anciens obtenteurs et hybrideurs en pratiquant des croisements entre individus aux génotypes bien caractérisés et en analysant les descendance. Il est aussi possible de composer des génotypes recombinés qui présentent des assortiments inédits de gènes, plus intéressants que leurs parents, et de les multiplier pour le bénéfice de la collectivité.

L'améliorateur ne fait rien d'autre que d'utiliser les mécanismes biologiques naturels de la reproduction sexuée (animaux, champignons, plantes) et des échanges génétiques (bactéries) qui brassent et recombinent les molécules d'ADN; d'ailleurs génétique mendélienne et génétique quantitative sont établies sur ces processus. Ce faisant, soit dans les champs, soit dans les laboratoires, des collections de génotypes (donc d'individus) très variés ont été constituées; elles représentent un enrichissement de la diversité biologique créé par les hommes. Bien entendu ces spécimens vivent et se multiplient sous la responsabilité des Hommes qui assurent leur entretien et les protègent de la dérive génétique et de la rigueur de la sélection qu'ils subiraient s'ils étaient en compétition avec les plantes « sauvages » de la même espèce dans un milieu naturel. Pour éviter les dérives et les mutations spontanées qui se produiraient à l'occasion de la multiplication et de l'entretien d'effectifs élevés au regard des taux de diversification, les collections de ces spécimens sont conservées dans un état dormant :

graines sèches, pollens et spores lyophilisés, cryoconservation de sperme, de cellules somatiques et mycéliums. Le gestionnaire peut en extraire quelques aliquots pour s'assurer de la conformité aux types catalogués, de génotypes, de souches, de races locales, de cultivars ou d'écotypes qu'il a créés par expérimentation génétique et sélection ou rassemblés à l'occasion de prospections.

La même opération permet de procéder de façon récurrente à la réévaluation des qualités agronomiques ou industrielles des spécimens vis-à-vis des critères de sélection et de décider du maintien ou de l'élimination de l'échantillon considéré de la collection. De toute façon, sans l'intervention de l'Homme et sans conservation contrôlée, ces plantes évolueraient en entretenant des échanges avec les autres et leurs cousins sauvages. Ces processus sont d'ailleurs bien connus des agriculteurs qui voient parfois apparaître dans et autour de leurs cultures des adventices, comme des éleveurs qui savent que certains animaux domestiques retournent à l'état féral (chats, chiens, caprins, etc.)

### 7.3 GESTION ET DIVERSITÉ DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

Disposer, dans des collections, d'une riche gamme de génotypes diversifiés constitue un fonds où les utilisateurs seront susceptibles de trouver de nouvelles combinaisons génétiques pour répondre aux nécessités de la production et aux attentes de la société. En conséquence ces collections de ressources génétiques rassemblent principalement les espèces importantes pour les économies d'aujourd'hui. Ceux qui les possèdent et savent les utiliser ont un avantage dans une société dominée par le profit et organisée pour le commerce, la production et la valeur ajoutée apportée par la qualité et la transformation des produits agricoles. La recherche, quant à elle, trouve dans ces collections un remarquable outil pour étudier les processus de diversification génétique et d'évolution de la biodiversité dans des situations de pressions de sélection extrêmes comme en créent la désertification, les pollutions ou les changements climatiques. Le contenu de la collection est l'objet d'un renouvellement perpétuel.

Le but général de la gestion des ressources génétiques est d'assurer la conservation, la disponibilité et, si possible, la diversification du matériel biologique utile immédiatement ou dans le futur. Deux modes de gestion coexistent : gestion *ex situ* et gestion *in situ*.



La gestion *ex situ* tire parti de l'existence des collections de référence et des infrastructures de recherche, d'évaluation et d'exploitation existantes. Les spécimens ramenés des prospections ou issus des laboratoires d'amélioration y sont rassemblés et maintenus en conditions de conservation, à l'abri de pressions de sélection aléatoires. Le processus d'enrichissement génétique est entièrement contrôlé par les hommes et met en œuvre diverses techniques.

- Les *cultures de tissus in vitro* en sont une : la méthode consiste à conserver des parties minuscules de plantes dans des éprouvettes et à faire pousser de petits plants dans des tubes contenant un milieu nutritif. Elle convient au clonage intensif d'une espèce et à son stockage dans des conditions de croissance ralentie. Malgré ses limites c'est la seule méthode possible de conservation *ex situ* pour les plantes qui ne forment pas de graines ou qui se propagent par rhizome ou bulbe. Elle est associée parfois à la cryoconservation qui consiste à maintenir des cultures de tissus à très faible température, par exemple dans l'azote liquide ( $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$ ).
- Les *banques de graines, de pollens, de spores* sont une autre pratique. La plupart des espèces végétales donnent des graines qui sont la partie de la plante la plus facile à conserver. Pour certaines espèces, dont la majorité des céréales, les graines peuvent être séchées et maintenues à faible température (environ  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) sans perdre leur viabilité. Certaines graines peuvent ainsi survivre pendant une centaine d'années.

La gestion *in situ*, s'efforce quant à elle de maintenir la diversité génétique dans des sites où elle a été trouvée lors de prospections, ou introduite à partir de laboratoires. Elle y subit les contraintes complexes de l'environnement naturel (écosystèmes, agrosystèmes) et continue à évoluer. Plusieurs techniques sont utilisées.

- Les *banques de gènes au champ* : les espèces végétales qui ne donnent pas facilement de graines, ou dont les graines ne supportent pas la congélation, sont habituellement conservées sous forme de plantes sur pied. De nombreuses espèces cultivées, qui sont importantes pour les pays tropicaux, se reproduisent par voie végétative (patate douce, manioc, igname) et sont aussi conservées dans des jardins botaniques, des arboretums, ou des stations de recherche. C'est également sous cette forme que l'on conserve le matériel génétique de diverses espèces telles l'hévéa, le cocotier, le manioc, ainsi que le bananier et le caféier.
- La *conservation « à la ferme »* : l'objectif est de préserver les nombreuses variétés locales de plantes cultivées ou d'animaux domestiques

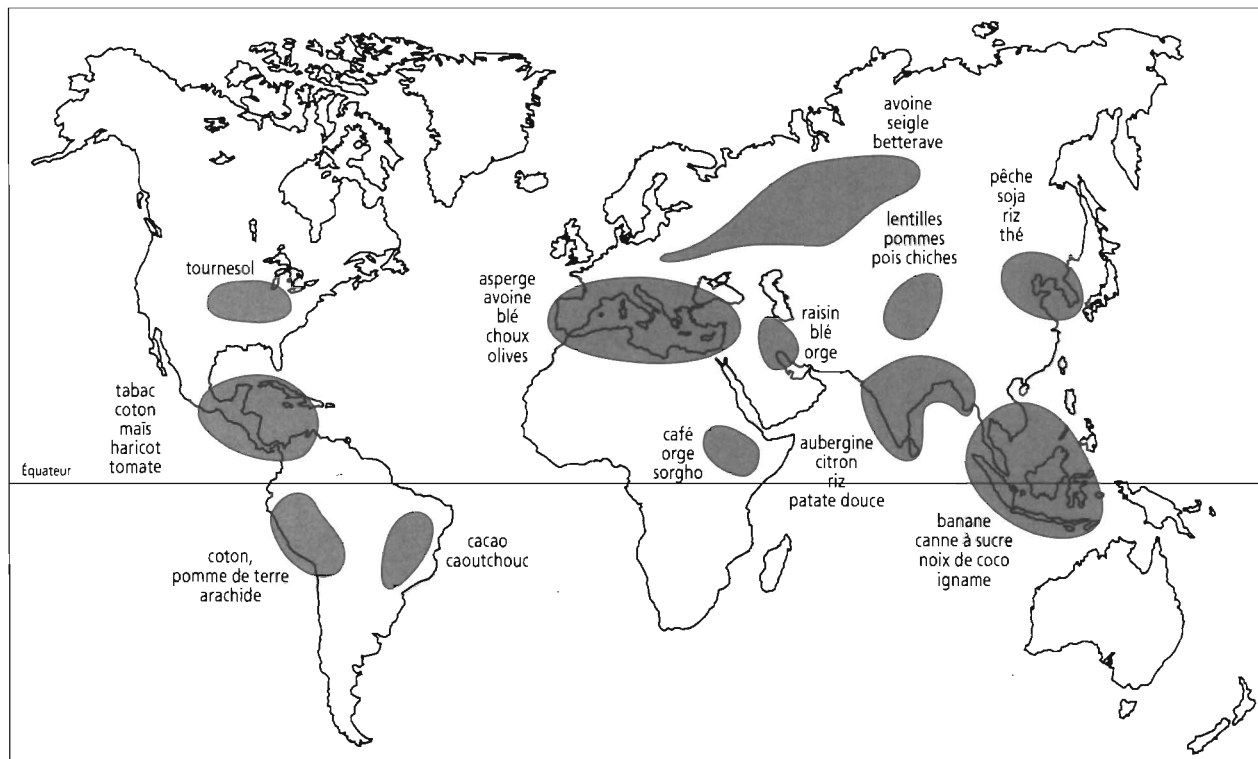
qui ont été patiemment sélectionnés par les agriculteurs sur des critères d'adaptation aux conditions locales ou d'usages spécifiques. Dans de nombreux pays les agriculteurs pratiquent à la ferme la conservation de la diversité génétique en entretenant des races traditionnelles.

- *La conservation in situ des ressources génétiques des plantes sauvages apparentées aux plantes cultivées.* Elle nécessite une approche spécifique car la plupart des aires protégées ont été établies pour entretenir un paysage renommé, ou pour sauver un mammifère ou un oiseau rare, mais rarement pour conserver une plante sauvage. En outre, beaucoup de ces variétés sauvages ne sont présentes que dans des zones assez limitées. Il en résulte que les zones naturelles protégées, déjà existantes, ne sont pas toutes aptes à la constitution de réserves génétiques de plantes sauvages apparentées et que des réserves spécialisées sont souvent nécessaires. Il semble logique d'accorder la priorité aux espèces qui ne peuvent être conservées facilement *ex situ* telles l'hévéa en Amazonie, le cacao et l'arachide en Amérique latine, le caféier en Afrique, les agrumes en Asie, etc.

Les deux modes de gestion sont clairement complémentaires pour optimiser l'enrichissement des ressources concernées. Quelque 200 banques de ressources génétiques (« *germplasm collections* ») publiques et privées existent à travers le monde. En France elles sont coordonnées par le Bureau des Ressources Génétiques qui énonce les principes de gestion et les méthodes de référence. Les collections sont ensuite organisées en réseaux par type de plantes (céréales à paille, conifères, etc.). Au niveau mondial, elles sont gérées par les Centres Internationaux de la Recherche Agronomique, structures exécutives de l'Organisation pour l'Agriculture et l'Alimentation des Nations Unies (FAO). Ces institutions conservent et enrichissent en particulier les ressources d'origines tropicales.

Toutes ces collections souffrent dans une optique de biodiversité d'un défaut constitutif. Elles ne présentent pas un échantillonnage équilibré de la diversité génétique végétale globale, puisque 60 % des accessions proviennent de moins de 1 % des espèces vivantes. De plus l'exploration des réserves potentielles est loin d'être assurée : les botanistes estiment que nous ne consommons que 3 000 espèces alors que 20 000 seraient comestibles !

Pour autant, avec près de cinq millions d'accessions les collections de ressources génétiques représentent une richesse incomparable qui a permis à la production agricole de suivre globalement (et grâce à la Révolution Verte) au cours du XX<sup>e</sup> siècle la progression démographique



**Figure 7.1** Aires d'origine des principales plantes cultivées.  
Ce sont des centres de diversité génétique car elles recèlent encore de nombreuses espèces sauvages, cousines des espèces cultivées.

des populations humaines (l'exemple des céréales – riz, maïs, blé, mil – est certainement le plus frappant).

La gestion des ressources génétiques animales se présente différemment : Seulement quelque 40 espèces sont concernées et la majorité ne fait pas l'objet de collections de ressources génétiques formellement organisées. Seuls les saumons ou les abeilles sont traités selon les mêmes démarches que les plantes. Un immense effort de cryoconservation est cependant réalisé par les banques de sperme dans le cadre de programmes d'inséminations artificielles. La gestion des ressources génétiques est dynamique, intégrée à la conduite et à l'amélioration des élevages d'animaux domestiques (bovins, chevaux, etc.). La conservation n'est qu'un objectif second par rapport à l'obtention de performances et de productions. Collections, banques de sperme et élevages contrôlés sont cependant indispensables pour entretenir la diversité des races domestiques. Le maintien des races locales à faible effectif demande pour les ovins, les caprins, les volailles, etc., des plans d'élevage adaptés et des troupeaux spécialisés. La charge financière en est partagée entre les institutions publiques, les associations de professionnels et de nombreux amateurs.

### **Les animaux domestiques**

La sélection naturelle et par l'homme a donné des milliers de races d'animaux d'élevage génétiquement différentes, adaptées à une grande variété de milieux naturels. Comme pour l'agriculture, l'intensification de l'élevage a entraîné au cours des dernières décennies une homogénéisation des productions et une diminution du nombre de races animales exploitées. D'après un rapport de la FAO, au moins un millier de races animales exploitées ont été perdues au cours du XX<sup>e</sup> siècle, et de l'ordre de 2 200 races pourraient disparaître dans les décennies à venir, soit un tiers des quelques 6 400 races de mammifères et d'oiseaux d'élevage. Près de la moitié des 2 576 variétés domestiques répertoriées en Europe sont ainsi menacées d'extinction faute d'être économiquement rentables. Or, le maintien de cette diversité permettrait peut-être de sélectionner, selon les circonstances, des animaux capables de résister à diverses maladies, de s'adapter aux changements climatiques ou de répondre aux demandes des consommateurs.

Les collections de champignons et de micro-organismes ont un double rôle : servir à la fois de référence en systématique et de source de matériel pour les utilisateurs. La Fédération mondiale des collections de cultures a recensé quelque 800 000 souches entretenues par près de 500 collections. Celles-ci font autorité en matière de nomenclature. Champignons et levures représentent 44 % de l'effectif, les bactéries 43 %, les virus 2 %, les 11 % restant comportent des algues, des protozoaires, des protistes, des plasmides. Comme les autres collections, elles ne présentent qu'une image biaisée de la diversité biologique parce que probablement plus des deux tiers des micro-organismes que les microbiologistes savent observer ne sont pas cultivables en conditions artificielles de laboratoire. Par conséquent ils n'entrent pas dans les collections vivantes (on les trouve cependant dans les banques d'ADN et de séquences).

En conclusion, les collections de ressources génétiques sont peut-être loin de leurs objectifs théoriques. Elles sont coûteuses et difficiles à entretenir. Leur simple maintien est menacé en cas de crise économique. En dépit de tous ces défauts, elles ont apporté la preuve de leur intérêt scientifique, économique et social. Une véritable lutte est engagée entre les États, les communautés, les entreprises (nationales et multinationales) et les individus pour s'assurer la propriété de ces ressources génétiques actuelles et futures. Les enjeux ont dépassé le niveau de la biologie. Ils sont si forts que la mise en œuvre de la Convention sur la Diversité Biologique passe surtout par des négociations sur les statuts, les droits et les redevances. Les régulations mondiales futures du commerce et de la propriété intellectuelle porteront sans aucun doute sur les ressources génétiques.

## 7.4 LA RÉVOLUTION BIOTECHNOLOGIQUE ET LES OGM

On désigne sous le terme biotechnologie, toute application technologique qui utilise des systèmes biologiques, des organismes vivants, ou des dérivés de ceux-ci, pour réaliser ou modifier des produits ou des procédés à usage spécifique.

La biotechnologie, comme procédé de modification du vivant, est une technique ancienne. L'Homme a créé des races d'animaux et des variétés de plantes en recourant à des méthodes de croisement, d'hybridation et de sélection. Les biotechnologies sont également utilisées depuis longtemps dans les fermentations et l'industrie

alimentaire, qu'il s'agisse des arômes, des colorants ou des additifs. Mais avec le développement des connaissances en biologie moléculaire, on dispose de nouveaux outils susceptibles d'être utilisés pour modifier le monde vivant.

### 7.4.1 La transgénèse

La transgénèse consiste à faire exprimer une partie du patrimoine génétique d'un organisme (qualifié d'organisme donneur) par un organisme d'une espèce différente (organisme hôte). Ces nombreuses applications potentielles de ce genre de technique sont liées, par exemple, à l'introduction de caractères nouveaux dans un organisme qui n'aurait pu les acquérir autrement. Ainsi, en principe, une plante peut intégrer un gène de poisson, de bactérie ou d'être humain. Mais la transgénèse ne génère pas d'hybrides contre nature qui ne seraient pas viables. Les échanges sont limités à quelques éléments génétiques qui vont entraîner des modifications de quelques propriétés particulières de l'hôte. *L'opération en soi n'a rien de très original dans la mesure où la nature y procède elle-même par des échanges et des associations génétiques spontanés : ainsi ce sont constitués après hybridation des polypléides végétaux naturels, ainsi se transmettent des caractères de virulence entre espèces bactériennes, ainsi des virus passent d'un animal à un autre ou à l'Homme.*

#### La génomique et la biologie intégrative

L'objet de l'analyse des génomes ou « génomique » est de dresser l'inventaire des gènes d'un organisme pour étudier leur fonction. Cette discipline est née à la fin des années 1980. La génomique décrit l'organisation du génome, réalise son séquençage et dresse l'inventaire des gènes. L'analyse des génomes de deux organismes végétaux modèles, le riz (50 000 gènes) et l'arabette des dames (*Arabidopsis*, environ 25 000 gènes) est achevée. Le décryptage de l'information génétique humaine vient d'être réalisé (environ 32 000 gènes), après celui de la levure de boulangerie (*Saccharomyces cerevisiae*, 5 800 gènes) en 1996, d'un ver nématode (*Caenorhabditis elegans*, 19 000 gènes) en 1998 et de la mouche du vinaigre (*Drosophila melanogaster*, 13 600 gènes) en 2000. La génomique fonctionnelle étudie les fonctions des

gènes, leurs modes de régulations, leurs interactions. La génomique embrasse ainsi l'ensemble du génome, la globalité du système biologique. Dans son sillage se profile une nouvelle période où l'étude globale du génome devient partie intégrante de la biologie : c'est l'émergence de la biologie intégrative, capable d'appréhender les phénomènes biologiques depuis la molécule jusqu'à l'organisme en situation réelle dans son environnement.

Au même titre que le génie civil se rapporte aux techniques mises en œuvre par les ingénieurs pour construire des routes et des ponts, le génie génétique regroupe l'ensemble des outils et méthodes employés pour conférer de nouvelles propriétés aux cellules vivantes en modifiant leur matériel génétique. Ces modifications s'effectuent par des combinaisons entre différentes molécules d'ADN, ce qui a valu au génie génétique l'appellation de « technologies de l'ADN recombinant ». Le génie génétique tire profit des avancées technologiques dans de nombreux domaines scientifiques, de la biologie cellulaire, de la biochimie, de la génétique, etc. Il constitue un élément à part entière du secteur des biotechnologies.

La notion fondamentale qui sous-tend le développement des travaux du génie génétique est bien l'unité du vivant. C'est l'universalité du support de l'information génétique, de l'organisation linéaire du génome et du code génétique qui a permis la transgénèse. Certains gènes, certaines séquences d'ADN, sont pratiquement identiques pour les bactéries, les plantes et les animaux, y compris l'Homme. D'autres sont propres à certains taxa, voire à d'autres espèces.

Une fois intégrés dans le génome de l'organisme, les transgènes sont transmis à la descendance au même titre que tous les autres gènes. Pour les espèces d'intérêt commercial, telles que les espèces de grande culture, on peut ainsi introduire des gènes qui autorisent la résistance aux maladies, aux ravageurs, aux herbicides, ou qui favorisent la production de nouvelles protéines. Ce sont ces nouveaux caractères qui déterminent l'avantage agronomique ou industriel, ainsi que le risque éventuel pour la diversité biologique naturelle.

### La bio-informatique

L'ADN est décrit par les lettres A, C, T et G qui représentent les bases des nucléotides constituant le code génétique. Les informations génétiques concernant les organismes vivants sont stockées dans de gigantesques bases de données dont le volume croît de manière exponentielle avec l'accumulation d'informations provenant du séquençage des génomes. Que faire de cette énorme masse de données ? L'intérêt de la génomique réside en effet dans l'utilisation qui pourra en être faite. La bio-informatique est une nouvelle discipline issue de la biologie et de l'informatique qui a pour objectif de rechercher dans l'accumulation de données brutes les informations utiles aux biologistes pour comparer, par exemple, les similitudes et homologies entre séquences d'ADN provenant d'organismes variés. Une application réside dans la recherche de principes actifs pouvant entrer dans la constitution de nouveaux médicaments. Une autre est d'envisager la mise au point de modèles qui vont permettre de prédire les fonctions des protéines associées aux gènes. De manière prospective, les spécialistes imaginent la modélisation bio-informatique de toutes les réactions biochimiques qui s'enchaînent jusqu'à l'apparition de la vie. Mais nous en sommes encore à la phase exploratoire...

#### 7.4.2 Les applications dans le domaine agricole

En agriculture, la forme de manipulation génétique traditionnelle était la sélection. Elle a permis de créer de nombreuses races et variétés, ainsi que des hybrides entre différentes espèces. De nos jours, ces méthodes simples mais qui demandent du temps, sont supplantées par les moyens issus de la biologie moléculaire. On peut extraire un seul gène d'une cellule animale ou végétale et l'introduire dans un individu de même espèce ou d'espèce différente pour que celui-ci acquière l'information souhaitée. Ces produits vivants de la biotechnologie moderne sont qualifiés d'OGM (organismes génétiquement modifiés) ou d'OVM (organismes vivants modifiés).

Le transfert de gènes est en particulier réalisable pour les plantes cultivées majeures. Il vise à conférer à certaines variétés des propriétés particulièrement intéressantes : résistance à des herbicides ou des



parasites, production de molécules utiles (vitamines, protéines), maturité contrôlable, etc. En Amérique du Nord et du Sud, en Chine, cela concerne des productions de masse comme le maïs, le soja, le colza ou le coton.

Depuis 1983, date de la production du premier tabac résistant à un antibiotique, le nombre des espèces qui ont fait l'objet d'un transfert de gènes a fortement augmenté. En Europe, les premiers essais transgéniques datent de 1987. C'est en 1994 que le premier fruit génétiquement modifié, une tomate à maturation retardée, a été commercialisé aux États-Unis suivi par des courgettes et des melons rendus résistants à des virus. Des recherches sont en cours également pour améliorer la résistance des plantes à la sécheresse ou à la salinité des sols. Il est possible de produire des plantes transgéniques qui sécrètent une substance toxique contre les insectes ravageurs, ce qui introduit une protection permanente et évite l'utilisation d'insecticides. Mais il existe un risque que ces propriétés se transmettent aux espèces apparentées et la biotechnologie pose des problèmes à la société.

En Europe, le nombre d'OGM autorisés est très réduit. En France ne sont autorisés à la culture que du tabac et du maïs tolérants à un herbicide ainsi que des variétés de maïs producteurs d'une protéine insecticide issue du *Bacillus thuringiensis* qui les rend résistants à la pyrale. Ces autorisations sont assorties de mesures de suivi (biovigilance, voir encadré) de l'utilisation des semences.

### 7.4.3 Comment prévenir les risques liés aux OGM

La mise sur le marché des organismes génétiquement modifiés (OGM) fait l'objet d'âpres débats entre les industriels des biotechnologies encouragés par les bénéfices potentiels de leurs innovations génétiques, les agriculteurs dont l'avenir est en jeu, et l'opinion publique qui a été échaudée par les atteintes récentes à la sécurité alimentaire. Or la régulation des risques potentiels portés par les OGM s'inscrit dans un contexte d'incertitude. Personne ne sait *a priori* si ces OGM auront un impact sur la santé humaine ou sur les espèces sauvages, et les scientifiques sont partagés sur les conséquences prévisibles. En fait, la disparition, la persistance ou la multiplication des OGM sont réglées comme celles de tous les autres êtres vivants par les trois processus de mutation, sélection et dérive génétique. Et c'est cela qui pose problème : potentiellement, certains de ces organismes sont susceptibles de prendre une place dans la biosphère qui n'est pas nécessairement celle que les Hommes leur

réservent dans leurs prévisions. L'avenir instruira à cette occasion les chercheurs sur les processus fondamentaux de l'évolution de la biodiversité. Mais en l'absence de certitudes scientifiques quant aux futurs possibles, la société poussée par les nécessités économiques qu'elle se donne, devra traiter la relation entre les organismes génétiquement modifiés et la biodiversité en termes de risques et de précaution. L'innocuité des OGM reste à prouver et des avis contradictoires s'expriment. Les interrogations des citoyens sur les risques potentiels des OGM ne trouvent pas vraiment de réponse dans le cadre institutionnel : pour refuser une innovation technologique, il faut prouver qu'elle est dangereuse ; encore faut-il que les recherches soient suffisantes.

Chez les plantes à fleurs, la dissémination du transgène à une autre espèce pourrait passer par la reproduction sexuée, c'est-à-dire par l'hybridation entre la plante cultivée et des espèces sauvages apparentées et adventices. Si ces dernières devaient acquérir la résistance à un herbicide il n'y aurait aucun intérêt à produire des espèces génétiquement modifiées résistantes aux herbicides. Cette hypothèse est prise au sérieux dans le cas du colza qui peut s'hybrider avec des espèces sauvages proches (navette, ravenelle), ainsi que pour la betterave. En revanche, le risque paraît nul pour le maïs ou le soja qui, en Europe occidentale, ne peuvent s'hybrider avec aucune autre espèce.

Actuellement la régulation des risques potentiels posés par les OGM s'est engagée dans deux directions : la politique de l'étiquetage et le protocole de biosécurité.

L'objectif central du protocole biosécurité adopté en janvier 2000 à Montréal est de protéger la diversité biologique des risques potentiels posés par les organismes vivants modifiés (OVM). Il définit les conditions d'échanges transfrontaliers des entités biologiques capables de transférer ou de répliquer du matériel génétique tels que les semences, les plantes et les animaux transgéniques qui possèdent une combinaison génétique inédite obtenue par recours à la biotechnologie.

Le protocole fait également la distinction entre les OVM destinés à être introduits dans l'environnement, et les OVM destinés à l'alimentation ou à être transformé en produits alimentaires. Pour les premiers, le protocole établit une procédure d'accord préalable pour chaque importation d'OGM, ce qui suppose que les pays disposent de l'information nécessaire pour décider en connaissance de cause, et qu'ils puissent refuser l'importation du fait de l'incertitude scientifique. Pour les seconds, tels que les huiles et les produits issus des

OVM (sauce tomate, œufs produits par des poules nourries au maïs transgénique), que le grand public considère à tort comme des OGM, les règles alimentaires et sanitaires nationales et internationales (*Codex alimentarius*) s'appliquent. La mise sur le marché doit faire l'objet d'une notification auprès du centre d'échange pour la prévention des risques biotechnologiques. Ainsi les produits mis sur le marché dans l'Union européenne et contenant plus de 1 % d'OGM doivent faire l'objet d'un étiquetage indiquant leur composition. Les risques liés à l'ingestion d'OGM ou de produits dérivés d'OGM sont la présence d'une substance indésirable dans l'aliment (toxique ou allergène) et/ou au transfert éventuel du transgène à la microflore du tube digestif.

### La biovigilance

La dissémination d'OGM dans l'environnement peut perturber l'équilibre écologique. La nature et l'importance des risques dépendent des caractéristiques biologiques des OGM et de leurs environnements. Ils doivent être examinés au cas par cas. Le principe de biovigilance a été rendu obligatoire par la Loi d'orientation agricole adoptée en 1999. Le champ d'application inclut les végétaux, les semences, les insecticides, les matières fertilisantes et les supports de cultures composés en tout ou partie d'OGM disséminés dans l'environnement ou mis sur le marché.

La biovigilance consiste à rechercher et à suivre l'apparition éventuelle d'effets non intentionnels des nouvelles variétés d'OGM sur les écosystèmes par la mise en place d'une surveillance à grande échelle de l'impact des OGM sur l'environnement. Il s'agit, en particulier, d'observer les effets sur les populations de ravageurs, sur la flore et la faune sauvage, sur les milieux aquatiques ainsi que sur les populations microbiennes y compris les virus. Ainsi, des recherches ont pu montrer qu'il n'y avait aucune différence significative de l'entomofaune (coccinelles, chrysopes, syrphes, etc.) entre les parcelles non transgéniques et les parcelles transgéniques de maïs OGM tolérant à la pyrale.

## 7.5 DROITS DE PROPRIÉTÉ ET MARCHANDISATION DU VIVANT

Alors que les scientifiques étudient le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des écosystèmes, les industriels sont intéressés par les gènes ou par des molécules, dans la perspective du développement du génie génétique et de la conquête de nouveaux marchés. En l'espace de 50 ans, le statut de la matière vivante est passé d'une conception d'objet naturel dont on pouvait découvrir les composantes mais non se les approprier, à celui d'une invention issue de l'activité humaine pouvant être protégée aussi bien que toute autre création humaine originale.

La Convention sur la Diversité Biologique est assez explicite quant aux enjeux. Le premier article stipule que les objectifs sont « la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques, notamment grâce à un accès satisfaisant aux ressources génétiques et à un transfert approprié des techniques pertinentes compte tenu de tous les droits sur ces ressources et aux techniques, et grâce à un financement adéquat ». La diversité biologique est ainsi apparue comme « l'or vert » notamment auprès de pays en développement qui pensaient monnayer son accès aux firmes industrielles des pays du Nord. La Convention sur la diversité biologique peut alors se lire comme un cadre juridique fixant les modalités d'exploitation des ressources biologiques.

De fait, avec le développement spectaculaire des biotechnologies, le patrimoine génétique est assimilé à une marchandise. En ratifiant la convention, les États se sont beaucoup plus préoccupés du partage des redevances issues de l'exploitation des ressources génétiques que de la conservation des espèces et des écosystèmes. Nous sommes loin de la notion de patrimoine commun de l'humanité...

Grâce au génie génétique, les gènes sont devenus matières premières pour l'industrie et objets de spéculations. La question de l'appropriation des ressources biologiques se pose et deux positions s'affrontent : l'accès libre aux ressources pour le bénéfice de tous (c'est la notion révisée de patrimoine commun de l'humanité) et le système de brevet, issu du monde industriel, et destiné à protéger les produits du génie génétique.

Actuellement, la question des droits de propriété intellectuelle sur le vivant est devenue le point central des négociations. Elle trouve toute sa pertinence dans le domaine de l'agro-alimentaire où la question a

été soulevée depuis longtemps. Les conflits de droits d'accès aux ressources et les modalités de rémunération ont en réalité fortement opposé les pays en développement et les pays industrialisés depuis le début des discussions.

### 7.5.1 L'engagement international de la FAO

L'engagement international sur les ressources phylogénétiques de la FAO, tient pour acquis que les ressources génétiques sont un patrimoine commun de l'humanité et qu'elles devraient en conséquence être accessibles à tous sans aucune restriction. La notion de patrimoine commun s'oppose, ici aussi, à celle de propriété privée et aux revendications de souveraineté nationale telles qu'elles apparaissent dans la convention. Les centres internationaux de recherche agricole (CIRA) qui possèdent des banques de gènes très importantes sont placés sous la juridiction de la FAO et fonctionnent dans cet esprit d'accès libre de droits sous contrôle international.

La FAO défend également le principe des droits des paysans définis comme une compensation financière et/ou des transferts de technologie pour leur contribution passée, présente, ou future à la conservation et à la valorisation des ressources phylogénétiques. La FAO a essayé de promouvoir un mécanisme financier de répartition équitable des bénéfices, tirés de l'exploitation des ressources phylogénétiques, entre les obtenteurs de variétés végétales et les peuples auprès desquels les ressources ont été obtenues. Mais ce mécanisme en est resté au stade de principe car les modalités de contribution et les mécanismes de redistribution n'ont pu être arrêtés.

### 7.5.2 Le Certificat d'Obtention Végétale (COV)

À partir des espèces, sauvages ou cultivées, et depuis une centaine d'années, des opérateurs publics ou privés ont développé par sélection et croisement des variétés « modernes » dont il est apparu légitime de protéger la diffusion par un système approprié. En France et dans une grande partie du monde, les variétés végétales en tant que telles sont exclues de la brevetabilité et protégées par le régime spécial des obtentions végétales (système UPOV – Union pour la protection des obtentions végétales). Entrée en vigueur en 1968 cette convention définit un droit de propriété intellectuelle, le certificat d'obtention végétale (COV), qui assure à l'inventeur d'une nouvelle variété une juste rémunération de ses efforts *via* l'exclusivité de la commercialisation de sa variété pour une période de 15 à 18 ans selon les espèces. Cependant le COV n'est

pas un brevet, car ce qui est protégé est le fait d'avoir obtenu une variété inédite qui a de nouveaux caractères par rapport aux variétés existantes. Ce système de protection intellectuelle permet d'utiliser librement le produit protégé dans de nouveaux schémas de sélection. La protection concerne en fait la combinaison spécifique des gènes constituant la variété, c'est-à-dire le talent et le travail d'assembleur de gènes du sélectionneur, mais non les gènes eux-mêmes.

### 7.5.3 La Convention sur la Diversité Biologique (CDB)

La convention consacre le principe de souveraineté des États sur leurs ressources génétiques. Le concept de patrimoine universel disparaît au profit de patrimoine national car les États sont libres de donner ou de vendre leurs ressources génétiques. L'accès à ces ressources nécessite un accord sur le partage juste et équitable des bénéfices économiques et du savoir technologique nécessaire à cette exploitation, ce qui suppose des mécanismes de transfert entre les parties. Un exemple d'application de ces principes fut l'accord bilatéral passé, en 1991, entre le gouvernement du Costa Rica et la société américaine Merck. Pour deux millions de dollars, cette dernière a acquis le droit de prospecter pendant deux ans les ressources naturelles et de collecter les organismes vivants, contre un accès aux biotechnologies et à leurs bénéfices. À noter que la CDB n'est pas rétroactive, ce qui pose problème aux Centres de recherches Internationaux gérés par la FAO qui disposent de dizaines de milliers de variétés améliorées et d'espèces sauvages dont l'accès est encore libre de droits.

La protection des savoirs traditionnels est spécifiée dans la convention. Il s'agit de préserver et maintenir « les connaissances, innovations et pratiques des communautés autochtones et locales ». Les notions de droit sur les ressources traditionnelles et de droits intellectuels communautaires, constituent les formes juridiques aptes à protéger les ressources locales de la privatisation industrielle par les biotechnologies.

## 7.6 BREVETS SUR LE VIVANT : UN DÉBAT OUVERT

Les progrès rapides du génie génétique, ont encouragé le secteur des biotechnologies à prendre des brevets sur les organismes vivants, communément appelés « brevets sur le vivant ». La protection par les brevets, est un moyen de protéger et de faire reconnaître comme

propriété intellectuelle du découvreur, des variétés ou des produits mis au point le plus souvent après d'importants investissements. Le brevet accorde à l'inventeur le droit exclusif d'exploiter commercialement son invention durant environ 20 ans. En échange il accepte de divulguer au public les détails de son invention, sans crainte de pillage.

Le terme *biopiratage* est utilisé soit en référence à l'usage non autorisé du savoir traditionnel ou des ressources biologiques des pays en voie de développement, soit à la prise de brevet sous de « pseudo-inventions » dérivées de ce savoir sans aucune compensation.

L'évolution récente du droit des brevets dans les pays développés, a rendu possible de breveter des gènes et des organismes vivants. C'est une véritable révolution car jusque dans les années 1970, il était admis que les organismes, assimilés à des produits de la nature, n'étaient pas brevetables. Néanmoins, les États-Unis dans le « *Plant Patent Act* » avaient été les premiers dès 1930 à protéger par des brevets les plantes reproduites par voie végétative. En 1980, la Cour Suprême des États-Unis affirme que la distinction entre l'animé et l'inanimé n'est pas opératoire en droit des brevets mais que la distinction peut être faite entre les produits de la nature et les inventions de l'homme. Elle déclare brevetable une bactérie transgénique « mangeuse » d'hydrocarbures. Cette décision est à l'origine de la reconnaissance explicite de la brevetabilité des organismes vivants. En 1985, les États-Unis acceptent la brevetabilité d'une variété de maïs, puis d'une huître en 1987, et d'une souris possédant un gène humain la prédisposant au cancer en 1988. En 1988, également l'Office européen des brevets accepte la brevetabilité des végétaux, puis en 1992, la brevetabilité d'une souris transgénique ayant acquis divers oncogènes. Après de nombreux débats et le rejet d'un premier projet de directive en 1995, l'Union européenne a également adopté en 1998 une directive sur la brevetabilité des « inventions biotechnologiques ».

On admet ainsi que tout être vivant, à l'exception de l'homme, est brevetable pour peu qu'il soit le produit d'interventions qui satisfassent les conditions de brevetabilité : nouveauté, activité inventive, applicabilité industrielle.





## Chapitre 8

---

# **La nature « utile » : valeurs et usages de la diversité biologique**

La diversité biologique est un enjeu économique dont la modernité a été longtemps mal appréciée. De nouveaux usages apparaissent au travers de ses nombreuses applications dans l'agro-alimentaire, l'industrie, la pharmacologie, les loisirs, sans oublier toutes les activités traditionnelles de cueillette, de chasse et de pêche. Mais paradoxalement, alors qu'il s'agit de l'une des plus grandes richesses de la planète, nous en attendons le plus souvent un accès gratuit. Deux raisons principales ont conduit à un changement d'attitude :

- L'article 1 de la Convention sur la Diversité Biologique mentionne explicitement « le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques ».

Dans ce contexte, il y a lieu de s'interroger sur ce que l'on peut véritablement partager, et le problème de l'évaluation économique apparaît comme un préalable à la discussion sur la répartition des richesses ;

- Ce qui n'a pas de prix est sans valeur, selon les économistes. Certains ont alors émis l'hypothèse que la protection de la diversité biologique ne sera crédible que lorsqu'il sera possible de démontrer les

avantages économiques des décisions publiques ou privées en matière de conservation.

On est ainsi confronté à deux questions : quelles sont les valeurs attachées à la biodiversité et quelles sont les méthodologies disponibles pour les mesurer ?

## 8.1 NOTIONS DE BIENS ET SERVICES FOURNIS PAR LES ÉCOSYSTÈMES

La nature a longtemps été perçue comme une source inépuisable de ressources gratuites, qu'elles soient ou non de nature biologique. Mais depuis quelques décennies les Hommes, tout en constatant la raréfaction de ces ressources, ont pris conscience de l'importance économique des biens et des services que les écosystèmes leur procurent. Les *biens* sont les produits que nous achetons ou vendons, et dont la valeur monétaire est fonction d'un marché. Le bois, les poissons ou les champignons appartiennent à cette catégorie. Mais la société dépend aussi des *services* rendus par les écosystèmes, services qui sont plus difficiles à apprécier en termes monétaires comme l'épuration des eaux ou de la régulation du climat. Tous ces biens et services ont fait l'objet d'inventaires (tableau 8.1).

**TABLEAU 8.1** TYPOLOGIE DES BIENS ET SERVICES  
AINSI QUE DES FONCTIONS REMPLIES PAR LES ÉCOSYSTÈMES  
(D'APRÈS CONSTANZA ET AL., 1997).

Biens et Services	Fonctions	Exemples
Régulation des gaz	Régulation de la composition chimique de l'atmosphère.	Équilibre CO <sub>2</sub> /O <sub>2</sub> ,
Régulation du climat	Régulation de la température globale, des précipitations et autres phénomènes climatiques.	Régulation des gaz à effet de serre.
Régulation des perturbations	Réponses des écosystèmes aux fluctuations de l'environnement.	Contrôle des inondations, résistance à la sécheresse, protection contre les tempêtes.

**TABLEAU 8.1** TYPOLOGIE DES BIENS ET SERVICES  
AINSI QUE DES FONCTIONS REMPLIES PAR LES ÉCOSYSTÈMES  
(D'APRÈS CONSTANZA ET AL., 1997). (SUITE.)

<b>Biens et Services</b>	<b>Fonctions</b>	<b>Exemples</b>
<b>Régulation du cycle de l'eau</b>	Régulation des débits.	Approvisionnement en eau pour l'agriculture (irrigation) ou l'industrie (moulins).
<b>Approvisionnement en eau</b>	Stockage et rétention de l'eau.	Approvisionnement en eau par les bassins versants, les réservoirs, les aquifères.
<b>Contrôle de l'érosion</b>	Rétention des sols dans les écosystèmes.	Prévention de l'érosion par le vent, le ruissellement, etc. Stockage des sédiments dans les lacs.
<b>Formation des sols</b>	Processus de formation des sols.	Altération des roches et accumulation de matériel organique.
<b>Cycle des nutriments</b>	Stockage, recyclage, transformation et acquisition de nutriments.	Fixation de l'azote, du phosphore ou d'autres éléments nutritifs.
<b>Traitement des déchets</b>	Récupération des nutriments mobiles, dégradation des composés en excès.	Contrôle des pollutions, traitement des déchets, désintoxication.
<b>Pollinisation</b>	Mouvements des gamètes floraux.	Fourniture de pollinisateurs pour la reproduction des plantes.
<b>Contrôle biologique</b>	Régulation des populations à travers les chaînes trophiques.	Contrôle des proies par des prédateurs clés, contrôle des herbivores par les carnivores.

**TABLEAU 8.1** TYPOLOGIE DES BIENS ET SERVICES  
 AINSI QUE DES FONCTIONS REMPLIES PAR LES ÉCOSYSTÈMES  
 (D'APRÈS CONSTANZA ET AL., 1997). (SUITE.)

Biens et Services	Fonctions	Exemples
Refuge	Habitat pour des populations résidentes ou de passage.	Nurseries, habitats pour espèces migratrices, etc.
Production de nourriture	Proportion de la production primaire brute qui est utilisable pour la nourriture.	Production de poissons, de gibier, de fruits, de graines etc.
Matériaux	Proportion de la production utilisable sous forme de matériaux.	Production de bois de grume, de fuel, de fourrage.
Ressources génétiques	Source de matériel biologique et de substances naturelles.	Médecine, gènes de résistance pour l'agro-alimentaire, espèces ornementales, etc.
Loisir	Fournir des opportunités pour des activités de loisirs.	Écotourisme, pêche sportive, et autres activités de plein air.
Culture	Fournir des opportunités pour des usages non commerciaux.	Valeurs esthétique, artistique, éducative, spirituelle ou scientifique des écosystèmes.

## 8.2 BASES THÉORIQUES DE L'ÉVALUATION ÉCONOMIQUE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

Selon l'économie classique, c'est le marché qui fixe les prix, c'est-à-dire que la valeur d'un produit s'établit dans le cadre des échanges entre un vendeur et un acheteur. Ce prix reflète à la fois le coût de production du produit et la préférence affichée par le consommateur lorsqu'il a le choix entre divers produits. Ainsi, la destruction d'une forêt pour le commerce du bois rentre dans le cadre du marché puisque certaines espèces font l'objet d'une demande forte et sont payées

parfois très cher. Mais en même temps la destruction de cette forêt prive les hommes d'autres ressources (fruits, champignons, plantes médicinales, bois de chauffe, etc.) et des services que la forêt pouvait rendre sur le plan de la régulation des cycles biogéochimiques (stockage du carbone, par exemple), de la production d'oxygène, de son rôle d'abri et d'habitat pour d'autres espèces. La perte de tous ces produits ou de ces fonctions, ainsi que le prix à payer pour replanter les arbres, ne sont pas pris en compte par les exploitants forestiers. Le marché sous-évalue donc le prix du bois en ignorant les autres biens et services fournis par la forêt. Ce biais est évidemment préjudiciable à la conservation de la biodiversité et plus généralement à une gestion durable des ressources naturelles. Pour remédier à cette situation, *il faut identifier les divers types de valeurs que peut revêtir la biodiversité et disposer d'instruments qui permettent de réintroduire la diversité biologique, bien gratuit, dans le circuit économique. C'est un enjeu majeur actuellement pour l'économie de l'environnement.*

### 8.2.1 Valeurs d'usage et de non-usage

Une première approche est de considérer que la diversité biologique a une *valeur utilitaire* et sert à satisfaire des besoins de la société. Une autre est de reconnaître que la diversité biologique a une *valeur intrinsèque*, en dehors de toute utilité.

En d'autres termes il y a une valeur qui est liée à un usage et à un marché (par exemple, le poisson pêché se vend à un certain prix, de même que les champignons que l'on récolte) et les économistes de l'environnement considèrent une deuxième valeur qui n'est pas liée au marché ni à l'usage direct : la valeur intrinsèque (par exemple la valeur d'existence d'une plante ou d'un animal, qui se traduit par combien est on prêt à payer pour maintenir en vie une espèce menacée, ou le consentement à payer). C'est reconnaître que la vie elle-même a un prix en dehors de toute spéculation financière.

On a donc, dans un cas, des valeurs qui sont estimées à partir de l'usage qui est fait de la biodiversité (*valeurs d'usage*) et, dans l'autre cas, des valeurs qui sont estimées à partir d'autres critères que le marché et l'utilité (*valeurs de non-usage*).

Les usages peuvent être donc directs ou indirects. Les *valeurs d'usage direct* correspondent, par exemple, aux bénéfices tirés de la production de denrées alimentaires, de la consommation sous forme de chasse, de cueillette, de pêche, de la fourniture de matière première industrielle et pharmaceutique, ou encore de l'observation de la flore

et de la faune (tourisme vert). Les *valeurs d'usages indirects* sont essentiellement dérivées des fonctions écologiques : par exemple l'épuration des eaux, la régulation des cycles biogéochimiques, etc.

Si les *valeurs de non-usage* ne sont pas reflétées dans les prix de marché, contrairement aux valeurs d'usage, beaucoup d'actifs naturels, même s'ils n'ont pas de prix, n'en sont pas moins crédités de valeur, qu'elle soit religieuse, philosophique, morale, culturelle, ou même économique. L'idée selon laquelle la valeur des actifs naturels ne dépend pas seulement de leur usage immédiat a donné naissance à différents concepts de valeurs de non-usage qui mesurent le consentement à payer d'un agent économique pour la préservation de l'environnement et des actifs naturels :

- Le *prix d'option* qui mesure le consentement à payer pour la préservation d'un actif naturel en vue d'un usage futur probable. Le prix d'option est comparable à une prime d'assurance.
- La *valeur de legs* qui est le consentement à payer afin de préserver un actif naturel en vue de son usage par les générations futures.
- La *valeur d'existence* mesure le consentement à payer sans que l'agent n'anticipe un usage futur. Un agent peut consentir à payer pour la préservation du panda, sans jamais espérer le voir un jour en liberté. Il s'agit en fait du véritable concept de non-usage, les précédents reflétant des usages différés ou probables.

Les méthodes d'évaluation des valeurs de non-usage sont beaucoup plus difficiles à formaliser que celles correspondant aux valeurs d'usage reflétées directement, au moins en partie, dans les transactions financières. L'approche la plus ancienne est celle des *coûts de transport et d'équipement* acquittés par les consommateurs pour avoir accès à la diversité biologique (parcs naturels, chasse, pêche). Une autre approche consiste à créer un marché fictif par le biais d'enquêtes. Appelée *méthode d'évaluation contingente*, elle consiste à demander aux individus leur consentement à payer (ce qu'ils seraient prêts à déboursier...) pour conserver un élément de la diversité biologique, que ce soit une espèce ou un écosystème.

### 8.2.2 Biens économiques et biens gratuits

Pour procéder à l'évaluation économique de la diversité biologique il faut rappeler la distinction entre les biens économiques et les biens gratuits. Les premiers sont des biens rares et appropriables qui donnent lieu à des échanges marchands. Les seconds sont des biens libres et abondants, disponibles pour tous. Par définition, seuls les biens

économiques sont pris en compte par le marché. Pour traiter des biens gratuits, on fait appel au concept d'externalité selon lequel l'activité d'un agent économique a des répercussions sur le bien-être d'autres agents, sans qu'il y ait entre eux un échange marchand ou une contrepartie monétaire. Ainsi, une industrie chimique peut polluer une rivière et induire une perte de revenu ou de bien être chez les utilisateurs situés en aval, sans que le prix du produit commercialisé par cette industrie ne le prenne en compte. *Autrement dit, certains coûts liés à l'activité d'un agent échappent à la sanction du marché; ils sont supportés par la collectivité et non par l'agent qui en est à l'origine.* Ces coûts, appelés *effets externes* ou *externalités*, correspondent à la différence entre le coût social (pour l'ensemble de la collectivité) et le coût privé. On a proposé des instruments tels que les taxes ou les subventions pour corriger ces effets hors marché.

### 8.2.3 Appropriation et/ou libre accès à la diversité biologique

Dans quelles conditions peut-on envisager une gestion de la diversité biologique? Pour certains, la diversité biologique non domestiquée est un bien collectif, qui souffre de ne pas être approprié et géré durablement dans un souci de rentabilité à long terme. *L'absence ou la mauvaise définition des droits de propriétés est la cause première de l'érosion constatée de la diversité biologique.* Mais par opposition, l'accès non contrôlé aux ressources communes peut être la cause d'une surenchère entre acteurs cherchant à s'approprier chacun le maximum de bénéfices dans le minimum de temps, ce qui conduit à une rapide surexploitation. Le spectre d'une telle situation, connue sous le nom de « tragédie des communaux », a conduit certains économistes à suggérer de privatiser la ressource ou d'en faire contrôler son accès dans un cadre établi par la puissance publique. La Convention sur la Diversité Biologique circonscrit aussi le débat sur la question de la biodiversité à une alternative propriété publique/propriété privée.

Mais il y a une controverse sur la question de savoir si les droits de propriété doivent être de nature privée ou publique. Dans de nombreuses sociétés, des règles coutumières et des modes de gestion traditionnels des ressources et des espaces permettent en réalité de réguler l'accès aux ressources naturelles là où la propriété commune a survécu. De fait, la propriété commune ou collective n'est pas obligatoirement synonyme de libre accès. Pourtant, dans les pays du Sud, les lois foncières et les modèles de gestion centralisée importés de l'Occident ont souvent été à

l'origine de la disparition des modes traditionnels de gestion de l'accès aux ressources, sans répondre pour autant aux objectifs affichés de protection de ces ressources. Par exemple, en Afrique, la gestion étatique centralisée de la pêche continentale, sur la base de modèles halieutiques développés dans les pays européens, est bien moins efficace que la gestion assurée par des communautés locales sur la base de pratiques traditionnelles. Ce savoir-faire des communautés est considéré par certains comme un élément essentiel à revaloriser pour la conservation de la biodiversité dans la perspective d'un développement durable.

### **8.3 DONNER UN PRIX À LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ?**

Depuis le début des années 1990, les protecteurs de la nature, pour mieux se faire entendre des politiques et des gestionnaires, ont largement participé à la promotion et à l'utilisation d'arguments de nature économique. La promesse de gains peut-elle rendre raisonnable ? Autrement dit les pays qui ont la perspective de tirer bénéfice de leur diversité biologique vont-ils faire des efforts afin de la protéger et d'éviter les gaspillages ? C'est un peu le pari de la démarche de nature économique qui consiste à inciter les acteurs du développement à considérer la diversité biologique non seulement comme un don de la nature, mais comme une ressource valorisable qu'il est donc nécessaire de préserver. En ce qui concerne les outils économiques, il faut chercher à corriger les défaillances du marché et à rétablir le « vrai » prix des biens en y incluant le coût des dommages que leur production ou leur consommation inflige à l'environnement. Appliqué aux ressources génétiques, ce principe mène à la brevetabilité du vivant, à la reconnaissance des droits de propriété intellectuelle et à l'introduction de redevances (voir chapitre 7).

Le langage de l'économiste est ainsi devenu un langage de négociation susceptible d'harmoniser des intérêts divergents et d'orienter les décisions dans les échanges et les conflits. Les économistes deviennent alors, en théorie tout au moins, des médiateurs entre les scientifiques, les mouvements de conservation, les décideurs, et les opérateurs.

Le marché est un outil au service de la société pour atteindre les objectifs qu'elle s'est donnée. Ce n'est pas lui qui est chargé d'élaborer des priorités en matière de conservation de la diversité biologique, mais le pouvoir politique, au travers des choix qu'il fait en matière de développement. La science économique quant à elle peut en principe contribuer à



déterminer la manière la plus efficace de respecter les critères de durabilité et à développer des approches équitables permettant d'atteindre ces objectifs de conservation dans les sociétés marchandes actuelles.

### 8.3.1 Que vaut l'ensemble des écosystèmes ?

Les écosystèmes et leurs composantes sont à la fois un capital naturel et un générateur de services, sous l'angle des usages que l'on en fait actuellement ou que l'on pourrait en faire dans le futur. La confrontation de l'offre et de la demande définit la notion de service, qui peut être une valeur de loisir (promenade, baignade, pêche, chasse, cueillette), une valeur écologique, une valeur en tant que facteur de production (énergie, ressources en eau, ressources biologiques, etc.). On a proposé de se référer au concept d'infrastructure naturelle pour caractériser ce rôle essentiel des services fournis par les écosystèmes.

Une équipe d'écologistes, d'économistes, de géographes a tenté d'évaluer monétairement les services rendus chaque année à l'humanité par l'ensemble des écosystèmes du globe. Ils ont identifié dix-sept catégories de services rendus par les écosystèmes terrestres et aquatiques (tableau 8.2) et se sont appuyés sur une compilation d'études économiques disponibles en matière d'évaluation de l'environnement

**TABLEAU 8.2** VALEUR GLOBALE MOYENNE DES BIENS ET SERVICES FOURNIS PAR LES ÉCOSYSTÈMES (D'APRÈS CONSTANZA ET AL., 1997).

Certains écosystèmes comme les déserts, les toundras, les zones glaciaires et les zones urbaines ne sont pas pris en compte dans cette estimation.

Écosystèmes	Superficie 10 <sup>6</sup> ha	Valeur relative US\$ ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup>	Valeur totale en 10 <sup>9</sup> \$.an <sup>-1</sup>	%
Océans	33 200	252	8 381	25,2
Milieux côtiers	3 102	4 052	12568	37,8
Forêts	4 855	969	4 706	14,1
Prairies	3 898	232	906	2,7
Zones humides	330	14 785	4 879	14,7
Lacs et rivières	200	8 498	1 700	5,1
Terres arables	1 400	92	128	0,4
Valeur totale de la biosphère			33 268	100 %

pour parvenir à une fourchette de 16 000 à 54 000 milliards de dollars par an, ce qui correspond (à titre d'ordre de grandeur) à près de 2 fois le produit national brut annuel de l'ensemble des pays.

Lorsqu'on compare ces évaluations pour différents types d'écosystèmes, les valeurs moyennes en dollars par hectare et par an varient de 577 pour les systèmes marins à 804 pour les systèmes terrestres, 969 pour les forêts, 8 500 pour les lacs et rivières, 14 785 pour les zones humides. En proportion cependant, les océans contribuent pour 63 % à la valeur globale, les zones humides pour 14,5 % et les forêts pour 14 %. En matière de biens et services, les cycles de nutriments contribuent pour plus de 50 % au total global. La production de nourriture et l'approvisionnement en eau ne représentent respectivement que 4 et 5 % du total.

Ce travail a suscité de nombreuses réactions mettant en doute la pertinence des méthodes et des évaluations. Les auteurs reconnaissent volontiers que les marges d'erreur sont très grandes. En réalité, il s'agissait plutôt de frapper les imaginations par les ordres de grandeurs qui sont avancés et qui ne peuvent laisser indifférents. On doit souligner également que ces évaluations constituent une tentative en vue de démontrer que la conservation des écosystèmes « ordinaires » mérite autant de considération que celle des zones dites de grande valeur écologique.

### **8.3.2 Des « infrastructures naturelles »**

Les fonctionnalités des écosystèmes susceptibles de nous procurer un service ont un caractère non marchand car on ne dispose pas, sur le plan économique, des repères habituels que sont le coût de production ou la demande du marché.

L'idée de comparer des systèmes écologiques à des « infrastructures naturelles » est apparue à propos de l'évaluation des politiques publiques en matière de zones humides. Ce concept part d'une observation fondamentale : les zones humides remplissent des fonctions comparables à des équipements construits, telles que certaines stations d'épuration, ou des barrages mis en place pour écrêter des crues. Cette association d'idées visait, en partie, à établir des relations entre deux sphères de pensée et d'actions qui interviennent de manière indépendante dans la gestion des zones humides : le monde des gestionnaires de la ressource physique eau, et le monde des gestionnaires des milieux naturels. La conclusion est évidente pour les tenants de la protection des zones humides : celles-ci, du simple fait de leur fonctionnement, fournissent des services et remplissent gratuitement des

fonctions alors que les infrastructures artificielles qui remplissent des fonctions similaires telles que les stations d'épuration ou les barrages ont un coût pour la société.

Si les services rendus par les systèmes écologiques étaient payés à hauteur de leur contribution à l'économie globale, il est évident que le système de prix serait très différent de celui qui existe actuellement. Mais, comment passer à l'aspect opérationnel ? La ville de New York, en 1996, a investi 1 à 1,5 milliard de dollars en capital naturel en espérant une économie de 6 à 8 milliards de dollars en 10 ans. L'eau qui sert à alimenter la ville vient des Catskill Mountains. Pendant longtemps, l'autoépuration par filtration dans les sols a été suffisante pour répondre aux standards de qualité de l'EPA (*Environmental Protection Agency*). Mais compte tenu de l'abondance des rejets, des engrais et des pesticides, l'épuration naturelle n'était plus suffisante et la ville s'est trouvée confrontée à un choix : ou bien construire une station d'épuration de 6 à 8 milliards de dollars auquel il faut ajouter 300 millions d'entretien annuel, ou bien restaurer l'intégrité des écosystèmes des Catskill Mountains. L'investissement en capital naturel dans ce cas consiste à acheter les terres autour et dans le bassin versant pour en limiter l'usage.

## 8.4 LES USAGES DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

En plus des ressources génétiques dont nous avons parlé dans le chapitre précédent, les Hommes font de nombreux usages de la diversité biologique dont certains peuvent être évalués sur le plan économique.

### 8.4.1 Usages alimentaires des ressources vivantes

Les activités de prélèvements dans le milieu naturel (cueillette, pêche, etc.) qui constituent une pratique très ancienne dans l'histoire de l'humanité, sont toujours importantes, quoique plus diversifiées et de nature différente selon l'état de développement économique des régions du monde.

Dans de nombreux pays, les plantes sauvages et semi-sauvages contribuent à la sécurité alimentaire et à la santé des populations. Il s'agit aussi bien de feuilles, de racines, de tubercules, de fruits, que de champignons. Certaines sont considérées comme des aliments recherchés, ou jouent un rôle indispensable dans le régime des populations rurales qui vivent de l'agriculture de subsistance, en fournissant vitamines et minéraux. Selon diverses observations la part de ces plantes

dans l'alimentation est très importante, mais on ignore souvent quelle est leur contribution réelle à l'économie locale dans la mesure où ces biens n'apparaissent pas dans les comptes des ménages. La faune sauvage contribue également de manière significative à l'alimentation humaine. De nombreuses sociétés rurales, notamment en milieu tropical, consomment diverses espèces d'invertébrés : insectes (termites, sauterelles, etc.), chenilles, mollusques. Des produits comme le miel sont également très recherchés. Plusieurs espèces de vertébrés (mammifères, oiseaux, reptiles) sont chassées pour leur viande et la pêche en mer ou en eaux continentales, est la principale source de protéines dans le monde. Les prélèvements annuels en milieu aquatique, sont estimés à près de 100 millions de tonnes, soit une valeur estimée de 350 à 700 milliards de francs. Ces prélèvements sont proches des limites acceptables pour que le renouvellement des ressources ne soit pas compromis. En réalité plusieurs stocks sont surexploités.

### Du French Wine Cola au Coca Cola

C'est à un pharmacien français, Ange Mariani, que l'on doit la décoction de feuilles de coca dans du vin rouge, l'ancêtre du Coca-Cola en quelque sorte. Mis en vente en 1884, ce « vin de coca » était un produit de luxe qui connut un grand succès dans la haute société. Un pharmacien d'Atlanta (États-Unis), John Smith Pemberton pour éviter d'éventuelles poursuites en contrefaçon, commercialisa en 1886 le « *French Wine Cola* » en tant que tonique et stimulant nerveux idéal. Sous la pression des ligues de tempérance, Pemberton proposa peu après un substitut sans alcool en remplaçant le vin par du jus de citron et en gazéifiant la boisson. C'est ainsi que naquit la marque Coca-Cola. Quelques années plus tard, Pemberton vendit son invention à un autre pharmacien, Asa Griggs Candler qui en fit la promotion. C'est alors que commença la longue ascension commerciale du produit...

## 8.4.2 Les produits de l'extractivisme

Le terme extractivisme désigne l'exploitation commerciale des produits forestiers non ligneux, tels que les fruits, les gommés et résines, les huiles, les fibres, etc. En Amazonie on a estimé que la valeur commerciale de 12 produits forestiers divers (fruits, caoutchouc, etc.)

était de 420 dollars US  $\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ . Mais ces évaluations sont très dépendantes de la proximité des marchés et des voies de communication, ainsi que des débouchés possibles auprès des consommateurs des pays industrialisés.

On connaît l'histoire du caoutchouc et la compétition économique à laquelle a donné lieu ce produit essentiel de l'industrie occidentale. Même si l'on produit actuellement du caoutchouc synthétique, le latex issu de l'hévéa continue à être recherché pour certaines de ses propriétés qui ne se retrouvent pas dans le produit industriel. À l'heure actuelle, environ 5 millions de tonnes de caoutchouc naturel sont produits, essentiellement par les pays asiatiques, contre 10 millions de tonnes de synthétique.

### L'épopée du caoutchouc

L'un des végétaux sud-américains qui joua un rôle important dans le développement industriel de ce siècle est le caoutchouc, encore nommé le « bois qui pleure ». Découvert par les premiers conquistadores, il servait aux Aztèques à fabriquer des balles dont les qualités élastiques permettaient de pratiquer un jeu très populaire, le « tlachli », fortement imprégné de croyances religieuses et qui se terminait généralement par des sacrifices humains.

Les Espagnols apprirent à imperméabiliser des bottes et des tissus en les graissant avec du latex, mais son utilisation en Europe restait limitée car il perdait ses qualités au froid. La *vulcanisation* (chauffage du caoutchouc avec du soufre) découverte de manière accidentelle en 1839 aux États-Unis par Charles Goodyear, en stabilisant les propriétés physiques du latex par rapport aux changements de température, devait ouvrir ainsi la voie à son avenir industriel. La demande croît et suscite une exploitation particulièrement active à la fin du siècle dernier, non seulement en Amazonie brésilienne où les seringueiros l'extrait de l'hévéa, mais également en Afrique où on l'extrait de lianes et d'euphorbes.

Mais avec l'invention du pneu et le développement de la bicyclette, puis de l'automobile, le caoutchouc de cueillette ne suffit plus. Au terme d'une longue épopée, l'Amazonie berceau de

cette ressource, en perdit tout le bénéfice au début du XX<sup>e</sup> siècle lorsque furent créées de grandes plantations d'*Hevea brasiliensis* en Asie, puis plus tard en Afrique, ruinant en partie l'économie des pays exportateurs de caoutchouc de cueillette.

Dans l'industrie textile, le coton a également une histoire ancienne et complexe. Domesticqué il y a environ 5 000 ans, à la fois en Perse (d'où il a gagné l'Inde), au Pérou et au Mexique, il fut d'abord un produit de luxe, avant que le coton américain, bon marché, ne devienne populaire en Europe au XVIII<sup>e</sup> siècle. D'autres produits textiles tels que le chanvre, le lin, la laine, la soie, voire le cuir, sont, eux aussi, issus de végétaux et d'animaux. Tous ces produits qui ont joué un rôle important dans l'économie mondiale, sont encore largement utilisés malgré la concurrence des produits synthétiques.

La vannerie, les textiles, la corderie, utilisent également une large gamme de produits naturels. Environ 600 espèces de rotins d'Asie sont à l'origine d'industries importantes en Chine, en Inde, en Indonésie, en Thaïlande et aux Philippines. Le rotin est après le bois, le second produit forestier faisant l'objet d'un commerce international important. On ne peut ignorer l'industrie du cuir et des peaux, qui artisanalement ou de manière industrielle, tire également profit de la diversité des espèces.

### 8.4.3 Le bois

Le commerce du bois est une activité économique importante au niveau international. Les forêts représentent un peu plus de 3 400 10<sup>6</sup> ha, soit environ un quart de la superficie des terres émergées. Dans les pays en développement, le produit est surtout utilisé pour les usages domestiques (bois de feu), ainsi que pour la construction. Dans les pays développés, les usages industriels sont consommateurs de grandes quantités de bois (pâte à papier, par exemple). La majorité du bois commercialisé vient des pays tempérés (Canada, Finlande, Russie, États-Unis) où la production est organisée. Mais la demande en bois précieux est importante et pour de nombreux pays tropicaux, les ressources forestières constituent une des rares sources de devises disponibles. Ils sont tentés d'exploiter ce patrimoine de manière parfois excessive compte tenu du temps nécessaire au renouvellement de la forêt. En l'absence d'une gestion adéquate, beaucoup de milieux forestiers sont donc actuellement fortement dégradés par l'exploitation forestière.

### 8.4.4 Les perspectives industrielles des biotechnologies

L'industrie s'intéresse de près à certains éléments de la biodiversité : les micro-organismes, les molécules, les gènes, etc. Que ce soit dans le secteur de l'agro-alimentaire qui concerne la diversité des plantes cultivées (chapitre 7) ou le secteur de la pharmacie qui s'intéresse plus précisément aux espèces sauvages (chapitre 6), l'application des biotechnologies à l'échelle industrielle est l'objet d'intérêts stratégiques considérables.

*La microbiologie industrielle* utilise les capacités enzymatiques et métaboliques des micro-organismes pour deux grands types de transformations :

- la fermentation de matières premières agricoles et d'aliments (œnologie, brasserie, fromagerie, etc.) ou la dépollution. Les micro-organismes utilisés se retrouvent alors dans les aliments ou l'environnement.
- la production ou la modification de molécules très diverses (enzymes, antibiotiques, hormones, arômes, etc.). Dans ce cas la culture est réalisée en milieu confiné et les cellules sont détruites en fin de production.

Les souches de micro-organismes utilisées sont sélectionnées initialement à partir du milieu naturel et peuvent faire l'objet d'améliorations génétiques qui, contrairement aux plantes supérieures et aux animaux, font rarement appel aux croisements. L'amélioration des souches est basée sur la recherche de mutations spontanées ou provoquées par des agents mutagènes. Les techniques de la biologie moléculaire ont été parallèlement utilisées dès la fin des années 1970 en vue de productions industrielles par des micro-organismes génétiquement modifiés. Ces souches ne sont utilisées que pour le deuxième type de transformation.

Dans le domaine de la santé, des organismes génétiquement modifiés sont utilisés à grande échelle depuis la fin des années 1970 pour produire des protéines recombinantes (obtenues par recombinaison génétique). Ainsi, des bactéries ont été génétiquement modifiées pour synthétiser des molécules telles que l'insuline humaine pour le traitement du diabète, l'hormone de croissance, l'érythropoïétine qui stimule la production de globules rouges, etc.

La majeure partie de l'insuline utilisée actuellement provient de bactéries recombinantes et non plus de pancréas de porc. En 1986 la production, d'hormone de croissance par des bactéries a permis de traiter sans danger des enfants atteints de certaines formes de nanisme, alors que les traitements antérieurs à base d'hormones extraites d'hypophyses de cadavres avaient entraîné une contamination par l'agent responsable de la maladie de Creutzfeldt-Jakob.

### **Les bactéries et la tradition : les fromages**

La richesse gustative de produits fermentés comme le fromage de fabrication artisanale, mais aussi la bière, est liée à la diversité des micro-organismes utilisés. Chaque souche produit des arômes particuliers, et plus on a de micro-organismes, plus on a d'arômes... Mais nous n'arrivons pas encore à décrire et encore moins à contrôler tous les événements qui conduisent au produit final. Actuellement, le maintien des productions traditionnelles doit faire face aux exigences de santé publique qui poussent au contrôle de la microflore en cours de fermentation afin de réduire les risques de contamination par les *Listeria*, par exemple. C'est plus difficile pour des produits qui font intervenir des dizaines de souches que pour des produits industriels, n'utilisant que quelques souches sélectionnées, mais évidemment moins savoureux ! Il y a peut-être un espoir de mieux gérer la diversité microbienne d'un produit en cours de fermentation : la mise au point de « puces à ADN » qui pourraient permettre de suivre en temps réel l'évolution de la microflore.

### **Les animaux : des usines à médicaments ?**

La production pharmaceutique est peut-être à l'aube d'une révolution. Une partie de la recherche en biotechnologie s'oriente vers l'utilisation d'animaux génétiquement modifiés pour produire des médicaments et des substances nutritives. Le principe est simple en théorie : modifier le patrimoine génétique d'un animal pour lui faire produire dans son lait, son sang, ses urines, une protéine d'intérêt pharmaceutique. Des espèces comme la chèvre et le mouton, la souris et le lapin, la vache ou la poule, sont actuellement utilisées par les industriels. Ces organismes se posent en concurrents des cultures cellulaires avec des coûts de production très inférieurs, pour produire des molécules complexes telles que des hormones, des facteurs de croissance, des antigènes et des anticorps.



Le vaccin contre l'hépatite B est également un vaccin recombinant produit par des levures ou par des cellules génétiquement modifiées mises en culture. La transgénèse végétale offre également des perspectives pour produire des médicaments : le tabac peut être génétiquement modifié pour produire de l'hémoglobine, par exemple.

Un nouveau champ d'application des biotechnologies concerne les activités de dépollution. Des plantes et des micro-organismes sont capables de proliférer sur des sols pollués, de dégrader des polluants ou encore d'absorber des métaux lourds : c'est la phytoremédiation.

- La *phytodégradation* consiste à accélérer la dégradation des composés organiques polluants (hydrocarbures, pesticides, etc.) en présence de plantes. Cette dégradation peut avoir lieu à l'extérieur de la plante, grâce à l'activité des micro-organismes présents dans son environnement racinaire (rhizosphère) ou dans la plante après absorption du composé puis dégradation dans les cellules.
- Pour extraire les métaux des sols pollués, il existe des plantes dites hyperaccumulatrices, capables d'accumuler plus de 1% de métaux dans leurs tissus. On peut ensuite incinérer ces plantes de manière à récupérer les métaux qu'elles ont accumulés.

En 2000, des chercheurs ont réussi à produire une plante transgénique capable de transformer les formes toxiques de mercure en d'autres plus inoffensives. Ils ont utilisé un gène bactérien qu'ils ont introduit dans *Arabidopsis thaliana*, et ont démontré que cette transformation lui permettait de survivre sur des terrains contaminés par le méthylmercure. Les processus d'alimentation et de respiration de la plante nettoient petit à petit le sol et peuvent réduire la pollution jusqu'à 2% de son niveau d'origine.

### 8.4.5 Animaux et plantes d'ornements

La diversité biologique est depuis longtemps un objet de récréation et de loisir. *L'industrie des plantes ornementales* est particulièrement florissante, et de nombreuses espèces tropicales ont été introduites en Europe pour satisfaire la demande des collectionneurs ou la curiosité de particuliers. Le nombre d'espèces végétales cultivées à des fins ornementales est beaucoup plus élevé que celui des plantes à usage agricoles. Ces plantes font l'objet d'innovations permanentes et de nouvelles espèces, issues de formes sauvages ou d'hybridations, sont régulièrement commercialisées.

Elles font également l'objet de nombreuses manipulations génétiques pour fournir des souches plus attractives, aux fleurs plus belles ou plus grandes. On annonce l'apparition prochaine sur le marché de la

rose bleue. Un gène responsable de la couleur bleu identifié chez le pétunia a été transféré chez la rose pour produire la teinte souhaitée. À quand la mythique tulipe noire dont rêvent les horticulteurs depuis des siècles ! Plus de 5 000 espèces d'orchidées font l'objet d'un commerce international, de même que de très nombreuses espèces de cactus. Si nombre de ces espèces sont maintenant cultivées, une proportion importante est encore prélevée en milieu naturel et peut conduire localement à leur extinction.

Le commerce d'animaux vivants est important, que ce soit comme animaux d'agrément, ou pour les zoos, les aquariums, les travaux de recherche (primates), etc. Les poissons d'aquarium font également l'objet d'une forte demande d'amateurs européens ou nord-américains qui paient parfois des sommes très importantes pour des espèces rares. Certains produits comme l'ivoire, les écailles de tortue, les peaux de serpent ou de crocodile, les fourrures de nombreuses espèces de mammifères, les plumes d'oiseaux, etc. ont des usages symboliques, culturels, décoratifs ou vestimentaires. Ces produits, dont le commerce a été à l'origine de massacres importants mettant en danger la survie de plusieurs espèces particulièrement recherchées, font l'objet d'un contrôle de plus en plus strict. Il en est de même pour ce qui est du marché engendré par les collectionneurs d'insectes ou de coquillages, qui recherchent les espèces spectaculaires, le plus souvent menacées de disparition si l'exploitation est trop importante.

#### 8.4.6 Écotourisme

L'*écotourisme* est devenu une nouvelle industrie. La valorisation de la biodiversité, que ce soit par l'observation d'animaux sauvages ou l'attrait exercé par de beaux paysages naturels, est une source de revenus particulièrement importante pour certains pays. Ils ont développé une politique de tourisme basée sur la valorisation de leur patrimoine naturel. Le Kenya en est un bon exemple. Les parcs naturels, le trekking, attirent dans certains cas un nombre suffisamment important de visiteurs pour que l'on commence à s'inquiéter des conséquences de cette fréquentation sur la pérennité des sites. Le tourisme est donc également responsable de problèmes écologiques partout dans le monde et les citoyens « écologistes » sont eux-mêmes une menace pour la biodiversité.

## Chapitre 9

---

# La conservation de la diversité biologique

*«Nous, nous n'utilisons pas la parole «environnement». On dit seulement que l'on veut protéger la forêt entière. «Environnement», c'est la parole d'autres gens, c'est une parole de Blancs. Ce que vous nommez «environnement», c'est ce qui reste de ce que vous avez détruit»*

Chaman Yanomani cité par Descola, 1999.

La conservation de la diversité biologique, son utilisation durable et le partage équitable des avantages qui en découlent, constituent les objectifs fondamentaux de la Convention sur la Diversité Biologique. Le raisonnement qui a conduit à l'élaboration et à la ratification de cette convention par la plupart des pays est relativement simple : les effets directs (surexploitation, destruction des habitats, etc.) ou indirects des activités humaines sur les espaces naturels remettent en question, à moyen terme, l'avenir de la diversité biologique, le renouvellement des ressources et plus généralement les conditions de la vie sur Terre. Il est donc nécessaire de prendre rapidement des mesures. Les objectifs affichés

sont à la fois très ambitieux et très vagues : favoriser le développement durable en protégeant et en utilisant les ressources biologiques sans réduire pour autant la diversité des espèces ni détruire les habitats et les écosystèmes importants. La convention se contente de donner des directives générales, laissant à chaque pays le soin de prendre les mesures appropriées en fonction du contexte géographique et social. Il en résulte une assez grande hétérogénéité des démarches, et quelques difficultés pour élaborer des politiques nationales surtout lorsque la compétition économique internationale exerce de fortes contraintes.

L'idée de protection de la nature est propre à l'Occident moderne car elle suppose une dualité clairement établie entre deux domaines ontologiques : les humains d'une part et les non-humains d'autre part. Dans un tel contexte on croit que la nature existe en tant que domaine autonome, séparé des activités sociales. Les hommes, maîtres et possesseurs des ressources de la nature, se sentent naturellement investis de la mission d'en assurer la préservation. Mais pour de nombreux peuples qui confèrent aux plantes et aux animaux les attributs de la vie sociale, cette conception de la nature n'est pas partagée. Ces différences culturelles dans la perception des environnements sont à l'origine de malentendus entre des mouvements de conservation de la nature et les populations de pays en voie de développement.

Une évidence s'impose : si ce sont les activités humaines qui sont les causes immédiates de l'érosion de la diversité biologique, il faut rechercher les solutions et les remèdes dans le comportement des sociétés. Autrement dit, la conservation de la diversité biologique dépend des choix qui seront faits en matière de développement, tant au niveau national qu'au niveau international.

**Les termes conservation, préservation, protection, recouvrent une large diversité de pratiques. Ils sont utilisés parfois indifféremment ou avec des sens différents selon les pays et les interlocuteurs. Il en résulte une certaine confusion dans les discours. Nous proposerons donc d'utiliser les définitions suivantes :**

- *La conservation* est une démarche qui consiste à prendre en compte la viabilité à long terme des écosystèmes dans les projets de gestion des ressources et des milieux. Dans le sens anglo-saxon du terme, c'est une protection qui n'interdit pas que l'homme intervienne dans les processus naturels ; c'est une philosophie de la gestion de l'environnement qui n'entraîne ni son gaspillage, ni son épuisement.

- Le terme *protection* sera réservé aux opérations visant explicitement à sauvegarder des espèces ou des milieux menacés par les activités humaines. Il s'agit de mettre en défense des écosystèmes particuliers.

## 9.1 POURQUOI PROTÉGER LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE ?

Pendant longtemps les scientifiques ont accumulé des connaissances sur la Nature, sans se préoccuper de la conservation des systèmes naturels et de leur diversité biologique. Réservoir en apparence inépuisable, cette nature fournissait aux Hommes ce dont ils avaient besoin tout en constituant un vaste lieu d'épandage de déchets et de polluants.

Au cours du  $xx^e$  siècle, cette attitude a beaucoup évolué :

- D'une part dans les sociétés européennes du  $xix^e$  siècle, on cherche à promouvoir une exploitation plus rationnelle des richesses de la nature. Il s'agit de maintenir les conditions les plus favorables au renouvellement des ressources vivantes de manière à assurer la pérennité de l'exploitation : préservation rime alors avec production.
- De cette démarche productiviste naît, en réaction, la première conscience écologique naturaliste qui est de nature protectionniste : sa philosophie est le maintien du *statu quo* de tel ou tel élément de la nature « sauvage ». On met l'accent sur la conservation d'espaces de nature vierge et inviolable, sanctuaires de grande valeur paysagère, faunistique ou floristique, les « monuments naturels » en quelque sorte. C'est ainsi qu'ont été créés des parcs naturels et des aires protégées dans de nombreux pays. Considéré comme la menace principale, l'Homme, de manière générale, en est exclu.
- Depuis les années 1980 l'attention est focalisée sur la valeur économique de la diversité biologique tant au niveau des ressources génétiques pour l'agriculture, que des utilisations dans le domaine industriel (nouvelles molécules pour l'industrie pharmaceutique, biotechnologies, etc.). Dans ce contexte la diversité biologique est apparue comme une source potentielle de revenus, notamment pour les pays en développement, ce qui justifie *in fine* que l'on s'intéresse à sa conservation. Si nous ne prenons pas les mesures nécessaires,

nous perdrons l'opportunité de tirer profit des avantages potentiels que la diversité biologique offre à l'humanité.

- Enfin on reconnaît maintenant que la diversité biologique joue un rôle dans les grands équilibres de la biosphère. De manière générale elle participe au cycle de l'eau et aux grands cycles géochimiques dont ceux du carbone et de l'oxygène. Elle contribue ainsi à la régulation de la composition physico-chimique de l'atmosphère et influe sur les grands équilibres climatiques, et donc sur les conditions de la vie sur Terre. Toutes ces fonctions écologiques sont le produit de relations complexes entre espèces vivantes.

La conservation de la diversité biologique s'articule ainsi autour de deux traditions bien distinctes qui tendent néanmoins à converger :

- La *gestion des ressources* qui reconnaît implicitement que la protection des espèces « utiles » est nécessaire au développement économique. Ainsi, la diversité biologique, qui a une valeur économique, est une richesse à exploiter et à valoriser. Elle constitue la base de l'alimentation humaine. Elle fournit des matières premières pour l'industrie agro-alimentaire, l'industrie pharmaceutique et des parfums, etc. Actuellement, elle offre d'importantes perspectives de valorisation dans le domaine des biotechnologies, notamment grâce aux micro-organismes qui constituent un monde encore peu exploré. Il faut ajouter les retombées du tourisme vert lié à l'intérêt du citoyen pour la nature et l'observation d'espèces sauvages dans leur milieu.
- Une *perception éthique de la nature* pour laquelle toute perte d'espèce est regrettable, et qui prône une protection maximale de la diversité biologique. La conférence de Rio et les débats suscités autour de la conservation de la diversité biologique ont bien mis en évidence que cette question avait une dimension morale. Elle prolonge le débat philosophique sur les relations que l'Homme entretient avec la Nature. La disparition des espèces pose à l'homme le problème moral fondamental de son rapport avec les autres formes de vie et de sa responsabilité dans le maintien de la diversité des formes vivantes. Comme Hans Jonas, on peut s'interroger sur le droit, et donc la responsabilité, d'une génération ou d'un peuple, à s'approprier et à éliminer un nombre considérable d'espèces, produit d'une évolution qui a duré des centaines de millions d'années. N'avons-nous pas le devoir de léguer à nos descendants un monde équivalent à celui que nous avons reçu en héritage ?

### Le principe de responsabilité

Pendant longtemps les sociétés occidentales ont ignoré l'éthique en matière d'environnement. C'est aux alentours des années 1980 que l'on a commencé à admettre la dimension éthique de notre rapport à la nature. Hans Jonas fut l'un des précurseurs en la matière. De manière schématique, l'Homme est actuellement en mesure de compromettre l'avenir de la Terre en raison de son emprise technique sur la nature. Les progrès scientifiques et techniques peuvent se révéler dangereux en portant atteinte aux grands équilibres de la biosphère et compromettre la qualité de la vie humaine, voire la survie des générations futures. On ne peut corriger la technique par la technique. Il faut chercher des solutions hors de la rationalité scientifique, et faire appel à une éthique, c'est-à-dire à une théorie générale des normes, politiques, morales ou juridiques, qui peuvent guider notre action.

À défaut de sciences, l'éthique intervient : c'est ce que Jonas appelle « l'heuristique de la peur ». La menace nous révèle que la survie de l'humanité est en jeu, et nous sommes dans l'obligation de la protéger en anticipant la catastrophe par des mesures appropriées. En conséquence, l'homme devient responsable de son avenir (principe de responsabilité) et il se trouve investi d'une mission de sauvegarde pour ne pas compromettre la survie de l'humanité. Il a la responsabilité devant les générations futures de leur transmettre un patrimoine commun, et en particulier un accès aux ressources naturelles suffisant pour leur permettre de mener eux aussi une existence correcte.

## 9.2 APPROCHES DE LA CONSERVATION

La mise en œuvre opérationnelle de la conservation a suscité de nombreux débats, souvent passionnés, quant aux modes d'action les plus appropriés. Une seule conclusion s'impose : il n'y a pas de solution simple et universelle. On agit le plus souvent dans l'urgence et rien n'est jamais entièrement satisfaisant sur le long terme.

### 9.2.1 Conservation *in situ* et *ex situ*

L'une des pratiques habituelles est la *conservation in situ* qui consiste à maintenir les organismes vivants dans leur milieu. Pour la conservation d'espèces individuelles, les approches efficaces comprennent la protection légale des espèces menacées, l'amélioration des plans de gestion et l'établissement de réserves pour protéger des espèces particulières ou des ressources génétiques uniques. Ce type de conservation permet aux communautés animales et végétales de poursuivre leur évolution en s'adaptant aux changements de l'environnement, et concerne un grand nombre d'espèces sans nécessité d'en faire l'inventaire préalable. Cependant, la conservation *in situ* n'est pas toujours possible car de nombreux habitats sont déjà très perturbés, et certains ont même disparu. On a alors recours à la *conservation ex situ* qui consiste à préserver les espèces en dehors de leur habitat naturel. C'est l'un des rôles dévolus aux jardins botaniques et zoologiques, mais on fait également appel à d'autres méthodes comme les banques de gènes.

### 9.2.2 Conserver les espèces ou les écosystèmes ?

Depuis que l'Homme s'intéresse à la nature, il s'est tourné vers les espèces, plus faciles à étudier de manière générale que les écosystèmes. Il les a inventoriées. Il a dressé des listes d'espèces disparues, en voie d'extinction, ou à protéger. Certaines d'entre elles ont un fort pouvoir symbolique et charismatique. Le panda, par exemple, est l'emblème d'une ONG (le Fonds mondial pour la nature ou WWF), le macareux celui de la LPO (Ligue de protection des oiseaux), et la loutre a longtemps été le symbole de la conservation de la nature pour le Conseil de l'Europe. On peut dire de manière générale que l'approche « espèces » est bien ancrée dans le monde de la protection de la nature. Mais les idées en la matière ont évolué. Pour beaucoup, une politique de conservation de la diversité biologique doit avant tout privilégier la sauvegarde des écosystèmes car la protection des espèces est illusoire si l'on ne protège pas simultanément leurs habitats naturels. C'est d'ailleurs la conservation des écosystèmes qui est recommandée par la Convention sur la Diversité Biologique (voir encadré). Elle est mise en œuvre à travers les politiques de zones protégées ou de gestion durable. Le but ultime est d'assurer le maintien de la diversité des écosystèmes ainsi que celle de leurs composantes. La directive européenne « Habitat » qui doit aboutir au réseau Natura 2000 (voir plus loin) répond à ces priorités.



Extraits de l'article 8 de la Convention sur la Diversité Biologique : conservation *in situ*

Chaque partie contractante, dans la mesure du possible et selon qu'il conviendra :

- établit un système de zones protégées ou de zones où des mesures spéciales doivent être prises pour conserver la diversité biologique ;
- élabore, si nécessaire, des lignes directrices pour le choix, la création et la gestion des zones protégées ou des zones où des mesures spéciales doivent être prises pour conserver la diversité biologique ;
- réglemente, ou gère les ressources biologiques représentant une importance pour la conservation de la diversité biologique à l'intérieur comme à l'extérieur des zones protégées, afin d'assurer leur conservation et leur utilisation durable ;
- favorise la protection des écosystèmes et des habitats naturels, ainsi que le maintien de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel ;
- promeut un développement durable et écologiquement rationnel dans les zones adjacentes aux zones protégées en vue de renforcer la protection de ces dernières ;
- remet en état et restaure les écosystèmes dégradés et favorise la reconstitution des espèces menacées moyennant, entre autres, l'élaboration et l'application de plans ou autres stratégies de gestion ;
- empêche d'introduire, contrôle ou éradique les espèces exotiques qui menacent des écosystèmes, des habitats ou des espèces ;
- sous réserve des dispositions de la législation nationale, respecte, préserve, et maintient les connaissances, innovations, et pratiques des communautés autochtones et locales qui incarnent des modes de vie traditionnels présentant un intérêt pour la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique et en favorise l'application sur une plus grande échelle, avec l'accord et la participation des dépositaires de ces connaissances, innovations et pratiques et encourage le partage équitable des avantages découlant de l'utilisation de ces connaissances, innovations et pratiques.

### 9.2.3 Quelles priorités en matière de conservation ?

Pourrait-on proposer de mettre toute la biosphère en réserve ? Cette suggestion n'est pas réaliste car les activités humaines impliquent à la fois des comportements prédateurs et l'occupation de terres à des fins agricoles et/ou urbaines. La logique voudrait donc que l'on recherche des compromis, comme le propose le concept de développement durable, entre un progrès économique nécessaire au bien être de l'humanité par nature conquérante, et une diversité biologique qui a besoin d'espaces de liberté. En pratique cela demande des décisions politiques : quels

types d'écosystèmes faut-il protéger en priorité? Comment doivent-ils être répartis? Quels sont les critères qui doivent nous aider à sélectionner les aires ou les espèces à protéger?

Différentes propositions ont été faites en matière de priorité :

- Protéger les espèces menacées. C'est une extension de l'approche « espèces » qui trouve des applications, par exemple, dans la protection du panda, des gorilles, et de manière générale de la grande faune africaine.
- Protéger en priorité les lignées évolutives qui sont menacées de disparition à la surface de la Terre. Ainsi, pourrait-on protéger les habitats du *Cœlacanthe* qui est le dernier survivant connu de la famille des *Crossoptérygiens*. L'objectif est ici de préserver les options futures en protégeant tous les grands phylums connus actuellement.
- Une démarche assez populaire est celle dite des « hot spots » ou zones critiques (voir chapitre II, fig. 2.6). Pour certains, l'identification de ces zones critiques où la diversité biologique, fortement endémique, est également menacée, est un moyen de sélectionner les zones prioritaires de conservation. On a calculé qu'en dépensant 20 millions de dollars en moyenne par zone critique sur les 5 prochaines années, on pourrait conserver une forte proportion de l'ensemble des espèces mondiales. Ces zones critiques ont pour beaucoup fonctionné comme des zones refuges durant les glaciations de l'époque Pléistocène. On peut faire l'hypothèse qu'elles pourraient servir également de sanctuaires par rapport aux activités humaines, actuelles et à venir, permettant ainsi à la faune et à la flore de passer un cap. C'est pourquoi on les appelle parfois « refuges Holocène ».

Il ne faut cependant pas occulter le fait que seize de ces zones critiques se trouvent dans des pays où les conditions économiques sont difficiles et ne permettent pas de véritables politiques de conservation, alors qu'une grande partie du milieu originel a déjà été détruite. C'est le cas du Sri Lanka, de Madagascar, ou de la forêt atlantique du Brésil. Il ne faudrait surtout pas profiter du fait que ces pays sont vulnérables sur le plan économique pour en faire des « réserves indiennes », à grands coups de dollars, sous le contrôle d'une police internationale composée pour l'essentiel de représentants des pays riches...

### 9.2.4 Si on parlait d'argent ?

La conservation a un prix. La création d'espaces protégés doit théoriquement se faire dans les zones riches en diversité biologique, c'est-à-dire dans les pays en développement qui ont le plus souvent d'autres

priorités économiques que de consacrer leurs faibles ressources à la conservation des espèces et des écosystèmes. Dans le même temps, les pays développés demandent le libre accès aux ressources naturelles exploitables par les biotechnologies. Un conflit économique oppose ainsi les détenteurs d'une richesse potentielle non valorisée économiquement et les utilisateurs industriels qui ont bénéficié jusqu'alors de facilités, dont des accès gratuits aux ressources génétiques. Ce conflit Nord-Sud est clairement apparu lors de l'élaboration de la Convention sur la Diversité Biologique.

En théorie la Convention sur la Diversité Biologique prévoit le transfert des ressources financières et de technologies de pays développés aux pays en développement. C'est le Fonds pour l'environnement mondial (FEM) qui gère ce mécanisme de financement de la convention. Depuis sa création en 1991, le FEM a affecté 2,2 milliards de dollars aux activités relatives à la diversité biologique, tout en encourageant de nouveaux investissements à l'échelon national dans tous les pays signataires. Ces sommes peuvent paraître considérables. Elles sont en réalité dérisoires par rapport aux dépenses qui seraient nécessaires. Elles sont très loin des évaluations faites à Rio en matière d'investissements annuels : 125 milliards de dollars par an...

### Une stratégie mondiale pour la biodiversité

Sous l'égide de quelques grandes ONG de conservation de la nature, une stratégie mondiale pour la biodiversité a été proposée :

- *Établir un cadre politique national pour la conservation de la biodiversité*, en incitant à un moindre gaspillage et à adopter de nouvelles politiques encourageant la conservation de la diversité biologique.
- *Créer un environnement politique international qui soutienne la conservation de la biodiversité au niveau national*. Il s'agit d'intégrer la conservation dans la politique économique internationale, d'utiliser les mécanismes d'aide au développement pour protéger la biodiversité, d'accroître les crédits pour la conservation.
- *Créer les conditions et les incitations pour la conservation de la biodiversité au niveau local* en impliquant les communautés

dans les actions de conservation, et en s'assurant que ceux qui possèdent la connaissance locale des ressources génétiques bénéficient équitablement de leur utilisation.

- *Intégrer la gestion de la biodiversité dans l'ensemble des activités humaines* en soutenant les initiatives dans le secteur privé, en incorporant la conservation dans la gestion des ressources biologiques.
- *Renforcer les zones protégées* en identifiant les priorités nationales et internationales et en assurant la pérennité des zones protégées.
- *Conserver les espèces, populations et la diversité génétique* en renforçant les capacités des installations de conservation *in situ* et *ex situ*.
- *Accroître les capacités humaines à conserver la biodiversité* par la diffusion des informations, la promotion des recherches et le développement des capacités humaines pour la conservation.

## 9.3 LES AIRES PROTÉGÉES

Le terme générique « aires protégées » recouvre en réalité des situations très différentes, allant de grandes réserves de faune et de flore à de petits sites dévolus à la conservation d'espèces particulières. Il peut s'agir de réserves intégrales où l'intervention humaine est exclue, ou de zones habitées dans lesquelles la protection de la flore et de la faune est assurée par l'implication des populations locales dans la gestion du milieu et des espèces. À l'heure actuelle on estime qu'il y a environ 4 500 sites protégés dans le monde représentant 3,5 % des terres émergées.

### 9.3.1 Des parcs nationaux contre les méfaits de l'Homme

À la fin du XIX<sup>e</sup> siècle on pensait que la conservation et l'exploitation des milieux naturels étaient deux activités incompatibles. Il fallait alors soustraire des pans entiers de la nature à l'emprise de l'Homme, considéré comme le facteur principal de perturbation. Cet état d'esprit qui avait présidé à la création en 1872 d'un des premiers parcs au monde, le parc national de Yellowstone aux États-Unis, a prévalu pendant longtemps. Bien qu'il soit d'usage de la critiquer à l'heure

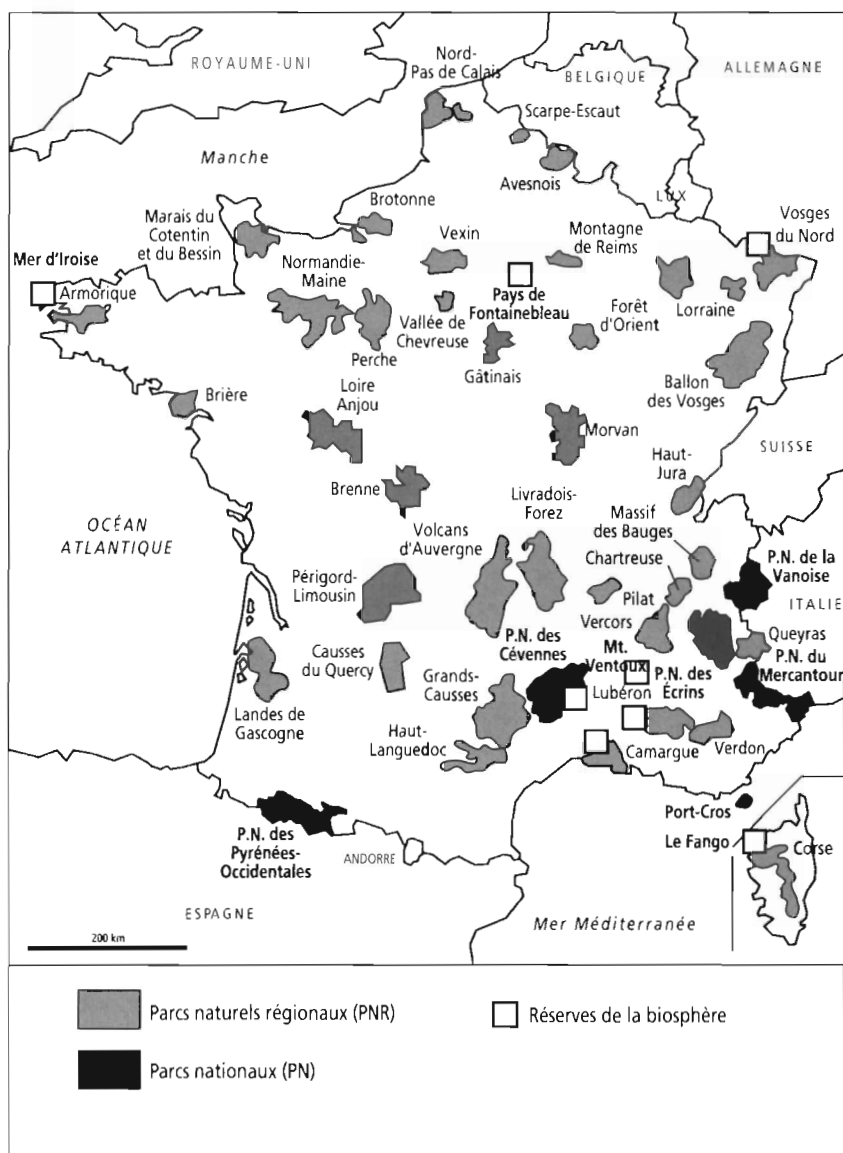


Figure 9.1 Répartition des parcs nationaux, des parcs naturels régionaux et des réserves de la biosphère, en France métropolitaine.

actuelle, cette démarche n'est pas complètement dénuée de bon sens quand elle est pratiquée judicieusement.

La France a créé sept parcs nationaux entre 1950 et 1960 dont les seuls aménagements sont en principe les voies d'accès conduisant à des lieux d'observation de la nature. On voit dans le choix des lieux (des zones de montagne) le souci d'éviter les espaces urbanisés. Le tourisme qui se développe très rapidement pose actuellement beaucoup de problèmes écologiques aux gestionnaires de ces parcs.

### 9.3.2 Protéger la nature avec l'Homme

La création d'aires protégées pose des problèmes sociaux lorsqu'elles sont établies dans des zones habitées. Dans certains cas, il a fallu déplacer les populations locales et leur interdire l'accès de zones qu'elles utilisaient auparavant. Dans de telles circonstances elles ne sont guère incitées à respecter une réglementation que les administrations responsables de la gestion des parcs et réserves, notamment dans les pays en développement, ont beaucoup de mal à faire appliquer, faute de moyens suffisants. Cette situation conduit au braconnage et engendre parfois de véritables conflits sociaux.

L'exemple du parc national des Galapagos en Équateur, l'un des plus prestigieux du monde, montre les difficultés rencontrées pour concilier différentes logiques d'acteurs. Celle des naturalistes qui ont créé le parc en 1959 pour en faire un laboratoire de l'évolution ; celle des habitants de l'archipel dont le territoire est aujourd'hui limité à quatre îles alors que la population (15 600 habitants en 1998) a été multipliée par 7 depuis la création du parc ; celle de l'État équatorien soucieux de développer un pôle touristique mondial : c'est devenu un marché lucratif (66 000 visiteurs en 1999) pour des entreprises extérieures à l'île, mais qui bénéficie peu aux habitants du parc. Le résultat est une détérioration rapide de la nature due à la fréquentation trop élevée, et une paupérisation des habitants qui les conduit à pêcher de manière intensive pour l'exportation, causant ainsi des dommages écologiques.

C'est pourquoi, l'idée que la participation des populations locales à la conception et à la gestion des aires protégées est un facteur essentiel pour garantir la pérennité des projets, s'est imposée progressivement. Pour encourager ces populations à mieux gérer la diversité biologique, il faut améliorer leur niveau de vie en apportant les incitations économiques qui leur permettent d'exercer une conservation efficace. Ainsi, certains projets intégrés de conservation et de développement se fixent pour objectif de concilier le développement de nouvelles activités économiques, avec des activités de conservation.

Dans ce contexte, l'exemple des *Réserves de la Biosphère* (voir encadré) est intéressant dans la mesure où il s'inscrit dans une dynamique internationale. La France compte dix réserves de la biosphère : la Camargue, les Cévennes, le Lubéron, les Vosges du Nord, le mont Ventoux, le Fango en Corse, le pays de Fontainebleau, la mer d'Iroise, les Tuamotu et l'archipel de la Guadeloupe. Mais la politique nationale a aussi institué des *Parcs naturels régionaux* conçus comme « lieux de rencontre de la nature et de la culture », entre citadins et ruraux. Régis par un décret de 1967, leur création et leur financement sont confiés aux régions. Depuis 1968, 27 parcs régionaux ont été créés en France, sur la base d'une association entre communes autour d'une charte fixant les objectifs.

### Les réserves de la biosphère

Le concept de réserve de biosphère a été proposé, en 1974, par le Programme sur l'homme et la biosphère (plus connu sous le nom de MAB, *Man and Biosphere*) de l'Unesco. Le réseau de réserves de Biosphère comprend actuellement plus de 300 réserves réparties dans 82 pays. Elles sont conçues pour répondre à la question : comment concilier la conservation de la diversité biologique et des ressources biologiques avec leur utilisation durable ? Elles cherchent à appliquer le principe selon lequel les populations locales constituent l'un des éléments moteurs de la conservation et qu'il n'est pas possible de préserver de grandes régions en les évinçant. Ces populations locales, les organismes de gestion, les mouvements de conservation de la nature et les scientifiques, doivent rechercher conjointement des solutions permettant de concilier conservation de la diversité biologique et développement économique.

Chaque réserve comprend en principe (1) une aire centrale très protégée, (2) une zone tampon ou intermédiaire qui entoure et jouxte les zones centrales où des activités humaines, telles l'éducation et l'écotourisme, peuvent se développer si elles sont compatibles avec des pratiques écologiquement viables, (3) une zone de transition consacrée à des activités de développement qui peut comprendre des habitats humains, des activités agricoles ou autres utilisations.

La conférence de Séville (1995) a précisé le rôle de ces réserves de biosphère pour le XXI<sup>e</sup> siècle et tenté d'identifier leur rôle spécifique (stratégie de Séville) :

- une fonction de conservation pour préserver les ressources génétiques, les espèces, les écosystèmes, les paysages, ainsi que la diversité culturelle ;
- un lieu d'expérimentation pour la gestion des terres, l'aménagement du territoire et plus généralement la mise en œuvre de modèles de développement durable ;
- un support logistique pour soutenir des activités de recherche, de formation, d'éducation, de surveillance continue.

L'efficacité des actions de conservation basées sur les aires protégées varie énormément dans le monde. Il est juste de dire que de nombreuses régions, soit disant protégées, ne le sont pas en réalité, en raison de l'absence de personnel qualifié, de ressources financières, de connaissances écologiques suffisantes, ou de conflits d'usages locaux. En conséquence elles sont toujours menacées par l'expansion agricole et urbaine, ou le braconnage.

### 9.3.3 L'Europe et la biodiversité : Natura 2000

La convention de Berne du Conseil de l'Europe (1979) sur la conservation de la faune sauvage et des habitats naturels de l'Europe avait pour objectif de promouvoir la coopération entre États afin d'assurer la conservation de la flore et de la faune sauvages et de leurs habitats naturels. Une attention particulière était accordée aux espèces, y compris les espèces migratrices, menacées d'extinction et vulnérables comme la cigogne blanche, la grue cendrée ou le vautour fauve. Adoptée en 1979, la directive « Oiseaux » fut un premier pas pour assurer la protection à long terme et la gestion de toutes les espèces d'oiseaux vivant à l'état sauvage sur le territoire communautaire et de leurs habitats. Les États membres ont la responsabilité d'assurer la sauvegarde de ce patrimoine commun de tous les Européens, et plus particulièrement des oiseaux migrateurs dont il faut préserver les habitats naturels qui constituent leurs milieux de vie.

La directive « Oiseaux » a inspiré l'Union européenne pour sa directive de 1992 concernant la conservation des habitats naturels (ou directive « Habitats »). Elle a pour objet d'assurer le maintien de la diversité biologique par la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune



et de la flore sauvages, notamment en ce qui concerne les espèces qualifiées d'intérêt communautaire. Elle prévoit la mise sur pied d'un réseau de zones protégées, les zones spéciales de conservation.

Le réseau NATURA 2000 est un réseau écologique européen de sites protégés. Il a pour objectif de préserver la biodiversité, notamment dans l'espace rural et forestier. Il est composé de sites relevant des directives européennes « Oiseaux (1979) » et « Habitats (1992) ». Il s'agit de promouvoir une gestion adaptée des habitats de la faune et de la flore sauvages, tout en tenant compte des exigences économiques, sociales et culturelles ainsi que des particularités régionales et locales de chaque état membre. Le réseau Natura 2000 n'a donc pas pour objet de créer des « sanctuaires de nature », car les activités humaines (y compris la chasse) y ont leur place comme dans les réserves de la biosphère.

Les États membres proposent une liste de sites à la Commission européenne. Ainsi, la France a transmis plus de 1 000 propositions de sites couvrant 5% du territoire. La liste des sites d'importance communautaire qui formeront le réseau Natura 2000 est établie en liaison avec le centre thématique nature de l'Agence européenne de l'environnement. Les États membres doivent désigner les sites qui sont d'importance communautaire comme zones spéciales de conservation, et prendre les mesures nécessaires pour assurer leur protection.

L'application des directives et la mise en œuvre d'une politique cohérente de conservation de la nature, nécessitent de définir une typologie des habitats utilisés pour leur description et leur suivi. La mise en place d'un système européen d'information sur la nature (EUNIS) a pour mission de faciliter l'utilisation des données en contribuant à harmoniser la terminologie, et constitue une source d'informations d'importance européenne. Cette classification des habitats est élaborée à partir de différentes initiatives européennes précédentes : CORINE, Land Cover et la Classification des habitats paléarctiques du Conseil de l'Europe.

### 9.3.4 Des réserves pour protéger les ressources vivantes

Comme les réserves en milieu terrestre, les réserves marines ont pour objectif de protéger des espèces ou des écosystèmes en danger. Mais une des fonctions des aires marines protégées est également de protéger des ressources vivantes. Que ce soient des aires de reproduction et de frai, ou des habitats permettant à des espèces d'échapper aux captures, l'objectif est de maintenir, grâce aux aires protégées, les conditions de renouvellement des stocks. Il y a de nombreuses expériences qui montrent que ces actions sont efficaces.

Pour les pays de l'Union européenne, il y a actuellement 33 aires marines protégées en Méditerranée, correspondant à une surface totale de près de 5 000 km<sup>2</sup>.

## 9.4 UNE UTILISATION DURABLE DE LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

La politique d'aire protégée est un pis-aller qui n'engage que le court et moyen terme. Beaucoup pensent que la conservation de la biodiversité doit s'inscrire dans un contexte plus large d'application des principes du développement durable. Plus généralement, la conservation devrait être partie prenante d'une vision globale d'aménagement du territoire pour définir les zones à vocation agricole, industrielle ou urbaine, et les aires à protéger. C'est rarement le cas jusqu'ici.

### 9.4.1 Le développement durable

Le concept de développement durable est une formule de compromis qui reconnaît le bien-fondé du développement mais cherche à concilier le processus de développement économique avec la protection de l'environnement. Dans une perspective à long terme, c'est un développement qui répond aux besoins du présent tout en préservant l'héritage « naturel » qui sera transmis aux générations futures. Ce concept sert également à mieux prendre en compte des préoccupations d'ordre éthique et moral pour encadrer les démarches économiques.

L'idée sous-jacente à l'application opérationnelle du concept de développement durable, est que la diversité biologique ne pourra se maintenir que dans les écosystèmes en bon état de fonctionnement. On met alors l'accent sur la nécessité d'une gestion intégrée des milieux et des ressources, faisant ainsi contrepoids à une approche trop longtemps sectorielle préoccupée d'une rentabilité à court terme de l'exploitation de certaines ressources.

Dans le domaine agricole le développement durable, garant d'une bonne gestion de la biodiversité, est nécessairement un compromis entre ce qui est économiquement intéressant, techniquement possible, et écologiquement acceptable. Ainsi, dans les années 1960, la sélection de variétés cultivées à haut rendement et l'utilisation massive d'engrais et de pesticides, ont permis dans certaines régions des progrès considérables en matière de productivité, mais au détriment de la qualité de l'environnement et de la biodiversité. Dans une perspective de gestion

intégrée des ressources renouvelables, il s'agit d'imaginer et de mettre en place des systèmes de production mieux intégrés dans leur milieu dont ils garantissent la viabilité écologique. Cela suppose, par exemple, une plus grande diversification des systèmes de culture et des itinéraires techniques nouveaux conçus par les agriculteurs : rotation, choix des variétés, pratiques culturales, etc.

Dans le domaine halieutique, l'exemple des pêcheries au niveau mondial illustre le principe selon lequel les ressources biologiques d'accès libre font l'objet d'une surexploitation. Selon la FAO, 60 % des stocks de poissons mondiaux sont proches de la surexploitation, et le nombre d'adultes reproducteurs a été réduit de manière dramatique pour certaines espèces. Les stocks halieutiques sont en voie d'épuisement car les délais de reconstitution sont incompatibles avec les taux de prélèvement sur la ressource. Il faut ajouter également que :

- L'utilisation d'engins de pêche non sélectifs détruit de très nombreuses espèces qui ne sont pas commercialisées, ou perturbent les habitats benthiques (chaluts par exemple).
- Le prélèvement massif d'espèces appartenant en général aux niveaux trophiques supérieurs a des effets en cascade sur le fonctionnement des écosystèmes marin et conduit à des modifications significatives des communautés marines.

On voit les difficultés à mettre en pratique les discours quant à la gestion des ressources à long terme et les contraintes économiques qui amènent les propriétaires des bateaux de pêche à chercher le profit maximum le plus rapidement possible. Plutôt que pêcher plus, il faudrait pêcher mieux de manière à éviter la surexploitation en limitant les prises. En réalité, en l'absence de mesures réglementaires contraignantes, la compétition économique induit des comportements non rationnels.

### 9.4.2 Les savoirs traditionnels

La conservation n'est pas qu'un problème technique. L'érosion de la diversité biologique résulte essentiellement d'une utilisation plus intensive des ressources, et de modifications dans les comportements et les pratiques des sociétés. Si, à l'opposé, certaines communautés et certaines cultures ont pu se maintenir pendant des siècles, elles ont probablement réussi grâce à une exploitation équilibrée des ressources naturelles. En théorie, il faudrait rechercher dans les systèmes traditionnels de gestion des ressources vivantes, les comportements sociaux qui auraient permis de maintenir pendant des siècles un état d'équilibre

nature/sociétés. Et retenir de ces pratiques des modes de gestion qui pourraient encore s'appliquer aux situations présentes.

De fait, les hommes ont utilisé une grande variété de ressources biologiques, dans des milieux très divers, en mettant en œuvre une multitude de techniques spécialement adaptées. Les recherches en ethnobiologie ont permis de mieux connaître cet ensemble de connaissances et de comportements représentant un patrimoine culturel qui s'est transmis de générations en générations. Ainsi, on a étudié de nombreuses sociétés de pêcheurs dont l'organisation et les pratiques permettaient de protéger la ressource de manière bien plus efficace que les modes de gestion étatique le plus souvent inopérants faute de moyens appropriés.

Depuis la conférence de Rio, le public considère que la protection de la nature et la préservation de la diversité biologique passent par le droit des populations à préserver leurs territoires ainsi que leurs modes de vie. Cette vision a longtemps été iconoclaste pour les biologistes et certains mouvements de conservation de la nature habitués à percevoir les populations humaines comme des facteurs de perturbation et de dégradation des écosystèmes. Or, on sait maintenant que la plupart des écosystèmes de la planète, que ce soit les oasis, les forêts européennes, ou des zones humides comme la Camargue, sont entièrement le produit de l'action de l'Homme.

Si de nombreux enseignements peuvent être tirés de ces savoirs populaires, il faut admettre néanmoins que les changements économiques et politiques ont profondément modifié les comportements sociaux. Des systèmes de gestion qui étaient adaptés à certains types de contraintes, ne le sont plus dans les conditions économiques et démographiques actuelles.

### **9.4.3 L'aménagement du territoire**

Si l'on parle volontiers de stratégies en vue de maintenir la diversité biologique au niveau régional, par la création d'aires protégées, il faut bien reconnaître, cependant, qu'elles ont le plus souvent été sélectionnées sur des bases opportunistes, sans vision d'ensemble bien affirmée. L'expérience a montré qu'une stratégie basée seulement sur la protection de sites d'importance géographique limitée ne donnait pas entière satisfaction. En particulier :

- la qualité de l'environnement dans les zones protégées est fortement influencée par les activités humaines sur les régions avoisinantes : pollutions d'origine atmosphérique, les modifications du niveau de la nappe phréatique, la détérioration de sites de repos ou d'alimentation hors la zone protégée pour les espèces migratrices, etc. ;

- la dynamique naturelle dans les aires protégées, liée par exemple aux fluctuations climatiques, peut conduire à des modifications considérables de la composition et de la structure des écosystèmes, avec parfois même des pertes d'espèces rares dont la présence avait motivé la mise en place de l'aire protégée ;
- une augmentation quasi générale de la fragmentation des habitats et du paysage perturbe beaucoup les processus écologiques et la dynamique des populations : le maintien ou la restauration de connexions entre les différents fragments permettant les échanges fonctionnels est une préoccupation majeure de la biologie de la conservation.

Pour ces différentes raisons, les objectifs en matière de conservation portent maintenant en priorité sur des démarches spatialisées. Quand c'est possible, il est préférable de protéger de grandes surfaces incluant les principales composantes du paysage. Dans d'autres circonstances il faut inscrire les stratégies de conservation dans une vision élargie d'aménagement du territoire à toutes les échelles (régionales, nationales, internationales) de manière à éviter des fragmentations trop importantes et à ménager, lorsque cela est encore possible, les corridors écologiques. Le réseau européen Natura 2000 est basé sur ces concepts.

## 9.5 LA CONSERVATION EX SITU

Les collections vivantes sont rassemblées dans les jardins botaniques et zoologiques, les conservatoires, les arboreta publics et privés. Elles jouent un rôle fondamental dans la conservation des espèces en voie de disparition et les programmes de réintroduction ; elles constituent l'outil essentiel pour la gestion des ressources génétiques des plantes utiles et des animaux domestiques.

### Convention sur la Diversité Biologique

#### ARTICLE 9 – Conservation *ex situ*

Chaque partie contractante, dans la mesure du possible et selon qu'il conviendra, et au premier chef afin de compléter les mesures de conservation *in situ* :

a) Adopte des mesures pour conserver *ex situ* des éléments constitutifs de la diversité biologique, de préférence dans le pays d'origine de ces éléments ;

b) Met en place et entretient des installations de conservation *ex situ* et de recherche pour les plantes, les animaux, les micro-organismes, de préférence dans le pays d'origine des ressources génétiques ;

c) Adopte des mesures en vue d'assurer la reconstitution et la régénération des espèces menacées et la réintroduction de ces espèces dans leur habitat naturel dans de bonnes conditions ;

d) Régleme et gère la collecte des ressources biologiques dans les habitats naturels aux fins de la conservation *ex situ* de manière à éviter que soient menacés les écosystèmes et les populations d'espèces *in situ*, excepté lorsque des mesures *ex situ* particulières sont temporairement nécessaires, conformément à l'alinéa c) ci-dessus ; etc.

### 9.5.1 Les jardins botaniques

Quelque 1 600 jardins botaniques existent à travers le monde. Les plus anciens ont servi à rassembler les plantes de la pharmacopée traditionnelle. Ils ont ensuite évolué en jardins d'acclimatation pour accueillir et essayer de domestiquer les espèces tropicales ramenées par les voyageurs et pour développer de nouvelles cultures d'intérêts économiques et décoratifs. Ils témoignent du brassage de la flore résultant des conquêtes, des échanges commerciaux, des explorations. Récemment leurs missions ont encore changé. Les nouveaux établissements se spécialisent dans la faune et la flore d'un milieu (souvent le milieu local) en vue de développer l'ingénierie de la conservation et d'informer le public.

Le toromiro (*Sophora toromiro*) est un arbre endémique de l'île de Pâques où il a disparu vers 1960. Plusieurs jardins botaniques qui avaient conservé des semences ont constitué un réseau chargé d'évaluer la diversité génétique de l'espèce et d'utiliser cette connaissance pour constituer des populations de reproducteurs qui seront réimplantées dans l'île de Pâques. Compte tenu de la croissance de l'arbre, il faudra attendre cent ans avant de savoir si la réintroduction a réussi.

De tout temps les jardins botaniques ont échangé des spécimens et des informations, entre eux et avec des amateurs qui entretiennent des « collections » privées. Bien qu'élargissant le spectre de la diversité végétale répertoriée, ces opérations n'empêchent pas un déséquilibre de l'échantillonnage en faveur de groupes particuliers (orchidées, cactées, plantes carnivores, plantes à bulbes, fougères, légumineuses, conifères...). Un commerce est même organisé : il concerne principalement les plantes médicinales et décoratives, les légumes et les fruitiers. L'encadrement scientifique et juridique de cette économie active pose des problèmes difficiles car des intérêts conflictuels sont de la partie... Les jardins botaniques ont cependant développé entre eux des réseaux restreints sur la base de compétences reconnues et de chartes. Actuellement ces réseaux élaborent des bases de données

informatisées, partiellement ouvertes aux messageries électroniques du grand public. Quelque 350 institutions sont ainsi regroupées dans le réseau BGCI (*Botanic Gardens Conservation International*) et rassemblent plus de 250 000 accessions sur un total d'environ 30 000 espèces. Une tendance récente des activités des jardins botaniques porte sur la mise au point et la diffusion auprès des pépiniéristes et du public de méthodes de culture, de propagation et de conservation. Elles dérivent directement des progrès de la recherche physiologique sur les dormances, les résistances au froid et à la sécheresse, les reproductions végétatives et sexuées, les cultures de cellules et de tissus. Les effets de mode et de commerce accentuent l'engouement pour certains taxons et les espèces « modestes » sont oubliées même si elles sont menacées.

Simultanément, et à l'opposé, les jardins botaniques ont un rôle important dans la politique de biodiversité d'un pays. Ils sont une source d'information et un lieu de débats indépendants offerts au public et aux associations. Ils participent aux campagnes de restauration de milieux dégradés et de réintroduction d'espèces localement disparues (sensibilisation du public, fourniture de spécimens, prise de coresponsabilité de gestion pour des milieux originaux : flores des îles, des montagnes ou des zones humides). Ils constituent des partenaires actifs des programmes de valorisation des ressources génétiques végétales à côté d'institutions publiques et d'entreprises privées (banques de graines, banques de données...).

L'investissement technologique et financier, les nécessités de l'entretien quotidien et de la présence de personnel qualifié créent des charges auxquelles toutes les économies ne peuvent pas facilement subvenir. Les jardins botaniques les plus pertinents sont ceux des pays développés et le déséquilibre est flagrant avec ceux des régions tropicales pourtant plus riches en biodiversité naturelle mais moins dotées économiquement.

### 9.5.2 Les parcs zoologiques

Les parcs zoologiques publics ou privés, ainsi que les expositions de collections animales vivantes spécialisées (souvent centrées sur des taxons spectaculaires : poissons, serpents, oiseaux, insectes...), ont des missions et des activités similaires à celles des jardins botaniques. Leur nombre à travers le monde dépasse les 2 000 et ils sont en majorité organisés en réseaux. D'importantes bases de données ont été élaborées; des informations sont, en principe, librement disponibles

sur quelque 250 000 spécimens vivants et leurs ancêtres, appartenant à près de 6 000 espèces. Pour entretenir vivants, en conditions artificielles, presque un million de tétrapodes et autant de poissons, les collections animales doivent faire face à des coûts et des charges importants que toutes les économies ne peuvent pas supporter. En particulier leur maintien demande une relation étroite avec la science vétérinaire et sa recherche. Le rapport avec les amateurs et le public en général est très fort, soutenu par un élan de sympathie considérable, et par un commerce des animaux, actif mais difficile à encadrer.

Dans le cas des espèces aquatiques la dépendance vis-à-vis du milieu est particulièrement contraignante. Depuis très longtemps des aquariums et des stations marines ont été construits pour les êtres marins. Ces institutions ont une forte tradition d'association avec le public. Leurs missions portent sur l'information, l'éducation, la conservation et la recherche. Curieusement, et en dépit de leur coût, elles sont mieux réparties que les jardins botaniques ou zoologiques à travers la planète et représentent assez bien la diversité des écosystèmes marins. Leurs financements viennent souvent de leur intégration dans des réseaux gouvernementaux et régionaux de gestion des ressources halieutiques ou de recherche fondamentale et appliquée.

Très tôt des banques de données ont été coordonnées et informatisées, elles sont riches et très consultées. Plus précisément, dans les stations marines, les universités donnent des enseignements et les programmes de recherche vont de la systématique et de la biologie du développement à la pharmacologie industrielle. Les infrastructures et les moyens autorisent les stations à conduire des expérimentations écologiques en vraie grandeur et à participer à la lutte contre les catastrophes maritimes (marées noires...). Très récemment les sociétés leur demandent de devenir des observatoires permanents de l'environnement et de la biodiversité des écosystèmes littoraux et côtiers qui sont l'objet de pressions anthropiques directes (urbanisation, fragmentation, prélèvements, rejets et pollutions, etc.).

## 9.6 LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

La biologie de la conservation est née à la fin des années 1970. Elle a pour objectifs d'évaluer l'impact des actions de l'homme sur les espèces, les communautés et les écosystèmes, et de faire des propositions concrètes pour lutter contre la dégradation des écosystèmes. Alors que la protection de la nature a recours essentiellement aux moyens



réglementaires pour soustraire les espaces et les espèces aux actions de l'Homme, la biologie de la conservation utilise des concepts et théories empruntés à l'écologie, ou qu'elle contribue à développer, pour mettre en œuvre des actions concrètes et proposer des méthodologies appropriées pour la conservation de la nature. Comme d'autres disciplines de « crise », à l'articulation de la science et de la gestion, alliant théorie et pratique, la biologie de la conservation donne la priorité à l'action. Elle travaille dans l'urgence puisque des espèces et des habitats menacés risquent de disparaître rapidement en l'absence de mesures efficaces.

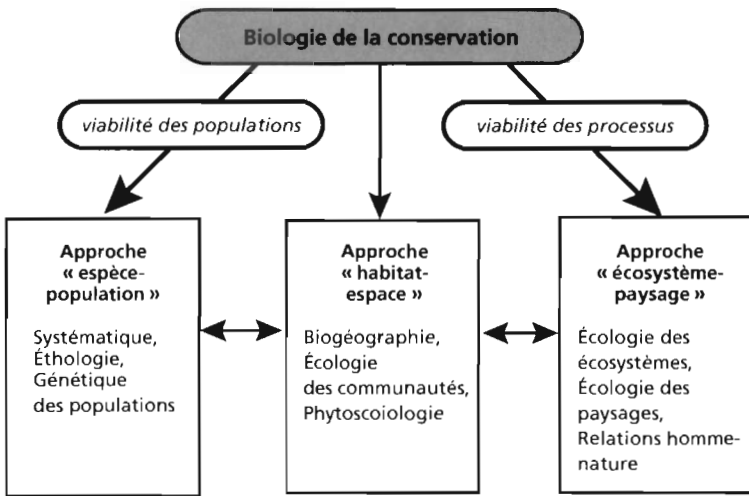


Figure 9.2 Les trois principales approches en biologie de la conservation (d'après Barnaud, 1997).

La biologie de la conservation trouve un champ d'application dans la mise en œuvre de la Convention sur la diversité biologique. Il impose de confronter des options possibles en matière de conservation avec les avancées théoriques en biologie, en génétique et en biogéographie, en prenant en compte les apports de l'éthologie, de la physiologie et de l'économie.

Si dans un premier temps la biologie de la conservation s'est focalisée sur les espèces phares ou charismatiques, il est devenu rapidement évident que les questions posées par la conservation des habitats, de l'échelle locale à l'échelle planétaire, devenaient au moins aussi importantes que les connaissances portant sur la biologie des espèces.

La restauration et la réhabilitation d'habitats, la réintroduction d'espèces joueront des rôles de plus en plus importants dans la reconstitution de la diversité biologique. Cela demande à la fois des approches *ex situ* et *in situ* dont les méthodes font de rapides progrès.

### 9.6.1 Fragmentation des habitats

L'un des thèmes favoris de la biologie de la conservation concerne la fragmentation des habitats naturels par les activités humaines et ses conséquences sur la biodiversité. Selon la théorie des équilibres dynamiques de la biogéographie insulaire, le nombre d'espèces présentes dans un écosystème est fonction de la surface de l'écosystème : la réduction des surfaces favorise en principe l'extinction de certaines espèces. Les biologistes de la conservation sont ainsi sollicités pour répondre à des questions relatives à la taille et la forme des réserves naturelles :

- Quelle est la taille minimale d'une réserve pour protéger telle ou telle espèce ?
- Est-il préférable de créer une seule réserve de grande taille ou plusieurs petites réserves ?
- Combien d'individus d'une espèce menacée est-il nécessaire de protéger dans une réserve pour éviter l'extinction ?
- Lorsque plusieurs réserves sont créées, doivent-elles être proches l'une de l'autre, ou éloignées ? Doivent-elles être isolées ou reliées par des corridors ?

Ces questions sont l'occasion de mettre à l'épreuve certaines théories écologiques. Ainsi, mettant en avant la théorie des équilibres dynamiques en milieu insulaire, certains scientifiques estiment que des réserves de grande taille offrent une plus grande diversité d'habitats et abritent une plus grande variété d'espèces que les réserves de petite taille. En outre, les populations de chaque espèce sont plus grandes, et les effets de lisière sont moins importants sur des grandes surfaces que sur des petites surfaces.

D'autres scientifiques estiment au contraire que plusieurs petites réserves permettent de protéger une diversité d'habitats plus importante que dans une grande réserve, pour une superficie totale équivalente, ainsi qu'une plus grande variété d'espèces rares. Ils mettent également en avant que plusieurs petites réserves minimisent les risques d'une catastrophe telle que le feu, une épidémie ou l'introduction d'espèces, qui peuvent détruire des populations entières dans une réserve.

Avec un peu de recul, un consensus se dégage pour reconnaître que la définition d'espaces protégés doit suivre une démarche pragmatique, en

fonction d'objectifs précis de conservation, plutôt que de s'appuyer sur les critères difficilement applicables des théories générales.

### La diversité biologique en zone de grande culture

Aujourd'hui, une grande partie du territoire français est occupée par des paysages ruraux. Les recherches ont montré qu'ils accueillent généralement moins d'espèces végétales et animales que les milieux semi-naturels non cultivés (bois, haies, landes, bords de champs non boisés). Le morcellement de ces milieux, souvent isolés par des parcelles cultivées, tend à réduire la diversité biologique et favorise souvent les espèces banales qui se développent sur les lisières et d'un intérêt patrimonial souvent limité. Mais il apparaît aussi que de nombreuses espèces se sont adaptées au morcellement des milieux en se déplaçant entre les fragments de milieux semi-naturels qui subsistent dans l'espace agricole. Pour assurer la survie de ces espèces il faut donc chercher à optimiser les mouvements entre fragments, par exemple en maintenant des haies qui sont utilisés comme corridors dans le paysage. Ce n'est pas toujours la politique qui est menée à l'heure actuelle... dans la mesure où l'intensification de la production et le remembrement, constituent des pratiques qui mènent à la réduction de la diversité des habitats et des espèces. Un bel exemple de question à laquelle est confrontée la mise en œuvre opérationnelle du concept de développement durable.

#### 9.6.2 Réintroductions d'espèces

La conservation *ex situ* apparaît non pas seulement comme une alternative, mais comme une démarche complémentaire de la conservation *in situ*. Ce sont des réservoirs d'individus pour la réinstallation ou le renforcement de populations sauvages d'espèces menacées. Il y a, en effet, des situations où la dégradation de l'habitat est telle qu'on ne peut maintenir *in situ* des populations viables. L'alternative est simple : ou on laisse disparaître à jamais les espèces concernées, ou l'on tente des opérations de sauvetage en vue de préserver temporairement *ex situ* les populations menacées avec comme objectif de les réintroduire dans leur milieu d'origine si les menaces qui pèsent sur les

espèces et les habitats disparaissent. Dans certains cas l'habitat est détruit et on envisage alors de réintroduire l'espèce dans des habitats similaires à ceux dont elle est originaire : c'est la translocation.

Le projet de conservation d'une espèce menacée dans les parcs zoologiques se définit par ses objectifs : maintenir pendant deux siècles plus de 90 % de la diversité génétique initiale, et maintenir une population de 250 à 500 individus en vue de la réintroduire dans son milieu naturel. Il existe pour plus de 300 espèces menacées des programmes d'élevage en captivité qui associent plusieurs zoos, de façon à maintenir des populations qui serviront de réservoirs génétiques pour la survie des animaux dans la nature. Les parcs zoologiques ont ainsi bien réussi dans la conservation d'espèces telles que les bisons européens et américains, le cheval de Prejwalsky, etc.

### **Il y a de nouveau des vautours en Lozère**

La réintroduction des vautours fauves et des vautours moines dans les gorges du Tarn est un exemple de restauration de populations. Le vautour moine a disparu de cette région au début du <sup>xx</sup>e siècle et le vautour fauve peu après la Seconde Guerre mondiale. Classé nuisible, jugé maléfique, mais aussi trophée de chasse apprécié, ces charognards ont été massacrés pendant des siècles. Dans les années 1970, avec la création du parc national des Cévennes, le Fonds d'intervention pour les Rapaces a entrepris de réintroduire les deux espèces à partir d'individus provenant des Pyrénées et de plusieurs zoos. Les premiers lâchers ont eu lieu au début des années 1980, et en 2000 près de 300 individus avaient recolonisé les Causses. On apprécie maintenant les retombées touristiques, et les bergers les utilisent comme équarrisseurs naturels.

### **9.6.3 Écologie de la restauration**

Des ingénieurs et des spécialistes de la protection de la nature ont tenté depuis longtemps de « réparer » les milieux dégradés. Ils l'ont fait de manière souvent empirique, avec leur expérience d'hommes de terrain, en fonction d'objectifs définis dans le cadre d'une gestion dite écologique des milieux et des espèces. De manière générale, les scientifiques

ont longtemps négligé ce domaine jugé trop technique, mais certains d'entre eux ont progressivement réalisé tout l'intérêt de ces activités si on les abordait en tant que système expérimental. L'émergence de l'écologie de la restauration dans les années 1980 a donc pour origine l'interprétation scientifique de ces nombreuses interventions et manipulations de systèmes écologiques. Implicitement, l'écologie de la restauration véhicule l'idée qu'il est possible de conduire des expériences écologiques rigoureuses, qui permettent une démarche prédictive. En outre, les problèmes abordés par les pratiques de restauration, sont une source de nouvelles questions sur le plan scientifique.

Il existe une terminologie complexe dans le domaine de l'écologie de la restauration. Donner une définition des termes utilisés qui soit reconnue par tous est un exercice périlleux. Il faut surtout savoir qu'il y a différentes formes de restauration qui s'inscrivent dans un continuum depuis la reconstruction de sites totalement dévastés comme ceux de zones minières, jusqu'à des opérations de portée limitée dans des écosystèmes peu perturbés.

- *Restauration (sensu stricto)* : c'est la transformation intentionnelle d'un milieu pour rétablir l'écosystème considéré comme indigène et historique, dans sa composition taxinomique originale, ainsi que dans ses fonctions essentielles (production, autoreproduction) préexistantes.
- *Réhabilitation* : lorsque la pression exercée sur un écosystème a été trop forte ou trop longue, ce dernier est incapable de revenir à son état antérieur même si l'on relâche la pression humaine. Seule une intervention humaine forte, mais limitée dans le temps, permet de replacer l'écosystème sur une trajectoire favorable au rétablissement de ses fonctions essentielles.
- *Réaffectation* : lorsqu'un écosystème a été fortement transformé par l'Homme, on peut en faire un nouvel usage sans chercher à le réhabiliter. C'est le cas, lorsqu'on modifie un écosystème par une gestion visant à privilégier un élément ou une fonction particulière. Le nouvel état peut être sans relation de structure ou de fonctionnement avec l'écosystème préexistant dans le cas d'espaces mis en culture.

Pour certains, la biologie de la restauration inclut également la « création » qui consiste à créer de nouveaux habitats là où ils n'existaient pas auparavant.

Parmi les exemples d'application de la biologie de la restauration on peut citer :

- La récupération de sites très endommagés à la suite d'exploitations et de travaux d'aménagement (décharges, mines, pistes de ski, gravières, chantiers, etc.). En particulier les sites de carrières abandonnés couvrent des surfaces importantes et constituent des milieux privilégiés de « réaménagement écologique ».
- Le retour d'espèces emblématiques telles que le saumon est parfois mis en avant pour mener des opérations de restauration globale des cours d'eau.

Le lac d'Annecy en Haute-Savoie, considéré du temps de Jean-Jacques Rousseau comme un « pur miroir », était réputé auprès des pêcheurs pour ses poissons nobles tels l'omble chevalier. Dans les années 1950, on constata que l'omble se faisait plus rare et que la transparence de l'eau qui était d'une dizaine de mètres au début du siècle s'était réduite de moitié. La cause en fut vite identifiée : les rejets d'eaux d'égouts fortement chargées en nutriments en l'absence de traitements. Le lac était ainsi en voie d'eutrophisation, avec des symptômes évidents : diminution de la transparence des eaux, augmentation de la turbidité liée au développement du phytoplancton suite aux apports en nutriments. Un seul remède, traiter les eaux usées pour réduire les apports en nutriments. En 1957 les communes riveraines décident de construire un collecteur qui fait le tour complet du lac, et aboutit à une station d'épuration ; les travaux durent jusqu'en 1972. Depuis, le lac a lentement retrouvé des eaux de bonne qualité. En 1993, la transparence était de 12 m soit la même que celle mesurée au début du siècle.

## **9.7 L'APPROCHE PRÉVENTIVE : LE BILAN DE SANTÉ DES ÉCOSYSTÈMES**

Les gestionnaires qui ont besoin d'outils leur permettant de promouvoir des pratiques écologiquement acceptables se retournent vers les écologistes pour leur demander comment évaluer l'état écologique des écosystèmes. Le bilan de santé des écosystèmes est une approche intégrée qui met l'accent sur la « qualité » de la diversité biologique et fournit des lignes de conduite pour la restauration des écosystèmes endommagés. La diversité biologique est un élément essentiel de ces bilans car elle est le reflet, perceptible par les Hommes, des conséquences des modifications physiques, chimiques et biologiques apportées au fonctionnement des écosystèmes. On peut dire ainsi que la diversité biologique est un « médiateur » entre les systèmes écologiques et les systèmes sociaux.

### 9.7.1 Santé et/ou intégrité des écosystèmes

L'extension de la notion de santé aux écosystèmes part de l'évidence d'un dysfonctionnement de nombreux écosystèmes sous l'effet des activités humaines. On définit un système en bonne santé comme un système capable de maintenir son organisation et son autonomie fonctionnelle dans le temps.

Sur le plan opérationnel on a besoin de critères et de méthodes pour identifier les dysfonctionnements, en évaluer les causes, proposer des solutions potentielles. Ces indicateurs d'état de santé nous sont fournis pour partie par les indicateurs biotiques (voir plus loin), ou physico-chimiques. Mais il est nécessaire également de prendre en compte les aspirations de la société qui sont liées à son système de valeurs et de représentations. En effet, il est généralement admis que l'expression « *santé des écosystèmes* » est utilisée pour décrire **l'état souhaité d'un système**, défini en général par un groupe d'intervenants. Un critère peut être, par exemple, de pouvoir pêcher certaines espèces de poissons, ou d'y observer certaines espèces d'oiseaux. La perception peut être différente selon le type d'écosystème et l'époque et la notion de santé est donc relative.

Les Canadiens ont développé le concept assez voisin d'*intégrité des écosystèmes*. Le terme intégrité fait généralement référence à quelque chose qui est intact et complet. L'intégrité biotique des écosystèmes peut se définir comme la capacité d'un milieu à abriter et à maintenir une communauté équilibrée et adaptée d'organismes, ayant une composition spécifique, une diversité, et une organisation fonctionnelle comparables à celles d'habitats naturels de la région (ou du moins des habitats les moins perturbés). Le concept d'intégrité, comme le concept de santé, fait appel à des valeurs sociales. Face à des perturbations l'écosystème doit conserver la capacité de réagir lui-même et d'évoluer vers un stade final qui soit normal ou « bon » pour cet écosystème. Dans les systèmes modifiés par l'Homme, la question de l'intégrité est bien celle-ci : quel genre de « jardin » voulons-nous ? Prévoir ce que seront les écosystèmes futurs est difficile mais on peut avoir une idée de ceux que l'on aimerait avoir.

Les notions de santé ou d'intégrité sont porteuses de sens éthique et moral : il y a des états des écosystèmes qui sont « normaux » et d'autres qui sont « anormaux ». Pour ces derniers on parle de dysfonctionnement. Cette approche normative est en porte-à-faux avec les notions de variabilité et d'hétérogénéité qui sont actuellement développées en écologie. Il n'en reste pas moins que sur le plan

opérationnel ces concepts sont bien perçus par les utilisateurs et que, de manière empirique, ils permettent de cadrer l'action publique en l'absence d'autres méthodes plus heuristiques.

### 9.7.2 Les indicateurs biotiques

Il est impossible de tout mesurer pour dresser un bilan de santé d'un écosystème. Par conséquent, il s'agit de déterminer quelles informations sont les plus pertinentes. L'objectif des recherches sur les indicateurs biotiques est de fournir des outils qui permettent de caractériser l'évolution dans le temps de l'état écologique des écosystèmes. En particulier, les indicateurs biotiques servent à déterminer si les conditions de l'environnement se dégradent, sous l'effet d'impacts programmés. Ils doivent servir également à vérifier ou invalider le bien fondé de mesures réglementaires afin de réorienter éventuellement les interventions si les objectifs ne sont pas atteints.

Les indicateurs biotiques ne sont pas de simples données relatives aux écosystèmes. Ils doivent en particulier :

- Véhiculer une information la plus pertinente possible sous une forme condensée, notamment en essayant de représenter de manière simplifiée des phénomènes complexes.
- Servir de moyen de communication, en particulier entre ceux qui recueillent les informations et ceux qui les utilisent.

Sans en faire un inventaire exhaustif, diverses variables biologiques sont actuellement utilisées comme indicateurs :

- Au niveau de l'individu, on distingue des *indicateurs biochimiques* (modifications enzymatiques, carcinogénèse), des *indicateurs physiologiques* (taux de croissance, taux de fécondité, maladies), des indicateurs de *comportement*. On utilise également les capacités de bioaccumulation des organismes comme indicateur d'exposition. Ces organismes sont parfois appelés organismes sentinelles.
- Au niveau de l'espèce, on reconnaît des *espèces indicatrices* qui ont des exigences particulières vis-à-vis d'un ensemble de caractéristiques physiques et chimiques de l'habitat. La présence-absence, des modifications morphologiques ou concernant le comportement de cette espèce permettent d'apprécier dans quelle mesure elle est en marge de ses besoins optimaux.
- Au niveau de la population, on utilise principalement les *indicateurs démographiques* (structures en âge et structures en taille, taux de natalité et de mortalité, sex ratio).



- Au niveau de l'écosystème, on peut examiner la structure des communautés (richesse spécifique, abondance, biomasse, indicateurs de structure) ou s'intéresser aux processus (production primaire, production secondaire, cycles des éléments nutritifs), aux structures (niveaux trophiques, chaîne alimentaire), au paysage (hétérogénéité, fragmentation). On parle alors d'*indicateurs écologiques*. Dans le cas d'indicateurs écologiques plurispécifiques, on peut être amené à calculer des *indices biotiques*, soit à partir de dénombrement, soit à partir d'un système arbitraire de notation.

### Organismes sentinelles

Certains organismes se comportent comme des sentinelles vis-à-vis des modifications de l'environnement en ce sens qu'ils peuvent réagir à de faibles taux de contamination de polluant, par exemple, en se raréfiant ou en pullulant, ou qu'ils ont des aptitudes particulières à la bioaccumulation de contaminants dans leurs tissus.

Les lichens sont un bon exemple d'organismes ayant un grand pouvoir d'accumulation de polluants transportés par l'eau de pluie, à tel point que dans certaines régions où ils concentrent des retombées d'explosions atomiques ils deviennent une menace pour les autres organismes qui s'en nourrissent.

En milieu aquatique, les bryophytes (mousses) intègrent localement le niveau de contamination de l'eau sur le long terme. En raison de leur capacité d'accumulation des polluants métalliques et des radioéléments ce sont des bioindicateurs utilisés pour détecter les pollutions.

## 9.8 LES PERTURBATIONS, DES ALLIÉES DE LA CONSERVATION ?

Alors que la conservation évoque en général la protection contre les dangers qui menacent les milieux naturels, il est maintenant établi que des perturbations importantes sont parfois indispensables pour maintenir à long terme la diversité biologique de certains écosystèmes.

### 9.8.1 Le feu

Le feu est souvent perçu comme un élément destructeur, lié aux activités humaines. Il a éliminé des écosystèmes entiers. Mais beaucoup d'espèces et d'écosystèmes se sont adaptés au cours des âges aux incendies qui ont ravagé plus ou moins périodiquement la surface de la Terre. Le feu n'est pas une invention de l'Homme, c'est une composante naturelle de beaucoup d'écosystèmes. Il est provoqué notamment par la foudre et les éruptions volcaniques. Dans la région de Yellowstone, par exemple, la foudre a provoqué au moins 369 feux entre 1972 et 1987.

En 1988 un feu d'une importance inhabituelle a dévasté environ un tiers du Parc National de Yellowstone aux États-Unis. Certains écologistes n'ont pas hésité à parler de désastre écologique qui allait modifier à jamais le paysage de cette région. Dix ans après, le bilan est beaucoup plus nuancé. La végétation arbustive et herbacée s'est réinstallée et le paysage actuel est tout aussi hétérogène et diversifié qu'avant le feu de 1988. Toutes proportions gardées, les systèmes biologiques naturels se sont donc rapidement régénérés.

En réalité, dans les forêts dépendantes du feu, comme beaucoup de forêts boréales, méditerranéennes ou tropicales sèches, le feu est un événement attendu et nécessaire au bon fonctionnement de l'écosystème. Il a pour effet d'accroître la variété de la forêt en ce qui concerne la composition en espèces, la taille et la démographie. Il peut avoir des effets bénéfiques en :

- Ouvrant la canopée par la création des chablis qui permettent l'émergence d'espèces pionnières. Dans certains écosystèmes, les feux de forêts ont aussi la fonction de réduire la surface totale de la forêt permettant le développement de prairies et de steppe.
- Favorisant la germination d'espèces (parfois nommées les « filles du feu ») qui germent grâce aux flammes qui font éclater le fruit et libèrent les graines. Ainsi, on a observé que le pin d'Alep émet une grande quantité de semences fertiles dans les semaines qui suivent l'incendie.
- Facilitant le relargage de nutriments pour les sols, en particulier lorsque les végétaux sont pourvus de feuilles coriaces qui se décomposent lentement.

Le feu est également un constituant intrinsèque des savanes qui couvrent près d'un cinquième des terres émergées et possèdent de nombreux caractères favorables au passage du feu : alternance d'épisodes climatiques secs et humides, orages secs et foudre, bois et herbes sèches servant de combustible, etc.

Depuis le début du Tertiaire jusqu'au milieu du Miocène, la surface de la Terre était recouverte par des forêts fermées. Il y a 10 à 12 Ma la savane et les zones herbeuses se sont répandues sous les tropiques, pour recouvrir, il y a 5 Ma, de vastes surfaces. Les prairies proprement dites sont apparues il y a 2 Ma au temps de *Homo erectus*. On invoque en général des climats plus secs et plus froids pour expliquer ce phénomène qui a probablement été stimulé par le feu ainsi que par le broutage des grands mammifères dont les troupeaux, en combinaison avec le feu, ont contribué à l'ouverture des formations forestières.

Mais beaucoup de feux « accidentels » ont aussi lieu au mauvais endroit, à la mauvaise saison, et avec la mauvaise intensité. Il en résulte des altérations de la végétation et l'élimination d'espèces mal adaptées à survivre au feu. Pourtant, on sait aussi que changer les régimes de perturbation par le feu des paysages et des forêts peut constituer une menace pour ces milieux. La suppression des incendies, conduit à l'envahissement des systèmes ouverts par les arbres, et à la disparition des espèces de clairières adaptées au passage du feu.

Actuellement, le mitage des milieux par l'urbanisation nécessite de prendre des mesures de protection contre le feu. Mais l'interdiction de brûler conduit à l'accumulation de débris, ce qui rend le couvert végétal plus inflammable et provoque des incendies plus violents. On se pose donc la question de savoir comment réintroduire le feu comme mode de protection et de conservation dans certaines zones où il jouait un rôle écologique.

### 9.8.2 Cyclones et tempêtes

Les tornades sont des événements météorologiques parmi les plus violents et les plus imprévisibles. Dans les forêts les conséquences sont connues : en créant des chablis, les tornades participent à réinitialiser le processus de succession, contribuant ainsi au maintien d'une forte richesse spécifique par la réinstallation d'espèces pionnières. La recolonisation s'effectue par rejets ou par germination de graines contenues dans le sol ou encore par apport de graines à partir de populations voisines.

La création de microhabitats propres aux chablis, tels que le bois mort, constitue pour plusieurs espèces animales et végétales des supports de nourriture, de ponte ou d'abri. Pour le bois mort sur pied, la décomposition par champignons ou par insectes aboutit à la formation de cavités dans le bois qui sont fréquentées par de nombreux animaux : écureuil, martre, lérot, fouine, genette, loir, etc., qui les utilisent comme gîte diurne tandis que de nombreux oiseaux cavernicoles

les utilisent pour la reproduction : pics, sittelles, mésanges, grimpeur, chouette hulotte, pigeon colombin, huppe fasciée, etc.

Les tempêtes et cyclones contribuent au maintien de la diversité des forêts. Ainsi, dix ans après le passage de l'ouragan Joan au Nicaragua, les zones dévastées de la forêt comptent deux ou trois fois plus d'espèces d'arbres que les zones restées intactes. La prolifération de nouvelles espèces apparaît maximale là où la destruction initiale fut la plus forte.

## 9.9 LES CONVENTIONS INTERNATIONALES

Au cours des dernières décennies, plusieurs conventions spécialisées ont été signées, visant à garantir une meilleure protection de la nature. On mentionnera en particulier :

- La *convention de Ramsar*, du nom d'une ville d'Iran où un traité international fut signé en 1971, a pour objet la conservation des zones humides d'importance internationale, particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau. En y adhérant, les pays s'engagent à créer des réserves dans leurs zones humides et à désigner au moins l'une d'entre elles sur la liste des zones humides d'importance internationale.
- La *convention de Washington* ou *Convention sur le commerce international des espèces de flore et de faune sauvages menacées d'extinction* (CITES) a été signée en 1973. L'objectif est de réglementer le commerce international portant sur les animaux et végétaux, morts ou vivants, et sur toutes leurs parties ou dérivés reconnaissables. Elle interdit presque tout commerce d'espèces menacées d'extinction.
- La *Convention sur la diversité biologique* qui est en vigueur depuis 1994 est le premier instrument mondial qui prenne en compte tous les aspects de la diversité biologique : ressources génétiques, espèces et écosystèmes. Elle sert de matrice à ce livre. La convention met en avant quelques principes importants :
  - *Conservation et gestion durable de la biodiversité*. La conservation de la biodiversité doit privilégier la conservation *in situ* des écosystèmes et des habitats naturels, soit dans des zones protégées où des mesures spéciales peuvent être prises pour conserver la diversité biologique, soit par une gestion durable des milieux et des ressources exploitées. Il s'agit également de maintenir et

préserver les connaissances et pratiques traditionnelles des communautés autochtones qui présentent un intérêt pour l'utilisation durable de la diversité biologique. Il faut également, si nécessaire, prendre des mesures pour conserver *ex situ* des éléments constitutifs de la diversité biologique, de préférence dans les pays d'origine de ces éléments.

- *Principe de la souveraineté sur les ressources biologiques.* Il est rappelé que les États ont des droits souverains sur leurs ressources naturelles et que la législation nationale détermine les conditions d'accès aux ressources génétiques. Les États sont également responsables de la conservation de la diversité biologique présente sur leur territoire. Ils doivent faire en sorte que les activités exercées dans les limites de leur juridiction ne causent pas de dommages à l'environnement dans d'autres États. La convention reconnaît explicitement que le développement économique et social et l'éradication de la pauvreté sont prioritaires dans les pays en développement, dans un contexte de développement durable.
- *Accès et transfert de technologies.* Le principe d'un partage juste et équitable des résultats de la recherche industrielle est posé. Les avantages résultant de la mise au point de produits issus de ressources génétiques fournies par une des parties doivent faire l'objet d'accords négociés. Les pays signataires s'engagent à faciliter le transfert et l'accès aux technologies nécessaires à la conservation et à l'utilisation durable de la diversité biologique.
- *La Convention sur la désertification* entrée en vigueur seulement en 1996, se propose de mettre un terme à un phénomène inquiétant : environ un quart des terres émergées sont en voie de désertification, c'est-à-dire soumis à une dégradation des sols qui prive progressivement la Terre de ses potentialités agricoles et pastorales, et détruit simultanément la diversité biologique. Il ne s'agit pas de l'extension des déserts traditionnels, mais bien de terres cultivables que la pression humaine transforme peu à peu en espaces stériles. La Convention sur la désertification vise à promouvoir des moyens de lutte comme la régénération des sols, l'amélioration de la productivité des cultures, des plantations d'arbres, des combustibles de substitution, etc. Elle est confrontée à un manque crucial de financement.

## 9.10 QUELQUES MESURES CONCERNANT LA CONSERVATION DES ESPÈCES ET DES MILIEUX NATURELS EN FRANCE

Outre l'application des conventions internationales, la France a mis en place un certain nombre d'activités et de mesures visant à protéger la diversité biologique sur le territoire métropolitain. En voici quelques exemples.

### 9.10.1 Les inventaires patrimoniaux

La connaissance du patrimoine naturel de notre pays a justifié la création en 1979, par le ministère de l'Environnement et le Muséum national d'histoire naturelle, du Secrétariat de la faune et de la flore. Il a pour mission de collecter et de gérer la synthèse des données relatives aux espèces et milieux. Son action a concerné, en particulier, l'inventaire des *Zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique* (ZNIEFF). Il s'agit d'un recensement des milieux remarquables du patrimoine français. Les ZNIEFF ne font pas l'objet d'obligation réglementaire impliquant une protection particulière, mais constituent un outil d'aide à la décision pour les projets d'aménagement et de gestion du territoire.

### 9.10.2 Les protections réglementaires des sites naturels

La première réserve métropolitaine fut créée dans le massif de Fontainebleau en 1861, suivie par celle des Sept-Îles en 1910, et la Camargue en 1927. Depuis les années 1960, la protection des espaces s'est développée sous diverses formes.

Les *parcs nationaux* sont des zones qui ont « pour objectif prioritaire la protection et la gestion de richesses naturelles exceptionnelles ainsi que l'initiation du public à la découverte et au respect du patrimoine national ». Il y en a sept en France métropolitaine.

Un certain nombre de *réserves naturelles* (128 en 1995) sont placées sous la responsabilité du ministère de l'Environnement. Elles sont destinées à protéger des milieux naturels particulièrement intéressants par leur richesse faunistique ou floristique.

Les *parcs naturels régionaux*, au nombre de 27, couvrent 8% du territoire. Ils ont pour but de protéger un patrimoine naturel, culturel et paysager, tout en contribuant au développement économique, à l'accueil, à l'éducation et à l'information du public. À la différence des

parcs nationaux, pratiquement inhabités, l'objectif des parcs naturels régionaux est de concevoir un développement original pour la région en l'appuyant sur la préservation et la valorisation du patrimoine.

### 9.10.3 Droit du paysage

La loi du 8 janvier 1993 sur la protection et la mise en valeur des paysages, s'intéresse au paysage dans sa globalité et sous ses différents aspects, naturel, urbain, rural, banal ou exceptionnel, et intègre la notion d'intérêt paysager dans les études d'aménagement et d'occupation des sols. La loi « Paysages » vient parachever les dispositions déjà engagées avec la loi relative au développement et à la protection de la montagne (loi « Montagne » du 9 janvier 1985) et celle relative à l'aménagement, la protection et la mise en valeur du paysage (loi « Littoral » du 3 janvier 1986). L'État se voit attribuer un rôle important par la possibilité de prendre des directives de protection et de mise en valeur sur des « territoires remarquables par leur intérêt paysager », devenant ainsi le garant de la protection des paysages. Les communes doivent, quant à elles, intégrer ces préoccupations de protection et de mise en valeur dans l'aménagement de leur espace sous le contrôle du préfet. La protection du paysage devient ainsi un des éléments de la politique de gestion du territoire dont il faudra tenir compte lors de chaque opération d'aménagement.

### 9.10.4 La maîtrise foncière

Des associations se sont créées afin d'acquérir des espaces naturels à protéger. C'est le cas pour le *Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres*, établissement public administratif, créé en 1975, dont la mission est définie par le code rural. Aux terrains acquis, le Conservatoire confère un statut particulier qui les protège dans l'avenir contre toute aliénation intempestive. Le Conservatoire a acquis près de 300 sites représentant près de 600 km de linéaire côtier, maritime et lacustre, et plus de 40 000 hectares.

Les *conservatoires régionaux d'espaces naturels*, associations de type loi 1901, s'inspirent du Conservatoire du littoral. Ils ont pour but d'assurer la préservation des richesses biologiques et des milieux naturels les plus menacés en intervenant sur la maîtrise foncière. En 1993, la fédération « Espaces naturels de France » regroupait 20 conservatoires régionaux. Ils tirent la plus grande part de leurs moyens d'action de leur partenariat avec les collectivités locales, l'Union européenne et l'État.

## **En guise de conclusion**

À la croisée des chemins, celui des sciences de la Nature très longtemps marginalisées et soucieuses de retrouver l'écoute de la Société, et celui des sciences de l'Homme qui redécouvrent la complexité mais également la richesse des relations homme-nature, le concept de biodiversité est à la fois le champ d'application de nouveaux rapports qui s'établissent entre l'Homme et la Nature, et le lieu d'émergence de nouvelles questions et de préoccupations supplémentaires concernant le monde vivant. En réalité, la biodiversité sert de bannière à tous ceux qui s'inquiètent des conséquences éventuelles d'une artificialisation générale de la nature. Le concept se nourrit du sentiment, plus ou moins diffus, que les activités humaines risquent de mettre en péril l'avenir de l'humanité. La vision jusqu'ici essentiellement utilitariste de la nature fait place à une éthique basée sur le respect de la vie. Sous des motivations diverses, mais animés par le même objectif qui est d'enrayer l'érosion du monde vivant, les scientifiques, les états et les ONG ont développé chacun leurs argumentaires, et commencé à mettre en place quelques moyens d'action.

De nouveaux champs de recherches s'ouvrent. Pour les sciences de la vie, il s'agit de réconcilier la génétique et l'écologie afin de mieux comprendre les médiations environnementales de l'expression des génomes et les mécanismes de l'évolution. On redécouvre, par ailleurs, que la biodiversité fait partie de notre vie quotidienne, qu'elle peut être un enjeu économique, et les juristes sont sollicités pour mettre au point un véritable droit de la protection de la nature.



La biodiversité est donc devenue un véritable fait de société. Elle fait appel à de nouvelles valeurs morales qui remettent en cause le choix des modèles économiques de développement. Une vision optimiste réside dans la nouvelle relation amicale avec la nature qui paraît se développer en Occident, et qui pose en termes différents les relations que les décideurs et les acteurs de la production entretenaient jusqu'ici avec les spécialistes des sciences de la nature. L'activité des scientifiques n'est plus tant d'assurer la chronique nécrologique des espèces et d'assister impuissants aux grandes catastrophes écologiques, que de réhabiliter les milieux dégradés dans leur intégrité biologique, leurs fonctions et leurs services écologiques. La réinstallation du saumon, par exemple, est devenue le symbole et l'objectif de qualité de l'écosystème fluvial européen.

La préservation de cet héritage qu'est la biodiversité impose une gestion locale conduite par les populations concernées. En conséquence, la gestion centralisée prônée par les sociétés occidentales, sur la base de leurs représentations de la nature ou de leurs valeurs morales, perd toute justification universelle. On est donc en droit de s'interroger sur la portée réelle des mesures de protection qui pourront être prises, sachant que le droit international, par essence, reste en retard sur les événements et que les intérêts économiques en jeu sont considérables. L'avenir dépend nécessairement de la manière dont les sociétés et les scientifiques vont s'organiser pour se faire entendre, à court terme, des politiques.

# Pour en savoir plus

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- Académie des Sciences, 1995. *Biodiversité et environnement*. Rapport n° 33.
- Académie des Sciences, 2000. *Systématique. Ordonner la diversité du vivant*. Rapport sur la Science et la Technologie n° 11. Éditions Tec & Doc.
- Anonyme, 1994. *Stratégie Mondiale de la Biodiversité. Propositions pour la sauvegarde, l'étude et l'utilisation durable et équitable des ressources biotiques de la planète*. Préparé par le WRI, UICN, PNUE en collaboration avec la FAO et l'UNESCO. Édition française publiée par le Bureau des Ressources Génétiques et la Comité français pour l'UICN.
- Anonyme, 1997. *L'évolution*. Pour la Science. Dossier Hors Série, janvier 1997.
- Anonyme, 1997. L'histoire de la vie : 3 milliards d'années d'évolution. *La Recherche*, Spécial, n° 296, mars 1997.
- Anonyme, 1998. Explorer les richesses de l'océan. *Biofutur*, Numéro spécial, n° 179.
- Anonyme, 2000. Biodiversité. L'Homme est-il l'ennemi des autres espèces? *La Recherche*, Spécial, n° 333, juillet/août 2000.
- Anonyme, 2000. Bioinformatics for biodiversity. *Science*, 289 : pp. 2305-2314.
- Anonyme, 2000. *La valse des espèces. Extinctions et innovations pendant 500 millions d'années de vie*. Pour la Science, Dossier Hors Série, juillet 2000.
- Anonyme, 2001. The human genome, *Nature*, 409, n°6822.
- AUBERTIN C. & VIVIEN F.D., 1998. *Les enjeux de la biodiversité*. Economica. Poche Environnement.
- BARNAUD G., 1997. *Conservation des zones humides : concepts et méthodes appliquées à leur caractérisation*. Thèse Université de Rennes 1.

- BLANC P., 1997. La biodiversité tropicale : mémoire des changements passé. Lettre PIGB-PMRC-France, 6 : pp. 30-38.
- BOUCHER G., 1997. Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes : revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine. *Vie et Milieu*, 47 (4) : pp. 307-316.
- BRACK A. & PAULIN F., 1991. *L'évolution chimique et l'origine du vivant*. Éditions Masson, Paris.
- BRONDEX F., 1999. *Évolution. Synthèse des faits et des théories*. Éditions Dunod, collection Sciences Sup, Paris.
- CARLTON J.T. & GELLER J.B., 1993. Ecological roulette : the global transport of non-indigenous marine organisms. *Science*, 261 : pp. 78-82.
- CHAPIN F.S., WALKER B.H., HOBBS R.J., HOOPER D.U., LAWTON J.H., SALA O.E. & TILMAN D., 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277 : pp. 500-504.
- CHAUVET M. et OLIVIER L., 1993. *La biodiversité, enjeu planétaire. Préserver notre patrimoine génétique*. Éditions Sang de la Terre, Paris.
- COMBES C., 1995. *Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme*. Éditions Masson, Paris.
- CONSTANZA R., D'ARGE R., DE GROOT R., FARBER S., GRASSO M., HANNON B., LIMBURG K., NAEEM S., O'NEILL R., PARUELO J., RASKIN R.G., SUTTON P. & VEN EN BELTY M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387 : pp. 253-260.
- CUSSET G., 1996. *Botanique*. Dunod.
- DASZAK P., CUNNINGHAM A.A. & HYATT A.D., 2000. Emerging infectious diseases of wildlife- threats to biodiversity and human health. *Science*, 287 : pp. 443-449. [www.sciencemag.org](http://www.sciencemag.org)
- DAWKINS R., 1990. *Le gène égoïste*. Éditions Dunod, Paris.
- DELOSSE M.A. & LE TACON F., 1999. Les champignons dopent la forêt. *La Recherche*, 319 : pp. 33-35.
- DI CASTRI F. et YOUNÈS T., Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. *Acta Oecologica*, 1990, 11 : pp. 429-444.
- FONTENILLE D. & LOCHOUARN L., 1999. The complexity of the malaria vectorial system in Africa. *Parasitologia*, 41 : pp. 267-271.
- FOUCAULT A., 1993. *Climat. Histoire et avenir du milieu terrestre*. Éditions Fayard, Le Temps des Sciences, Paris.
- FREIFELDER D., 1990. *Biologie moléculaire*. Éditions Dunod, Paris.
- FUHRMAN J.A., 1999. Marine virus and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 399 : pp. 541-548.
- FUSTEC E., LEFEUVRE J.C. et coll., 2000. *Fonctions et valeurs des zones humides*. Éditions Dunod, Paris.
- GALL J.C., 1995. *Paléoécologie. Paysages et environnements disparus*. Éditions Masson, Paris.

- GASTON K.J. & SPICER J.I., 1998. *Biodiversity. An introduction*. Blackwell Science Ltd.
- GASTON K.J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405 : pp. 220-227.
- GOULD S.J., 1993. *Le livre de la Vie*. Éditions du Seuil, Paris.
- GRENIER C., 2000. *Conservation contre nature. Les îles Galapagos*. IRD Éditions, Paris.
- GUILLOTON M. & QUINTARD B., 1996. *Biochimie*. Éditions Dunod, Paris.
- HARVELL C.D. *et al.*, 1999. Emerging marine diseases – climate links and anthropogenic factors. *Science*, 285 : pp. 1505-1510.
- HECTOR A. *et al.*, 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 5442 : pp. 1123-1127.
- HEYWOOD, V. & WATSON R. (eds. sci.), 1995. *Global biodiversity assessment*. UNEP. Cambridge University Press. Cambridge.
- HUSTON M.A., 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- JAEGER J.J., 1996. *Les mondes fossiles*. Sciences. Éditions Odile Jacob, Paris.
- JONAS H., 1995. *Le principe de responsabilité. Une éthique pour la civilisation technologique*. Les Éditions du Cerf, Paris.
- JONES C.G., LAWTON J.H. & SCHCHAK M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69 : pp. 373-386.
- JOUZEL J. & LORUIS C., 1999. Évolution du climat : du passé récent vers le futur. *C.R. Acad. Sci., Paris, Sciences de la terre et des planètes*, 328 : pp. 229-239.
- KREMER A. & PETIT R., 2001. L'épopée des chênes européens. *La Recherche*, mai 2001 : pp. 40-43.
- LAMBERT S., 1999. Quand l'écologie et la biologie s'appelaient histoire ou sciences naturelles. Application aux animaux utiles ou nuisibles. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 38 : pp. 23-40.
- LE TACON F. & SELOSSE M.-A., 1997. Le rôle des mycorhizes dans la colonisation des continents et la diversification des écosystèmes terrestres. *Revue Forestière Fr.*, n° spécial : pp. 15-24.
- LÉVÊQUE C., 1994. *Environnement et diversité du vivant*. Coll. Explora.
- LÉVÊQUE C., 1997. *Biodiversity dynamics and conservation : the freshwater fish of tropical Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LÉVÊQUE C., 1997. *La Biodiversité. Que sais-je?* Presses Universitaires de France, Paris.
- LÉVÊQUE C., 2001. *De l'écosystème à la biosphère*. Collection Masson Science, Éditions Dunod, Paris.
- LEVIN S., 1999. *Fragile dominion. Complexity and the commons*. Perseus Books.
- LUBCHENKO J. *et al.*, 1991. The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda. *Ecology*, 72(2) : pp. 371-412.

- MAB France, 2000. *Les Réserves de la Biosphère. Des territoires pour l'homme et la nature*. Éditions Gallimard Jeunesse, Paris
- MAUREL M.C., 1994. *Les origines de la vie*. Éditions Syros, Paris.
- MAURIN H. (sous la direction de), 1994. *Inventaire de la faune menacée en France*. Éditions Nathan, MNHN, et WWF-France, Paris.
- MILLS L.S., SOULÉ M.E. & DOAK D.F., 1993. The keystone species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43 : pp. 219-224.
- MYERS N., MITTERMEIER R.A., MITTERMEIER C.G., DA FONSECA G.A.B. & KENT J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 : pp. 853-858.
- NAEM S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12 (1) : pp. 39-45.
- OZENDA P., 2000. *Les végétaux. Organisation et diversité biologique* (2<sup>e</sup> édition). Éditions Dunod, Paris.
- PACE N.R., 1997. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 276 : pp. 734-740.
- PARIZEAU M.H., 1997 (ed. sci.). *La biodiversité. Tout conserver ou tout exploiter?* DeBoeck Université, Bruxelles.
- POINT P. (ed.), 1999. *La valeur économique des hydrosystèmes. Méthodes et modèles d'évaluation des services délivrés*. Éditions Economica, Paris.
- POWELL J.R., PETRARCA V., DELLA TORRE A., CACCONE A. & COLUZZI M., 1999. Population structure, speciation, and introgression in the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 41 : pp. 101-115.
- ROLLIN-CERCEAU F., 1994. *Vie et mort des espèces*. Collection Explora.
- SAUGIER B. 1996. *Végétation et atmosphère*. Collection Dominos, Éditions Flammarion, Paris.
- SCHULZE E.D. & MOONEY, H.A. (édit. sci.) 1993. *Biodiversity and ecosystem function*. Éditions Springer Verlag.
- SEUNG YEO-MOON-VAN DER STAY, DE WACHTER R., VAULOT D., 2001. Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unexpected eukaryotic diversity. *Nature*, 1<sup>er</sup> février 2001.
- SINGLETON P., 1999. *Bactériologie*. Collection Sciences Sup, Éditions Dunod, Paris.
- TABERLET P., FUMAGALLI L., WUST-SANCY A.G., COSSON J.F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7 : pp. 453-464.
- WILSON E.O. 1993. *La diversité de la vie*. Éditions Odile Jacob, Paris.

## **SUR LE WEB...**

### **Réseau d'information sur la biodiversité**

<http://www.bdt.org.br/bin21/>

### **Inventaires, bases de données**

Agence Européenne de l'Environnement (European Environment Agency) et  
Centre Thématique Européen pour la Protection de la Nature et la Biodiver-  
sité (European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity) :  
<http://www.mnhn.fr/ctn/activities>

GBIF (The Global Biodiversity Information Facility) : [www.gbif.org](http://www.gbif.org)  
species 2000 : <http://www.species2000.org>

Sur les espèces marines plus particulièrement :

The European Register of Marine Species : <http://erms.biol.soton.ac.uk>

Sur les mollusques marins le site CLEMAM (Check List of European Marine  
Mollusca) : <http://www.mnhn.fr/base/malaco.html>

### **Conservation**

World Resources Institute : <http://www.wri.org/wri/biodiv/extinct.html>

International Union for the Conservation of Nature (IUCN – The World  
Conservation Union) : <http://www.iucn.org>

Charles Darwin Foundation pour les îles Galapagos :  
<http://www.darwinfoundation.org>

<http://www.worldbook.com/fun/wbla/earth/html/ed15.htm>

### **Conventions**

Convention on Biological Diversity (CDB) : <http://www.biodiv.org>

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and  
Flora (CITES) : <http://www.cites.org>

Ramsar : <http://www.ramsar.org>

Convention sur les espèces migratrices (CMS) : [www.wcmc.org.uk/cms](http://www.wcmc.org.uk/cms)

Directive habitats : [europa.eu.int/comm/environment/nature/hab-an4fr.htm](http://europa.eu.int/comm/environment/nature/hab-an4fr.htm)

### **Maladies émergentes**

#### *Sur le morbillivirus*

<http://www.pasteur.fr/actu/presse/com/dossiers/emergent/morbi.html>

#### *Sur les virus des fièvres hémorragiques*

<http://www.pasteur.fr/actu/presse/com/dossiers/emergent/fievres.html>

# Index

## A

- acide
  - désoxyribonucléique (ADN) 44
  - ribonucléique (ARN) 44
- adaptation 53, 59
- aires protégées 210
- allergies 148
- ambrosie 148
- amélioration génétique 165
- aménagement du territoire 218
- anagenèse 48
- archéobactéries 60

## B

- ballast 102
- banques de ressources génétiques 168
- biens 184
- bilan de santé des écosystèmes 228
- biocénoses 24
- biocomplexité 9
- biodiversité 8
- bio-informatique 174
- biologie
  - de la conservation 222
  - intégrative 172
- biomanipulation 121
- biomes 38

- biopiratage 181
- biosphère 17
- biotechnologies 171, 197
- biovigilance 177
- boucle microbienne 129
- brevets 181
  - sur le vivant 180

## C

- caoutchouc 195
- cascades trophiques 120
- Certificat d'Obtention Végétale (COV) 179
- chaîne alimentaire 117
- changements
  - globaux 94
  - climatiques 75
- ciguatera 147
- cladogenèse 48
- classification 17
  - du vivant 15
- Coca-Cola 194
- cohésion cybernétique 135
- collections de ressources génétiques 166, 171
- commensalisme 114
- commerce d'animaux 200

- communication par substances
  - chimiques 136
- compétition 113
- conjugaison 57
- conservation
  - de la diversité biologique 201
  - ex situ* 206, 219
  - in situ* 168, 206
- Conservatoire de l'espace littoral et des rivages lacustres 237
- contrôle
  - «bottom-up» 120
  - «top-down» 120
- convention
  - de Ramsar 234
  - de Washington 234
  - sur la désertification 235
  - sur la Diversité Biologique (CDB) 11, 180, 207, 219, 234
- cycles
  - hydrologiques 134
  - biogéochimiques 125
- D**
- dérive génétique 48
- développement durable 216
- diversité
  - biologique 10
  - des écosystèmes 108
  - des espèces 108
  - intraspécifique 108
- domestication de la nature 162
- droits de propriétés 189
  - intellectuelle 178
- dynamique de la diversité biologique 75
- E**
- eaux rouges 147
- échanges intercontinentaux 145
- écologie
  - de la restauration 226
  - moléculaire 27
- écosystème 17, 23
- écotourisme 200
- Ecotron 122
- équilibres ponctuels 50
- érosion de la diversité biologique 87, 92
- espèces 21
  - biologiques 21
  - clés 109
  - endémiques 32
  - indicatrices 230
  - jumelles 22
- éthique 204, 205
- ethnopharmacologie 158
- Eucaryotes 61
- eutrophisation des eaux 147
- exclusion compétitive 113
- explosion cambrienne 53, 62
- extinctions 50
  - de masse 51
- extractivisme 194
- F**
- feu 232
- filaire humaine 140
- fixation biologique de l'azote 125
- fonctionnement des écosystèmes 111
- forêts 96, 196
  - tropicales 81
- fragmentation des habitats 224
- fromages 198
- G**
- génie génétique 173, 178
- génomique 172
- gestion
  - des ressources 204
  - généétiques 166, 170
  - ex situ* 167
  - in situ* 167
- gradients 32
  - altitudinaux 35
  - latitudinaux 32
  - longitudinaux 34
- gradualisme 50
- grandes lignées évolutives 59
- groupes fonctionnels 111



**H**

- hiérarchie
  - phénétique 18
  - phylogénétique 19
- hot-spots 41

**I**

- indicateurs biotiques 230
- infrastructures naturelles 192
- innovations écologiques 56
- intégrité des écosystèmes 229
- interactions durables 117
- introductions d'espèces 97
- invasions biologiques 97, 98
- inventaires
  - des espèces 24
  - patrimoniaux 236

**J**

- jardins botaniques 220

**L**

- légionelloses 146
- listérioses 147
- listes rouges 91

**M**

- maladies
  - de Creutzfeldt-Jacob 143
  - de Lyme 143
  - émergentes 143, 153
  - parasitaires 140
- mécanismes de la spéciation 48
- mésocosmes 123
- microbiologie industrielle 197
- minéralisation de la matière
  - organique 126
- morbillivirus 151
- mutations 48
- mutualisme 114
- mycorhizes 133

**N**

- Natura 2000 214
- nature «utile» 12

- niche écologique 109
- nitrification 126
- niveaux d'organisation 16
- nouvelles molécules 158

**O**

- OGM (organismes génétiquement modifiés) 174
- organismes
  - ingénieurs 110
  - sentinelles 231
- origine de la vie 44
- OVM (organismes vivants modifiés) 174

**P**

- paludisme 141
- panspermie 46
- parasitisme 115
- parcs
  - nationaux 210, 236
  - naturels régionaux 213, 236
  - zoologiques 221
- pathologies émergentes 142
- pêcheries 217
- perturbations 231
- pharmacopées traditionnelles 157
- phylogénie moléculaire 19
- phytoremédiation 199
- plantes
  - médicinales 157
  - ornementales 199
- plasticité phénotypique 54
- population 16
- pression démographique 95
- principe de responsabilité 205
- prix d'option 188
- Procaryotes 60
- production biologique 121
- protection 202, 203
- protocole biosécurité 176

**R**

- radiation adaptative 56
- redondance fonctionnelle 113

- régions biogéographiques 38  
 réhabilitation 227  
 réintroductions d'espèces 225  
 relation  
   hôte/parasite 115  
   surface-nombre d'espèces 36  
 réseaux  
   de communication 136  
   trophiques 117  
 réserves  
   de la biosphère 213  
   naturelles 236  
 résilience 124  
 résistance  
   aux antibiotiques 154  
   aux pesticides 155  
 ressources génétiques 161, 178, 179  
 restauration 227  
 richesse  
   en espèces 29  
   spécifique 37  
 ripisylves 130  
 risques liés aux OGM 175  
 roulette écologique 102
- S**
- salmonelloses 146  
 santé des écosystèmes 229  
 savoirs traditionnels 180, 217  
 sélection naturelle 43, 48, 55  
 services 184  
 spéciation  
   allopatrique 49  
   sympatrique 49  
 stabilité des écosystèmes 124  
 stratégie mondiale pour la  
   biodiversité 209  
 substances naturelles 157  
 succession végétale 78  
 surexploitation 102
- symbiose 114  
 systématique 16  
   assistée par ordinateur 28  
 système  
   de réparation des mésappariements  
     58  
   SOS 58
- T**
- taxinomie 16  
 tempêtes 233  
 transduction 58  
 transferts intercontinentaux 99  
 transformation des paysages 95  
 transgénèse 172  
 transpiration végétale 135
- U**
- usages de la diversité biologique 193
- V**
- valeurs  
   d'existence 188  
   de legs 188  
   utilitaires 187  
   d'usage 187  
   de non-usage 187  
 variabilité infraspécifique 22  
 virus 130, 149  
   des fièvres hémorragiques 152  
   Ebola 152  
   Hantaan 152  
 voies de recolonisation 79
- Z**
- zones  
   de grande diversité 41  
   refuges 77, 82  
 zoochorie 110

045589-(I)-(2)-OSB 80°-TYP-API

STEDI, 1, boulevard Ney, 75018 Paris

Dépôt légal, Imprimeur, n° 7145

Christian Lévêque  
Jean-Claude Mounolou

## BIODIVERSITÉ

### Dynamique biologique et conservation

En moins d'un siècle, la perception de la nature et du monde vivant par les sociétés occidentales s'est profondément modifiée. Des mots comme «prédateurs», «nuisibles» ne sont plus utilisés par les scientifiques tandis que de nouveaux termes comme biodiversité ou biocomplexité apparaissent. La volonté de maîtriser une nature apparemment hostile a fait place aujourd'hui à une approche respectueuse de la vie par la recherche d'un équilibre entre la satisfaction des besoins de l'humanité et la nécessité de ne pas détruire la diversité du monde vivant.

Cet ouvrage a pour objectif de présenter quelques perspectives en proposant au lecteur un état des connaissances actuelles sur la diversité du monde vivant et sur les différents problèmes que soulèvent sa conservation et son utilisation durable.

Ce livre est destiné aux étudiants des premiers et seconds cycles (universités et grandes écoles), ainsi qu'aux chercheurs et aux enseignants mais intéressera aussi les décideurs et les acteurs de la production tous concernés par ce fait de société du XXI<sup>e</sup> siècle, la biodiversité.



CHRISTIAN LÉVÊQUE

est directeur de Recherches à l'IRD. Il est actuellement responsable du programme « Environnement, Vie et Sociétés » du CNRS.



JEAN-CLAUDE MOUNOLOU

a été professeur à l'université d'Orsay et directeur du Centre de Génétique Moléculaire de Gif-sur-Yvette.



9 782100 055890

