

## La biodiversité : un nouveau regard sur la diversité du vivant<sup>1</sup> I. Immensité et complexité

Bernard Chevassus-au-Louis

Institut national de la recherche agronomique (Inra),  
Laboratoire de génétique des poissons,  
Domaine de Vilvert,  
78350 Jouy-en-Josas  
<bernard.chevassus@jouy.inra.fr>

### Résumé

L'introduction et le succès du terme « biodiversité » ont concrétisé plusieurs évolutions récentes dans notre perception et notre compréhension de la diversité des êtres vivants. Nous évoquons dans cette première partie deux aspects de ces évolutions : i) l'ampleur insoupçonnée de la diversité spécifique. On évalue aujourd'hui, par des méthodes indirectes, le nombre d'espèces animales et végétales à plus de 10 millions, l'essentiel étant constitué d'invertébrés de très petite taille. S'y ajoute l'ensemble des micro-organismes, dont le nombre et la diversité – tant évolutive que fonctionnelle – des espèces apparaissent très largement supérieurs. Or, après trois siècles d'activités des systématiens, seulement 1,7 million d'espèces sont aujourd'hui recensées et environ 10 000 espèces nouvelles sont décrites chaque année. Cette « nouvelle frontière » oblige donc à repenser les stratégies d'exploration de la biodiversité et les indicateurs permettant d'estimer ses évolutions. Outre cet effort d'inventaire, les systématiens ont développé, avec la cladistique, des méthodes permettant une véritable classification phylogénétique du vivant, qui ont notamment bouleversé la classification des vertébrés et, plus globalement, notre vision de « l'arbre de la vie » ; ii) l'existence d'autres niveaux d'organisation que celui de la diversité des espèces, niveaux dont la connaissance apparaît nécessaire pour comprendre et mieux gérer la biodiversité. La diversité intraspécifique, dont l'analyse a été jusqu'à récemment trop limitée aux espèces domestiques, peut maintenant être décrite dans toutes les espèces par les marqueurs moléculaires et sera bientôt enrichie par les possibilités de séquençage de portions du génome. Au niveau supraspécifique, la diversité des biocénoses et des écosystèmes mérite un double effort, d'inventaire d'une part, en particulier sur les « points chauds » de la biodiversité, de compréhension d'autre part, l'importance de cette diversité vis-à-vis du fonctionnement des écosystèmes restant en grande partie à documenter. Nous traiterons ultérieurement les questions relatives à l'utilité, à la stabilité et à l'érosion actuelle de cette biodiversité.

**Mots clés :** biodiversité ; organisme indicateur ; phytogénie ; systématique.

**Thèmes :** ressources naturelles et environnement.

### Abstract

#### **Biodiversity: A new look at the diversity of life I. Immensity and complexity**

The introduction as well as the success of the term "biodiversity" expresses several recent changes in our perception and understanding of the diversity of life. This first part of an essay on biodiversity presents two aspects of these changes. The first is the unsuspected magnitude of the diversity of species. Indirect methods suggest that there are more than 10 million animal and plant species, most of them tiny invertebrates. Added to these are the far greater numbers of far more diverse microorganisms. After three centuries of work in systematics, scientists have enumerated only 1.7 million species and are currently describing new species at a rate of about 10,000 a year. This "new frontier" requires us to reconsider the strategies used to explore biodiversity and the indicators by which its changes are described. Beyond this inventory, systematists have used the cladistic approach to develop new methods that make possible a truly phylogenetic classification

<sup>1</sup> Ce texte est une version amendée et actualisée d'une conférence présentée le 16 décembre 2004 à l'Académie vétérinaire de France : Les enjeux de la biodiversité animale. *Bull Acad Vet France* 2005 ; 158 : 91-110).

Tirés à part : B. Chevassus-au-Louis

of living organisms. These methods have drastically changed the classification of vertebrates and, more globally, our vision of the "tree of life". The second aspect of the changes in our perception of biodiversity that we consider here is the existence of organizational levels other than species diversity, levels that must be studied to understand and better manage biodiversity. Intraspecific diversity, described until recently mainly in domestic species, can now be described for any species by using molecular markers and will soon be investigated by sequencing parts of their genomes. At the supraspecific level, the diversity of ecological communities and ecosystems requires study from a double perspective, first simply to investigate it, especially at its "hot spots", and secondly, to understand the role this diversity plays in the functioning of ecosystems. Two further sections of this essay will consider three other aspects of biodiversity: its usefulness, its stability, and its current erosion.

**Key words:** biodiversity; biological indicators; phylogeny; systematics.

**Subjects:** natural resources and environment.

Le terme « biodiversité » a été introduit dans la littérature en 1988 par l'entomologiste américain Edward O. Wilson<sup>2</sup>, en substitution de la notion de « diversité biologique » utilisée jusqu'alors. Le succès de ce néologisme (Aubertin, 2000) tient à notre avis au fait qu'il a symbolisé l'émergence et la convergence de nouvelles visions de cette diversité du vivant, aboutissant globalement à proposer un « nouveau regard » sur cette diversité. Outre leur intérêt fondamental en termes d'évolution des connaissances et des concepts, ces nouvelles visions ont des conséquences notables, que nous discuterons, sur le plan des stratégies concrètes de gestion des écosystèmes et de leurs ressources, tant vis-à-vis des objectifs que des méthodes et des indicateurs retenus par les gestionnaires.

Nous regrouperons les divers éléments de ce nouveau regard autour de cinq aspects principaux de la biodiversité :

- son immensité, insoupçonnée jusqu'alors ;
- sa complexité, liée à ses différents niveaux d'organisation et à leurs interactions ;
- sa stabilité, qui ne doit pas être conçue comme un équilibre statique mais s'inscrit dans une dynamique permanente ;
- son utilité, à travers l'ensemble des « services écologiques » qu'elle apporte ;
- sa fragilité enfin, avec la prise de conscience des impacts humains, souvent irré-

versibles, sur des ressources que l'on croyait, parce que vivantes, inépuisables. Ce sont les deux premiers aspects que nous allons développer dans cette première partie.

## L'immensité : la nouvelle frontière

Le recensement systématique des espèces animales commence pour l'essentiel au XVIII<sup>e</sup> siècle. La date de 1758, publication par Linné de la dixième édition de *Systema Naturae*, est souvent considérée comme le point de départ des inventaires d'aujourd'hui, basés sur des principes de nomenclature universellement acceptés<sup>3</sup> : Linné y décrit 6 000 espèces végétales et 4 400 espèces animales, dont près du tiers (1 335) sont des vertébrés. Cependant, à l'aube du XIX<sup>e</sup> siècle, l'inventaire est encore restreint. La seule expédition de Nicolas Baudin vers l'Australie (1800-1804) rapporte plusieurs milliers d'espèces animales nouvelles, en particulier de nombreux invertébrés marins<sup>4</sup> (Laissus, 2003). Les multiples explorations qui suivirent, liées en grande partie à l'expansion coloniale des grandes puissances européennes, ont conduit au chiffre actuel d'environ 350 000 espèces

végétales et 1,3 million d'espèces animales recensées, au sein desquelles les vertébrés ne représentent plus que 4 %. S'y ajoutent quelques dizaines de milliers de micro-organismes pour aboutir à l'estimation d'environ 1,7 million d'espèces vivantes connues.

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

## Un inventaire très partiel

Au milieu des années 1970, l'opinion majoritaire chez les biologistes était que cet inventaire de la biodiversité était, pour l'essentiel, réalisé (Bouchet, 2000). Cette opinion a sans doute conduit à considérer que la taxonomie et la systématique n'étaient plus des disciplines d'avenir et que les chercheurs encore actifs dans ce domaine suffiraient à achever ce recensement.

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

De ce fait, si la découverte de nouveaux mammifères ou oiseaux est limitée à quelques espèces par an, les autres groupes animaux, et en particulier les invertébrés, continuent à fournir une moisson annuelle de plus de 10 000 espèces nou-

<sup>2</sup> Selon Wilson, ce terme lui aurait en fait été suggéré par l'éditeur de son ouvrage (Postel-Vinay, 2000). Le terme aurait été utilisé d'abord par W.G. Rosen en 1985 lors de la préparation du *National Forum on Biological Diversity*, tenu aux États-Unis en 1986.

<sup>3</sup> Voir notamment Duris (2004) pour un panorama des débuts de la systématique au XVIII<sup>e</sup> siècle.

<sup>4</sup> Nous utiliserons ce terme « invertébrés » par commodité, même si cet ensemble n'est plus considéré comme un regroupement pertinent en termes évolutifs.

velles, soit un taux d'enrichissement – variable selon les groupes – de l'ordre de 0,9 % par an. Les estimations du nombre d'espèces restant à décrire sont, pour la plupart des groupes d'invertébrés, de l'ordre de cinq à dix fois supérieures à celle du nombre des espèces découvertes. Il en est de même chez les végétaux, pour lesquels les végétaux supérieurs sont considérés comme connus dans leur grande majorité alors que des groupes comme les algues restent pour l'essentiel à inventorier.

L'estimation du nombre d'espèces encore à découvrir ne peut par définition se faire que par des approches indirectes et ne fournit que des ordres de grandeur. Ainsi, en extrapolant la relation empirique négative qui relie, pour des espèces visibles à l'œil nu, la taille des individus et le nombre d'espèces connues correspondant à cette taille, May (1988 ; 1992) estime à 10 à 50 millions le nombre total d'espèces, dont l'essentiel serait constitué d'espèces de taille inférieure ou égale au millimètre. Le terme « nouvelle frontière » a donc été proposé pour rendre compte de ce constat d'une vision encore extrêmement partielle et biaisée de la biodiversité. Sur ces bases, si l'on retient une estimation relativement prudente d'environ 10 millions d'espèces, on est conduit à considérer, au rythme actuel des inventaires, qu'il faudra encore plusieurs siècles pour s'approcher d'une vision exhaustive de cette biodiversité. D'où un premier enjeu : comment définir et mettre en œuvre, sur des périodes suffisamment longues, des stratégies pertinentes d'inventaire ?

### **Le défi de la classification « naturelle »**

De manière sans doute plus discrète mais tout aussi importante s'est produite, à la fin du xx<sup>e</sup> siècle, une autre révolution conceptuelle : celle relative à la classification du vivant. En proposant de sélectionner, parmi tous les caractères permettant de juger de la ressemblance entre les espèces, ceux qui ont une véritable signification évolutive, Willy Hennig a introduit à la fin des années 1960, avec la cladistique, une méthode qui fait d'une proposition de classification une hypothèse « falsifiable » au sens poppérien du terme (Hennig, 1966). Cette approche a conduit notamment à démanteler certains groupes de vertébrés « classiques », comme les poissons ou les reptiles, constitués en fait de plusieurs lignées phylogénéti-

quement distinctes (on parle de groupe « paraphylétiques ») (Leconte et Le Guyader, 2001 ; Le Guyader, 2003).

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

### **La « matière noire » de la biodiversité : les micro-organismes**

À cette diversité, déjà considérable, des organismes pluricellulaires (constitués d'ensemble de cellules « eucaryotes », c'est-à-dire possédant un vrai noyau) s'ajoute en outre une « matière noire » infiniment moins connue, à savoir celle des unicellulaires eucaryotes et surtout des bactéries (dites « procaryotes » car sans noyau véritable). Sur la base de leur contenu en azote et phosphore, on estime que ces bactéries représenteraient 90 % de la matière vivante (Whitman *et al.*, 1998). Leur rôle dans le fonctionnement des grands cycles biogéochimiques serait donc considérable. Pour ne prendre qu'un exemple, on a découvert en 1988 dans le plancton océanique une bactérie de moins de 1 micron, *Prochlorococcus*, qui serait responsable à elle seule de plus de la moitié de la production phytoplanctonique de l'océan et serait donc l'espèce photosynthétique à la fois la plus petite et la plus abondante de la planète (Nadis, 2003).

En ce qui concerne le nombre d'espèces (nous ne discuterons pas ici la question difficile de la définition d'une espèce bactérienne), il est vraisemblable qu'il est très supérieur à celui des êtres organisés : Dykhuisen (1998) a avancé le chiffre de 1 à 10 milliards, à comparer aux 6 000 espèces aujourd'hui identifiées.

Enfin, si l'on regarde la diversité entre ces espèces, en se basant par exemple sur le degré de ressemblance des séquences de certains ARN, il apparaît que l'ensemble des organismes pluricellulaires, des champignons à l'homme, est étonnamment homogène au regard de la diversité microbienne, cette diversité résultant sans doute à la fois de leur très grande ancienneté évolutive et de leur très rapide multiplication (Oren, 2004). En particulier, ces approches moléculaires ont conduit à identifier au sein des bactéries au sens large un sous-ensemble spécifique, les archéobactéries (ou archées), caractérisées notamment par une composition chimique particulière de leur paroi et de leur membrane cellulaire, sous-ensemble qui apparaît aussi distinct des autres bactéries (les « eubactéries ») que celles-ci ne le sont des eucaryotes (Woese et Fox, 1977 ; Woese *et al.*, 1990 ; Lang *et al.*, 2000). Cela amène à proposer un arbre évolutif du vivant constitué de trois « règnes » – les eubactéries, les archées et les eucaryotes (uni- et pluricellulaires) – dont on mesure toute la différence avec la vision classique, popularisée notamment par Haeckel à la fin du xix<sup>e</sup> siècle et par une fresque réalisée par Cuénot en 1945 pour le Palais de la découverte<sup>5</sup>, d'un arbre du vivant s'épanouissant essentiellement à travers les « règnes » animaux et végétaux : dans la vision actuelle, l'arbre de Haeckel n'est plus qu'un petit rameau ! Cette diversité se traduit également par une très grande diversité fonctionnelle, par exemple dans des aptitudes originales à dégrader des produits variés dans des conditions physico-chimiques parfois extrêmes (températures, salinité, teneur en oxygène du milieu). C'est en particulier le cas pour les archées, qui vivent souvent dans des habitats impropres à d'autres formes de vie : sources chaudes, milieux acides, alcalins ou hypersalés. D'où un intérêt extrêmement fort des entreprises de biotechnologie pour l'exploration de cette diversité microbienne : la fondation de Craig Venter, l'un des pionniers du séquençage du génome humain, explore ainsi les fonds océaniques pour constituer une collection originale de peuplements bactériens et caractériser leurs propriétés. En effet, les méthodes de la biologie moléculaire permettent de s'affranchir de la nécessité de cultiver les bactéries pour pouvoir les

<sup>5</sup> Cette fresque est maintenant exposée au Musée-Aquarium de Nancy.

identifier. Or cette fraction cultivable ne représentait qu'une faible proportion des espèces présentes dans un écosystème – moins de 1 % sans doute (Oren, 2004) – et n'était sans doute pas représentative, les espèces tolérantes à l'oxygène étant par exemple surreprésentées. Ces nouvelles possibilités expliquent le lancement récent de nombreux programmes de séquençage de « métagénomés » bactériens (ensemble des génomes des différentes espèces présentes dans un écosystème), comme ceux de la flore digestive humaine ou de la station d'épuration d'Évry.

Pour terminer, nous ne ferons qu'évoquer la question des virus, dont on recense aujourd'hui environ 5 000 espèces – avec là aussi des difficultés particulières pour définir ce concept – et qui constituent certainement un ensemble considérablement plus vaste. Il suffit de remarquer que la plupart des virus connus le sont *via* leurs effets pathogènes sur l'homme ou sur des plantes ou animaux domestiques, alors que les virus sont capables d'infecter toutes les espèces vivantes, y compris les bactéries.

## Le défi des indicateurs pertinents

En conclusion de ce premier volet, on voit donc le caractère extrêmement partiel et biaisé de notre perception actuelle de la biodiversité, fondée essentiellement sur des espèces observables à l'œil nu ou à la loupe, elles-mêmes connues de manière très limitée, et donc la nécessité d'intégrer ce changement de vision dans les stratégies de conservation.

De manière connexe se pose la question des indicateurs pertinents permettant d'estimer l'ampleur de la biodiversité en un lieu et de réaliser des comparaisons entre sites ou de suivre des évolutions temporelles. Pour des raisons évidentes, ces indicateurs sont généralement fondés essentiellement sur des groupes bien connus et facilement observables, comme les oiseaux ou les végétaux terrestres. Deux arguments, sur lesquels nous reviendrons, sont généralement avancés pour soutenir l'idée que ces indicateurs peuvent constituer de bons indicateurs de l'ensemble de la biodiversité :

- les corrélations d'abondance biogéographique, c'est-à-dire que les régions du monde riches en espèces d'un groupe donné sont généralement riches pour de nombreux autres groupes ;
- les corrélations fonctionnelles, basées sur l'observation des multiples coadapta-

tions écologiques entre les espèces, qui induisent donc des couplages entre les fluctuations d'abondance de ces espèces. Cependant, l'importance relative de ces deux types de corrélations n'est pas toujours aisée à déterminer alors que ce point est d'une importance majeure pour l'interprétation des évolutions de ces indicateurs : si les corrélations sont liées à une histoire biogéographique commune (zone de refuge d'espèces lors de périodes froides ou arides), les perturbations qui peuvent affecter une espèce (exploitation, sensibilité aux pollutions, modification des habitats, etc.) peuvent très bien ne l'affecter que très spécifiquement ; si, en revanche, de fortes corrélations fonctionnelles se sont établies entre l'ensemble des espèces de la biocénose, la perturbation d'une des composantes aura effectivement des conséquences globales. Ce n'est que dans ce second cas que les indicateurs pourront être considérés comme fiables.

## La complexité : les multiples niveaux d'organisation

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

Cette idée n'est apparue que progressivement : le livre fondateur de Wilson (1988) se focalisait entièrement sur la diversité des espèces et ce n'est qu'en 1992 qu'Eugène Odum proposait l'idée que « la biodiversité devait inclure la diversité génétique et la diversité paysagère » (cité par Décamps, 2004). En outre, cette présentation – désormais classique – en trois niveaux mérite, comme nous allons le voir, d'être discutée et affinée.

### La diversité intraspécifique

À ce niveau, on évoque le plus souvent la question de la diversité génétique, mais il convient de considérer un concept plus large – celui de diversité phénotypique. En effet, les traits acquis par un individu au cours de son développement et de sa vie, qu'ils résultent d'influences généti-

ques ou environnementales, gouvernent de fait sa valeur sélective – et donc les capacités de survie et d'adaptation de l'espèce – ainsi que son rôle dans l'écosystème : un jeune chêne, ce chêne devenu adulte et, plus tard, son tronc mort sont des entités génétiquement identiques mais écologiquement différentes et l'on reconnaît aujourd'hui l'intérêt de prendre en compte cette diversité dans la gestion d'un massif forestier. Un même génotype, par exemple un clone de peupliers ou de souris, pourra donc exprimer une diversité phénotypique non négligeable.

En outre, on sait maintenant que, chez les vertébrés supérieurs, des comportements acquis peuvent se transmettre « culturellement » de manière verticale (de la mère à l'enfant, par apprentissage) ou horizontale (par imitation par les congénères) et permettre une adaptation beaucoup plus rapide de la population que les mécanismes de sélection darwinienne (Lestel, 1998). Ainsi, les oiseaux possèdent des « dialectes » locaux transmis par imitation mais souvent très stables, qui peuvent jouer un rôle dans les interactions entre populations différentes, même génétiquement proches (Ficken et Popp, 1995). C'est pourquoi la prise en compte de ces différentes facettes de la diversité entre individus apparaît indispensable.

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

- la première est conceptuelle : dans la conception typologique et fixiste de l'espèce développée par Linné, l'important est de décrire les « types », supposés refléter l'œuvre du créateur. La célèbre maxime de Linné « *Deus creavit, Linnaeus disposuit* » exprime explicitement ce point de vue. Les variations autour de ce type permettent éventuellement de définir la part d'aléa dans la réalisation de ce type (on parle souvent « d'erreur standard » pour désigner ce qui est en fait un écart type), mais ne sont pas supposées receler d'informations pertinentes ;

- la seconde est pratique : à la différence des espèces domestiques pour lesquelles existent de nombreuses races et variétés ayant des caractères de coloration ou de morphologie très variés, les espèces sauvages apparaissent, à l'examen visuel, constituées d'individus très similaires. D'où l'idée qu'en l'absence d'intervention humaine, les « mutants » étaient rares dans les populations naturelles. Les ouvrages de biologie des populations des

années 1960 témoignent de ces débats (voir par exemple Ford, 1972) et les premiers généticiens des populations durent longtemps s'appuyer sur un nombre restreint de modèles présentant un polymorphisme visible (la drosophile, les escargots du genre *Cepea*).

Citons à nouveau Linné, qui résume ces deux notions dans « *Systema Naturae* » (1737) : « Toutes les espèces tiennent leur origine de leur souche, en première instance, de la main même du Créateur Tout-Puissant, car l'Auteur de la Nature, en créant les espèces, imposa à ses créatures une loi éternelle de reproduction et de multiplication dans les limites de leur propre type. En fait, et dans bien des cas, il leur accorde le pouvoir de jouer avec leur aspect extérieur, mais jamais celui de passer d'une espèce dans l'autre ; d'où les deux sortes de différences existant entre les plantes : l'une étant la différence vraie, la diversité née de la main sage du Tout-Puissant, mais l'autre la variation de la coquille extérieure due au caprice de la Nature. Qu'un jardin soitensemencé de mille graines différentes, que le jardinier mette un soin constant à y cultiver des formes anormales et, en quelques années, le jardin comprendra 6 000 variétés que le commun des botanistes nomme espèces. Et ainsi, je distingue les variétés du Créateur Tout-Puissant, qui sont les vraies, des variétés anormales du jardinier. Je considère les premières de la plus grande importance à cause de leur Auteur, je rejette les autres à cause de leurs auteurs. Les premières persistent et ont persisté depuis le début du monde, les autres, étant des monstruosité, ne peuvent revendiquer qu'une vie brève. »

Il a fallu attendre la fin des années 1960, avec l'introduction de méthodes simples d'étude du polymorphisme enzymatique par électrophorèse, puis les années 1980, avec l'accès direct à la variation de l'ADN nucléaire ou mitochondrial, pour constater que la variation intraspécifique était générale et qu'elle concernait au moins autant – voire davantage – les espèces sauvages que les espèces domestiques.

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

– la variation entre les populations, cette notion de population étant plus ou moins aisée à établir. En effet, certaines espèces, comme les espèces aquatiques lacustres, sont réparties en groupes géographiquement disjoints ; d'autres, comme la plu-

part des oiseaux ou les poissons marins, présentent une répartition sans discontinuité biogéographique évidente. L'analyse génétique va donc révéler des situations variées, allant de populations très différenciées – et n'ayant donc que très peu d'échanges avec les populations voisines – à des ensembles globalement « panmictiques », c'est-à-dire dans lesquels la probabilité d'accouplement est la même entre tous les individus de l'espèce. Entre ces deux extrêmes, la notion de « métapopulation » désigne un ensemble de populations présentant une certaine différenciation – due à une reproduction préférentielle à l'intérieur de la population – mais ayant un taux d'échanges génétiques non négligeable entre les populations. Si l'on prend l'exemple du saumon atlantique, on distingue deux grandes métapopulations représentant respectivement les populations européennes et nord-américaines, au sein desquelles la variation entre les populations sera plus limitée (Guyomard, 1987) ;

– la variation entre les individus à l'intérieur de chaque population, qui pourra varier d'une population à l'autre en fonction de divers paramètres, en particulier le degré d'isolement et l'effectif de la population ;

– la variation à l'intérieur de chaque individu, c'est-à-dire, pour les espèces diploïdes ou polyploïdes, la diversité des allèles de chaque gène de l'individu<sup>6</sup>. Cette diversité intra-individuelle peut être caractérisée par le nombre moyen d'allèles pour un ensemble de gènes ou, plus fréquemment, par le « taux d'hétérozygotie »<sup>7</sup>.

<sup>6</sup> Nous nous bornons ici à évoquer la variation génétique mais, comme indiqué précédemment pour la variation entre les individus, il existe un autre aspect de la variation intra-individuelle, constitué par la diversité des cellules et la capacité, à partir d'un même génome, de générer des adaptations spécifiques, comme dans le cas de la différenciation cellulaire ou de la réponse immunitaire. Ce rôle de la biodiversité au sein de chaque organisme est rarement mis en avant alors qu'il est constitutif de tous les organismes pluricellulaires.

<sup>7</sup> Proportion des individus possédant deux allèles différents pour un gène donné. Ce taux d'hétérozygotie observé est généralement comparé à celui prédit par un modèle simple supposant une reproduction panmictique au sein de la population et une neutralité (pas de sélection différentielle) des différents allèles. Dans ce cas, si  $p_1, p_2, \dots, p_n$  sont les fréquences des différents allèles dans la population ( $\sum p_i = 1$ ), le taux théorique  $H_{th}$  d'individus hétérozygotes devra être  $H_{th} = 1 - \sum p_i^2$ .

Au sein d'une population, la répartition de la diversité entre et à l'intérieur de chaque individu dépendra en particulier du mode de reproduction. Ainsi, chez les plantes se reproduisant préférentiellement par autofécondation (comme le blé, les haricots), la variation intra-individuelle sera faible et celle entre individus forte. Ce sera l'inverse pour des espèces où les individus échangent largement leur pollen (comme le maïs ou le colza). L'homme a pu jouer sur ce phénomène pour créer, par exemple dans le cas des maïs hybrides, des populations constituées d'individus possédant une forte diversité intra-individuelle – et donc une bonne capacité d'adaptation – mais tous génétiquement identiques, d'où parfois une grande vulnérabilité à certains ravageurs.

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

Dans le cas des espèces domestiques, la prise de conscience de l'intérêt de préserver à long terme la diversité génétique a conduit également à des recherches actives pour définir des pratiques de sélection efficaces mais prenant mieux en compte cet objectif (Moureaux *et al.*, 2001 ; De Rochambeau *et al.*, 2003 ; Huby *et al.*, 2003). Cette intégration des objectifs d'amélioration génétique et de conservation de la biodiversité peut en

L'observation d'un écart indiquera donc un système de reproduction non panmictique – avec par exemple une reproduction préférentielle entre individus apparentés – et/ou une sélection ayant favorisé la survie de certains génotypes.

effet se révéler plus durable que des stratégies « dissociées » visant à mettre en place des opérations spécifiques de conservation des ressources génétiques, ou au moins complémentaires de ces opérations.

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

## La diversité supraspécifique

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

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

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

Plusieurs arguments militent cependant en faveur de la réalité de ce phénomène.

Tout d'abord, il apparaît que, pour des groupes relativement bien connus (plantes, vertébrés), on observe de bonnes corrélations positives entre leur richesse spécifique dans différents milieux (Schultze *et al.*, 2004). Une forte biodiversité d'un groupe serait donc prédictive d'une biodiversité plus générale. Au-delà de ces relations statistiques, l'analyse écologique montre souvent que « la biodiversité appelle la biodiversité », autrement dit que la richesse en espèces d'un groupe donné induit une richesse corrélative d'un groupe ayant des interactions écologiques avec lui. On peut citer l'exemple du mont Nimba (Guinée) : la grande richesse en figuiers (31 espèces recensées) s'accompagne d'une grande diversité d'insectes inféodés au fruit du figuier pour leur reproduction (113 espèces recensées), alors qu'il n'y a que quelques espèces dans ces deux groupes sur le pourtour méditerranéen (Lamotte et Roy, 2003). De même, la grande richesse spécifique des poissons de Nouvelle-Calédonie va de pair avec une très grande diversité des parasites branchiaux de ces espèces<sup>8</sup>.

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

Muséum national d'histoire naturelle (MNHN) dans ce domaine)<sup>9</sup>.

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

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

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

Le second aspect du débat est relatif au caractère « indispensable » de toutes les

<sup>8</sup> J.L. Justine, com. pers.

<sup>9</sup> Voir le site [www.mnhn.fr/publication/memoire/memoire.html](http://www.mnhn.fr/publication/memoire/memoire.html).

espèces présentes au sein d'un écosystème. Autrement dit, existe-t-il dans un écosystème une hiérarchie des espèces, certaines apparaissant nécessaires et d'autres « facultatives ». Cette interrogation est alimentée en particulier par les études des distributions d'abondance des espèces au sein d'un écosystème, qui soulignent souvent le grand nombre d'espèces « rares », c'est-à-dire représentées par un petit nombre d'individus. Cette surabondance des espèces rares, estimée par l'écart à des distributions simples de type normale ou log-normale, donne lieu à deux types d'interprétation : – la première considère qu'il existe deux catégories d'espèces, les unes abondantes et résidentes, constitutives de l'écosystème, et les autres, rares et « facultatives », c'est-à-dire pouvant disparaître sans affecter le fonctionnement de l'écosystème (Magurran et Henderson, 2003). Selon cette vision, les espèces « rares » seraient en outre dotées de propriétés biologiques spécifiques qui leur permettraient de tolérer la rareté, alors que les espèces « abondantes » seraient plus sensibles à une réduction de leurs effectifs ; – la seconde cherche à expliquer ces distributions par une théorie globale, valable pour toutes les espèces, basée sur une généralisation de la théorie insulaire de Mc Arthur et Wilson (Hubbell, 2001). Cependant, même si elle ne distingue pas deux catégories d'espèces, cette théorie demeure « neutraliste » et considère les espèces comme des entités indépendantes dont la présence ou l'absence sera régie par des paramètres propres à chacune et non influencés par les autres espèces de la biocénose. Elle ne recourt pas aux hypothèses du caractère nécessaire de la présence des espèces dans l'écosystème et de leur interdépendance éventuelle, qui demeurent des questions ouvertes.

Pour comprendre la portée de cette interrogation, il faut rappeler que l'intérêt d'une biodiversité élevée – à ses différents niveaux d'organisation – ne peut être considéré comme une évidence et constitue au contraire une problématique ancienne mais encore très active des recherches en écologie, tant sur le plan théorique qu'expérimental (Blandin et al., 1976 ; Stuart Chapin III et al., 1997 ; Loreau et Behera, 1999 ; Loreau, 2000 ; Naeem, 2000 ; Loreau et al., 2001 ; Ponsard et al., 2003 ; Abadie et Lateltin, 2004 ; Loeuille et Loreau, 2004).

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

– au-delà de l'inventaire systématique des espèces, l'écologie fonctionnelle propose de regrouper les espèces en « groupes fonctionnels », ensembles d'espèces qui jouent un rôle similaire dans les processus écologiques, en particulier dans les réseaux trophiques (détritivores, herbivores, prédateurs...). Ainsi, chez les plantes, la caractérisation des espèces par un ensemble de « traits » (hauteur, taille et longévité des feuilles, mode de dispersion des graines, mode de reproduction...) permet de caractériser un peuplement végétal sans recourir à un inventaire systématique exhaustif et de prédire dans une certaine mesure sa vulnérabilité à des changements de l'environnement (Duckworth et al., 2000 ; Lavorel et Garnier, 2002). Ces groupes fonctionnels peuvent comprendre des espèces très éloignées sur le plan systématique, d'où l'intérêt déjà souligné de bien connaître la biologie des organismes pour opérer ces regroupements. Or, au sein d'un groupe fonctionnel, il pourrait exister des phénomènes de redondance, autrement dit l'augmentation du nombre d'espèces, au-delà d'un seuil minimum, ne jouerait plus de rôle dans les performances de l'écosystème ;

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

Pour terminer cette présentation de la diversité supraspécifique, il faut mentionner que l'écologie s'est intéressée, depuis une vingtaine d'années, à des niveaux d'organisation plus large, regroupant divers écosystèmes – forêts, prairies, champs cultivés, rivières et lacs – dans des ensembles géographiques plus vastes. Cette « écologie du paysage » se donne comme objectif de comprendre comment la répartition spatiale de cette mosaïque d'écosystèmes – en termes de tailles, de formes, de connexions entre eux – détermine certains aspects de la structure et de la dynamique de la biodi-

versité, en particulier pour des espèces animales susceptibles de fréquenter différents écosystèmes au cours de leur cycle biologique, mais aussi d'autres propriétés fonctionnelles de ces paysages, comme la conservation de l'eau, des sols ou le devenir des polluants (Décamps, 2004).

À partir de la combinaison des mêmes écosystèmes, on peut donc aboutir à une très grande variété de paysages aux propriétés spécifiques, d'où l'intérêt d'intégrer ce niveau de description comme un des niveaux pertinents de description et de préservation de la biodiversité.

## Conclusion : le défi d'une vision intégrée

De la diversité individuelle, voire intra-individuelle, à celle des paysages, la biodiversité se décline donc en de multiples niveaux d'organisation interconnectés, mais dont les propriétés ne se déduisent pas de la seule connaissance de leurs entités constitutives. Chaque niveau possède donc des propriétés originales, émergentes, qui vont à leur tour influencer sur les propriétés des autres niveaux.

En outre, l'interaction entre ces différents niveaux d'organisation ne se fait pas sur un mode strictement hiérarchique et « emboîté » : sur un plan génétique, un individu contribuera à la dynamique de sa population, mais, sur un plan écoéthologique, il interagira directement – et non *via* sa population – avec des individus d'autres espèces et pourra donc influencer sur la diversité spécifique ; de même, une population d'une seule espèce pourra parfois jouer un rôle décisif vis-à-vis des propriétés d'un écosystème – nous avons évoqué le cas de la bactérie *Prochlorococcus*, responsable à elle seule de la majorité de la production océanique – voire contribuer à la structure d'un paysage, comme les colonies de termites dans la savane africaine.

Cette question des interdépendances, des rétroactions positives ou négatives entre ces différents niveaux d'organisation est à notre avis fondamentale pour élaborer une vision globale et intégrée de la biodiversité. Par exemple, une variation de la diversité spécifique induit-elle une variation de la diversité génétique au sein des espèces et, dans ce cas, ces deux variations se compensent-elles ou, au contraire, se cumulent-elles ? De même, nous nous sommes interrogés sur le lien éventuel entre la diversité spécifique et

les propriétés fonctionnelles d'un écosystème ; nous avons vu également comment le mode de reproduction pouvait moduler la répartition de la diversité génétique inter- et intra-individuelle et nous venons d'évoquer le rôle que pouvait jouer la structure des paysages dans le maintien de la diversité spécifique.

Nous sommes cependant très loin d'avoir intégré l'ensemble de ces connaissances dans un modèle global, d'autant plus qu'un certain cloisonnement demeure encore aujourd'hui entre les recherches à ces différents niveaux d'organisation : la diversité intraspécifique est le fief des biologistes des populations, les systématiciens se concentrent sur la diversité spécifique, les niveaux supraspécifiques étant surtout investis par des écologues.

Apporter des réponses à de telles questions, réponses qui pourraient d'ailleurs ne pas être univoques, constitue un enjeu majeur pour la recherche. Ces réponses devront être élaborées dans un cadre pluridisciplinaire, impliquant généticiens et biologistes des populations, démographes, géographes, systématiciens, écologistes... et permettront de mieux fonder des stratégies de préservation de la biodiversité.

Indiquons enfin que ces réponses, quelles qu'elles soient, ne sauraient dicter les décisions. Le fait de protéger ou non une espèce, une population ou un écosystème peut faire intervenir bien d'autres considérations légitimes que l'analyse de leur rôle écologique – éthiques, politiques, socio-économiques (Chevassus *et al.*, 2004), mais il importe dans ce cas que ces considérations soient explicitées, si l'on veut éviter une instrumentalisation de l'écologie scientifique. ■

## Références

- Abadie L, Lateltin E. Biodiversité des écosystèmes et changements globaux. In : Chevassus B, Barbault R, eds. *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions adpf ; ministère des Affaires étrangères, 2004. [www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/bio-diversite.pdf](http://www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/bio-diversite.pdf).
- Aubertin C. L'ascension fulgurante d'un concept flou. *La Recherche* 2000 ; (333) : 84-7.
- Blandin P, Barbault R, Lecordier C. Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bulletin d'écologie* 1976 ; 7 : 391-410.
- Bouchet P. L'insaisissable inventaire des espèces. *La Recherche* 2000 ; (333) : 40-5.
- Chevassus-au-Louis B, Barbault R, Blandin P. Que décider? Comment? Vers une stratégie nationale de recherche sur la biodiversité pour un développement durable. In : Chevassus B, Barbault R, eds. *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions adpf ; ministère des Affaires étrangères, 2004. [www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/bio-diversite.pdf](http://www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/bio-diversite.pdf).
- De Rochambeau H, Verrier E, Bidanel JP. Mise en place de procédure de suivi de la variabilité génétique des populations animales domestiques sélectionnées et établissement de guides de gestion : application aux ovins laitiers et aux porcs. *Les Actes du BRG* 2003 ; 4 : 17-34.
- Décamps H, Décamps O. *Au printemps des paysages. Ecologie*. Paris : Ed. Buchet-Chastel, 2004.
- Dykhuizen DE. Santa Rosalia revisited : why are there so many species of bacteria? *Antonie van Leeuwenhoek* 1998 ; 73 : 25-33.
- Duckworth JC, Kent M, Ramsay PM. Plant functional types : an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Prog Phys Geogr* 2000 ; 24 : 515-42.
- Duris P. Les sciences naturelles autour de 1800. Conférence prononcée le 3 juin 2004 à l'occasion du bicentenaire de la fondation du Muséum d'histoire naturelle de Bordeaux, 2004. [www.episteme.u-bordeaux.fr/museum\\_bx.pdf](http://www.episteme.u-bordeaux.fr/museum_bx.pdf).
- Ficken MS, Popp JW. Long-term persistence of a culturally transmitted vocalization of the black-capped chickadee. *Anim Behav* 1995 ; 50 : 683-93.
- Ford EB. *Génétique écologique*. Paris : Gauthier-Villars, 1972.
- Guégan JF, Renaud F. Vers une écologie de la santé. In : Chevassus B, Barbault R, eds. *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions adpf ; ministère des Affaires étrangères, 2004. [www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/bio-diversite.pdf](http://www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/bio-diversite.pdf).
- Guyomard R. Différenciation génétique des populations de saumon atlantique : revue et interprétation des données électrophorétiques et quantitatives. In : Thibault M, Billard R, eds. *Restauration des rivières à saumons*. Paris : Inra éditions, 1987.
- Hennig W. *Phylogenetic systematics*. Urbana : Ed. University Illinois Press, 1966.
- Heywood V. Les multiples facettes de la conservation. *La Recherche* 2000 ; (333) : 97-101.
- Hubbell SP. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton : Princeton University Press, 2001.
- Huby M, Griffon L, Moureaux S, De Rochambeau H, Danchin Burge C, Verrier E. Genetic variability of six French meat sheep breeds in relation to their genetic management. *Genet Sel Evol* 2003 ; 35 : 637-55.
- Laissus Y. *Le Muséum national d'histoire naturelle*. 2<sup>e</sup> édition. Découvertes. Paris : Gallimard, 2003.
- Lamotte M, Roy R. Le peuplement animal du mont Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire, Liberia). *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle* 2003 ; 190 : 724 p.
- Lang BF, Paquin B, Burger G. L'évolution moléculaire et la révolution génomique. *Med Sci (Paris)* 2000 ; 16 : 212-8.
- Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* 2002 ; 16 : 545-56.
- Lecointre G, Le Guyader H. *Classification phylogénétique du vivant*. Paris : éditions Belin, 2001.
- Le Guyader H. *Classification et évolution*. Paris : Le Pommier ; Cité des Sciences et de l'Industrie, 2003.
- Lestel D. L'innovation cognitive dans des communautés hybrides homme/animal de partage de sens, d'intérêts et d'affects. *Intellectica* 1998 ; 1-2 : 203-26.
- Loeulle N, Loreau M. Nutrient enrichment and food chains : can evolution buffer top-down control? *Theor Popul Biol* 2004 ; 65 : 285-98.
- Loreau M. L'Europe comme laboratoire. *La Recherche* 2000 ; (333) : 75-6.
- Loreau M, Behera N. Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. *Theor Popul Biol* 1999 ; 56 : 29-47.
- Loreau M, Naem S, Inchausti P, *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. *Science* 2001 ; 294 : 804-8.
- Magurran AE, Henderson PA. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 2003 ; 422 : 714-6.
- May RM. What is the chance that a large complex system will be stable? *Nature* 1972 ; 237 : 413-4.
- May RM. How many species are there on earth? *Science* 1988 ; 241 : 1441-9.
- May RM. How many species inhabit the earth? *Sci Am* 1992 ; 267 : 18-24.
- Moureaux S, Boichard D, Verrier E. Bilan démographique et analyse de la variabilité génétique des principales races bovines laitières françaises. *Elevage & Insémination* 2001 ; (301) : 10-21.
- Nadis S. The cells that rule the seas. *Sci Am* 2003 ; 289 : 52-3.
- Naeem S. Expérimenter sur des écosystèmes. *La Recherche* 2000 ; (333) : 71-5.
- Oren A. Prokaryote diversity and taxonomy : current status and future challenges. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2004 ; 359 : 623-38.
- Pennisi E. Ice ages may explain ancient bison's boom-bust history. *Science* 2004 ; 306 : 1454.
- Ponsard S, Devaud JM, Tabacchi E. Biodiversité : les espèces tissent leurs réseaux. *Pour la Science* 2003 ; 314 : 122-6.

Postel-Vinay O. Edward O. Wilson : l'enjeu écologique n°1. *La Recherche* 2000 ; (333) : 14-6.

Schulze CH, Waltert M, Kessler PJA, *et al.* Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems : comparing plants, birds, and insects. *Ecol Appl* 2004 ; 14 : 1321-33.

Stuart Chapin III FS, Walker BH, Hobbs RJ, *et al.* Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 1997 ; 277 : 500-4.

Whitman W, Coleman DC, Wiebe WJ. Prokaryotes : the unseen majority. *Proc Natl Acad Sci USA* 1998 ; 95 : 6578-83.

Wilson EO. *Biodiversity*. Washington (DC) : National Academic Press, 1988.

Woese CR, Fox GE. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain : the primary kingdoms. *Proc Natl Acad Sci USA* 1977 ; 74 : 5088-90.

Woese CR, Kandler O, Wheelis ML. Towards a natural system of organisms : proposal for domains Archea, Bacteria and Eukarya. *Proc Natl Acad Sci USA* 1990 ; 87 : 4576-9.