

La biodiversité : un nouveau regard sur la diversité du vivant *

III. Fragilité : vers la « sixième extinction » ?

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 avons évoqué dans deux articles précédents l'ampleur insoupçonnée de la diversité spécifique, l'existence d'autres niveaux d'organisation que celui de la diversité des espèces et la nécessité de reconsidérer notre vision de l'utilité et de la stabilité de la biodiversité. Nous examinons dans cet article la question de l'érosion forte de cette biodiversité sous l'action des différentes activités humaines. Nous présentons les différentes approches permettant de mesurer cette érosion et de la comparer aux taux d'extinction passés, estimés par les paléontologues. Les causes de cette érosion sont ensuite évoquées : surexploitation, destruction des habitats, introduction d'espèces. En prenant l'exemple de la pêche industrielle, nous insistons sur le fait que les impacts indirects et non intentionnels jouent sans doute un rôle plus important que les impacts directs, d'où l'échec des modes de gestion focalisés exclusivement sur les espèces exploitées. Enfin, nous analysons les conséquences possibles des changements globaux annoncés pour le XXI^e siècle. Nous montrons que notre connaissance des différents modes d'adaptation de la biodiversité est aujourd'hui très limitée, en particulier si la question à résoudre n'est pas : « La biodiversité peut-elle s'adapter ? » mais « Les adaptations qui vont se réaliser seront-elles ou non favorables à la vie humaine ? ». Nous concluons sur la nécessité de remplacer une vision linéaire des relations entre connaissance et action par la notion de « spirale d'apprentissage », dans laquelle les questions « Que voulons-nous ? » et « Que savons-nous ? » mobilisent de manière interactive l'ensemble des acteurs.

Mots clés : biodiversité ; changement climatique ; extinction des espèces ; stabilité.

Thèmes : ressources naturelles et environnement.

Abstract

Biodiversity: A new look at the diversity of life.

III. Fragility: towards the "sixth extinction"?

The successful introduction of the term "biodiversity" has expressed several recent changes in both our perception and understanding of the diversity of living organisms. In two former articles, we evoked the unexpected magnitude of the diversity of species, the existence of levels of organization other than species diversity as well as the need to reconsider our vision of both the usefulness and stability of biodiversity. The present article deals with the severe erosion of biodiversity resulting from diverse human activities. We present different approaches used to measure this erosion and to compare it with past extinction rates as estimated by paleontologists. The causes of this erosion are then discussed: overexploitation, destruction of habitats and introduction of alien species. Taking the example of industrial fishing, we argue that indirect and non-intentional

impacts are likely to play a larger role than direct impacts. This observation could explain the failure of management strategies exclusively focused on exploited species. We then analyse the possible consequences of global changes announced for the 21st century. We show that our knowledge of the diverse adaptation modes of biodiversity is still very limited, especially if the question to be answered is not “Will biodiversity be able to adapt itself?” but “Will the forthcoming adaptations be favourable to human life or not?” We conclude on the need to move from a linear conception of the relationships between knowledge and action to a concept of “learning helix.” In this concept, the questions “What do we want?” and “What do we know?” mobilize all the stakeholders – scientists, lay people, decision makers – in an interactive process.

Key words: biodiversity; climatic change; species extinction; stability.

Subjects: natural resources and environment.

Comme nous l'avons indiqué dans les deux articles précédents, le terme « biodiversité » intègre l'émergence et la convergence de nouvelles visions de la diversité du vivant qui mettent en lumière cinq aspects principaux :

- 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 irréversibles, sur des ressources que l'on croyait, parce que vivantes, inépuisables. Après avoir traité les quatre premiers aspects (Chevassus-au-Louis, 2007a ; Chevassus-au-Louis, 2008), nous abordons dans cet article la question de la fragilité, popularisée par le terme de « sixième extinction ».

Une prise de conscience récente

Même si, comme nous l'avons vu, les écosystèmes sont des ensembles en évolution permanente, l'idée d'un certain équilibre global entre les entrées et les sorties, entre les apparitions et les disparitions d'espèces, était admise implicitement jusqu'au milieu du xx^e siècle. En conséquence, les mouvements de

« protection de la nature » se concentraient essentiellement sur des sites remarquables, choisis souvent sur des critères plus esthétiques que naturalistes, comme le mouvement des peintres de Barbizon, à l'origine de la création, en 1853, de la première aire protégée.

Le fait que la biodiversité pouvait être menacée, que des espèces disparaissaient à une vitesse très supérieure à celle précédant à l'évolution « naturelle », est donc pour l'essentiel un constat de la seconde moitié du xx^e siècle, symbolisé par les deux ouvrages quasi simultanés de Rachel Carlson (1962) et de Jean Dorst (1965).

Nous évoquerons successivement les données disponibles sur cette vitesse actuelle d'extinction des espèces et d'érosion de la biodiversité, les principales causes de cette érosion et, enfin, les conséquences possibles des changements globaux prévus dans les décennies à venir.

Extinctions passées et actuelles

On attribue à Buffon la première reconnaissance d'une espèce disparue, lorsqu'il écrivit, en 1778 dans « *Les époques de la Nature* », à propos des ossements de mammouths : « *Je dois donc pouvoir prononcer avec fondement que cette très grande espèce animale est perdue.* » Ce qui était à l'époque une révolution conceptuelle est aujourd'hui une évidence : la quasi-totalité des espèces ayant peuplé notre planète a aujourd'hui dis-

paru et les espèces considérées comme des « fossiles vivants » – le nautilé, la limule, le ginkgo ou le coelacanthé – ne peuvent être considérées sans réserves, malgré leur ressemblance morphologique, comme appartenant effectivement à la même espèce que leurs homologues fossiles de l'ère primaire.

Cette disparition des espèces n'est cependant pas régulière. Elle est en effet marquée par des « crises d'extinction », que l'on cherche à relier à des événements géologiques ou astronomiques majeurs (Janvier, 2000 ; Courtillot, 2000). Cinq crises principales ont été aujourd'hui recensées au cours des 500 derniers millions d'années, dont la dernière et la plus médiatisée est celle de la fin de l'ère secondaire, avec en particulier la fin des dinosaures (*figure 1*). Cette dernière crise n'a sans doute pas été la plus forte : la crise du Permien, qui a marqué la fin de l'ère primaire semble avoir eu un impact bien supérieur et aurait conduit à l'extinction de 85 à 96 % des espèces marines (Crasquin, 2007).

Outre ces fluctuations temporelles affectant l'ensemble des espèces, il semble exister une variation de la « durée de vie » entre espèces, que certains auteurs cherchent à relier à des traits de vie particuliers (Mc Kinney, 1997) : les espèces de grande taille, prédatrices ou symbiotiques, seraient ainsi plus vulnérables que des espèces de bas niveau trophique ou de petite taille.

Ces estimations de durée de vie moyenne des espèces au cours des temps géologiques sont entachées d'une très forte incertitude, liée notamment à l'imprécision de la notion d'espèce pour des groupes fossiles et à la surreprésentation des taxons

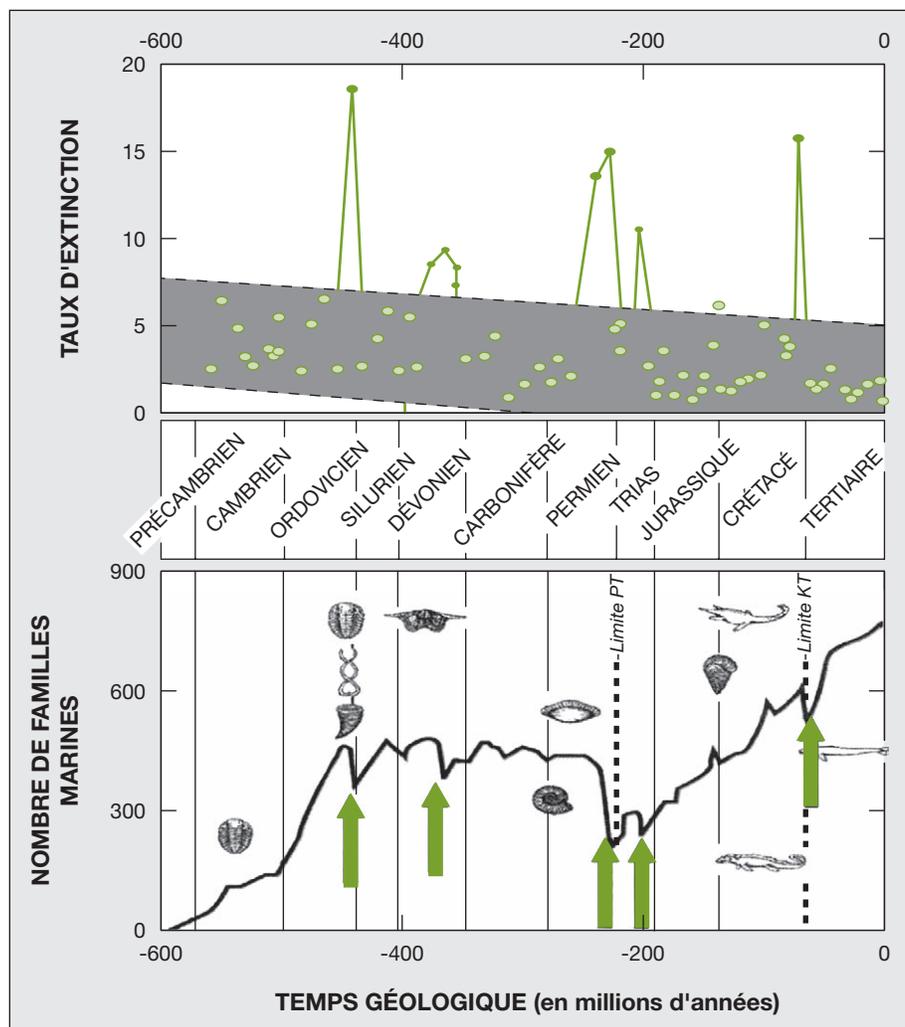


Figure 1. Évolution de la biodiversité depuis le Précambrien (d'après Courtillot (2000) avec son aimable autorisation).

Figure 1. Variation of biodiversity (number of marine families) since Precambrian (Courtesy of V. Courtillot (2000)).

Les grandes crises d'extinction sont indiquées par une flèche. Le graphe supérieur donne les estimations des taux d'extinction.

ayant eu une longue durée de vie (Janvier, 2000 ; Regan *et al.*, 2001 ; Foote, 2001 ; De Wever, 2007). Ainsi, en réinterprétant les données de Raup (1991) sur les invertébrés marins fossiles du primaire, Hubbell (2001) estime que 18 % seulement des genres ont été observés et que leur durée de vie moyenne ne serait donc pas de 4 millions d'années – valeur calculée pour les seuls genres observés – mais seulement d'environ 220 000 ans. Ces travaux permettent cependant d'avancer un ordre de grandeur de quelques millions d'années (on cite souvent le chiffre de 5), avec des valeurs plus fortes pour les invertébrés que pour les vertébrés et les plantes (tableau 1).

L'estimation actuelle du taux de disparition des espèces est plus aisée à obtenir, même si elle ne concerne qu'un petit nombre de groupes. L'homme a en effet pu observer des disparitions d'espèces, souvent concomitantes de sa colonisation des milieux, comme la disparition des oiseaux non volants des îles du Pacifique (Tyrberg, 2000) et de l'océan Indien, dont le dodo de l'île Maurice constitue l'exemple emblématique ; disparu au milieu du XVIII^e siècle, le dernier exemplaire serait mort sur un navire français entre 1735 et 1746. D'autres sources indiquent une disparition de l'île vers 1690. Si elle a commencé il y a plusieurs siècles, cette disparition des espèces est difficile à

Tableau 1. Estimation de la durée de vie des espèces pour divers groupes d'animaux.

Table 1. Estimated past « life duration » of species (million of years) for various groups of animals.

Groupes	Durée (millions d'années)
Coraux	25 *
Bivalves	23 *
Gastéropodes	10 *
Échinodermes	6 à 7 *
Insectes	1 à 3 *
Poissons	3 *
Oiseaux	2,5 à 3 *
Mammifères	1 à 1,7 *
Animaux marins	4 **
Animaux marins	0,22 ***

Sources : * Stanley (1979) ; May *et al.* (1995) ; Mc Kinney (1997) ; ** Raup (1991) ; *** : Hubbell (2001, Raup révisité).

chiffrer précisément avant le XX^e siècle, du fait du caractère lacunaire des informations antérieures. En revanche, on dispose d'informations précises pour le XX^e siècle, en particulier pour les plantes et les vertébrés : en étudiant la répartition entre les différents groupes des quelque 500 espèces dont la disparition a été enregistrée et en comparant ces effectifs à ceux attendus pour une durée de vie « naturelle » des espèces de 1 à 10 millions d'années, il apparaît que l'érosion actuelle, de l'ordre de 0,1 à 1 % par siècle, est plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines de fois supérieure à l'érosion « naturelle » des périodes géologiques (Teyssère, 2004).

Une autre méthode, indirecte, est fondée sur la relation empirique, que nous détaillerons ultérieurement, entre la taille d'un habitat et le nombre d'espèces qu'il est susceptible d'abriter. Elle permet, connaissant le taux annuel de réduction d'un écosystème donné (par exemple les forêts tropicales d'Amazonie ou d'Asie du Sud-Est), d'en déduire le taux de disparition d'espèces associées à cet écosystème. Cette méthode fournit des estimations encore plus préoccupantes de la vitesse d'érosion de la biodiversité, de l'ordre de 0,1 à 0,3 % par an (Rozenzweig, 2000 ; Olivieri et Vitalis, 2001), c'est-à-dire 1 000 à 10 000 fois supérieures aux taux d'extinction naturelle. Le tableau 2 donne un aperçu de ces différentes estimations.

En outre, cette disparition des espèces n'est que le signe le plus visible des

Tableau 2. Estimation du taux de disparition annuel et de la durée de vie actuelle des espèces.

Table 2. Estimated present extinction rates and life duration of species.

Groupes	Source	Taux annuel (%)	Demi-vie (ans)
Oiseaux depuis 1 500 ans	Pimm <i>et al.</i> (2006)	0,01	7 000
Oiseaux XX ^e siècle	Teyssède (2004)	0,005	12 000
Mammifères XX ^e siècle	Teyssède (2004)	0,01	7 000
Plantes XX ^e siècle	Teyssède (2004)	0,01	7 000
Espèces des forêts tropicales XXI ^e siècle	Hughes <i>et al.</i> (1997)	0,1 à 0,3	300 à 700
Oiseaux au XXI ^e siècle	Pimm <i>et al.</i> (2006)	0,1	300
Toutes espèces en 2050	Thomas <i>et al.</i> (2004a)	0,2 à 1,7	40 à 400

menaces pesant actuellement sur la biodiversité. Pour préciser l'analyse, l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN, devenue Union mondiale pour la nature) a proposé plusieurs catégories, allant de « non menacée » à « critique » (www.redlist.org). Cette classification, appliquée aux vertébrés, montre que l'ensemble des espèces considérées comme « menacées » ou « critiques » – et donc susceptibles de disparaître à court terme – est très supérieur à celui des espèces aujourd'hui éteintes, en particulier pour les amphibiens, les reptiles et les poissons. En outre, pour des groupes comme les oiseaux, suivis depuis 1988, la situation semble se dégrader, le nombre d'espèces dans les catégories « menacées » à divers titres étant en augmentation (figure 2). Cette évolution est globalement estimée au niveau mondial par le *Red List Index*, qui a diminué de 16 % de 1988 à 2004 (Butchart *et al.*, 2004).

Une autre approche, basée sur les indicateurs d'abondance, a été développée sur les oiseaux nicheurs européens, en Grande-Bretagne depuis 1970 (*Royal Society for the Protection of Birds*: www.rspb.org.uk), puis en France en 1988 (encart 2, dans Teyssède, 2004). Elle montre, sur une centaine d'espèces, la raréfaction des populations dans la plupart des milieux, en particulier les milieux agricoles : les 20 espèces britanniques inféodées à ces milieux ont vu, en trente ans, leurs effectifs baisser de 40 % ; en France, la baisse est de 25 % depuis 1985. Une approche similaire est celle du *Living Planet Index*, développé conjointement par le Programme des Nations unies pour l'environnement (Pnue) et le *World Wildlife Fund* (WWF). Cet index, basé sur l'abondance numérique estimée de 3 000 populations représentant 1 100 espèces de vertébrés, est calculé depuis 1970. Il aurait, depuis cette date, baissé de 30 % pour les espèces terrestres et marines et

de 50 % pour les espèces d'eau douce (www.worldwildlife.org/about/lpr2004.pdf). Soulignons, pour clore ce développement, que l'essentiel des données porte sur la diversité des espèces, les autres niveaux d'organisation de la biodiversité étant beaucoup moins étudiés : la diversité des populations et des individus au sein des espèces fait l'objet de très nombreux travaux mais qui sont le plus souvent ponctuels et difficiles à relier dans la durée, notamment du fait de l'évolution rapide des méthodes de description de cette diversité ; quant à l'évolution de la

diversité écosystémique, elle n'est observée qu'indirectement, à travers le suivi de l'extension de certains habitats, comme les zones humides ou les forêts. Un préalable à une étude des évolutions à l'échelle mondiale est sans doute la définition d'une typologie des écosystèmes, à l'image de la base CORINE de l'Union européenne (www.natura2000.espace-naturels.fr) qui propose une classification basée sur les espèces végétales représentatives des différents habitats. Ces habitats sont décrits de manière détaillée dans les « Cahiers d'habitats », élaborés par le

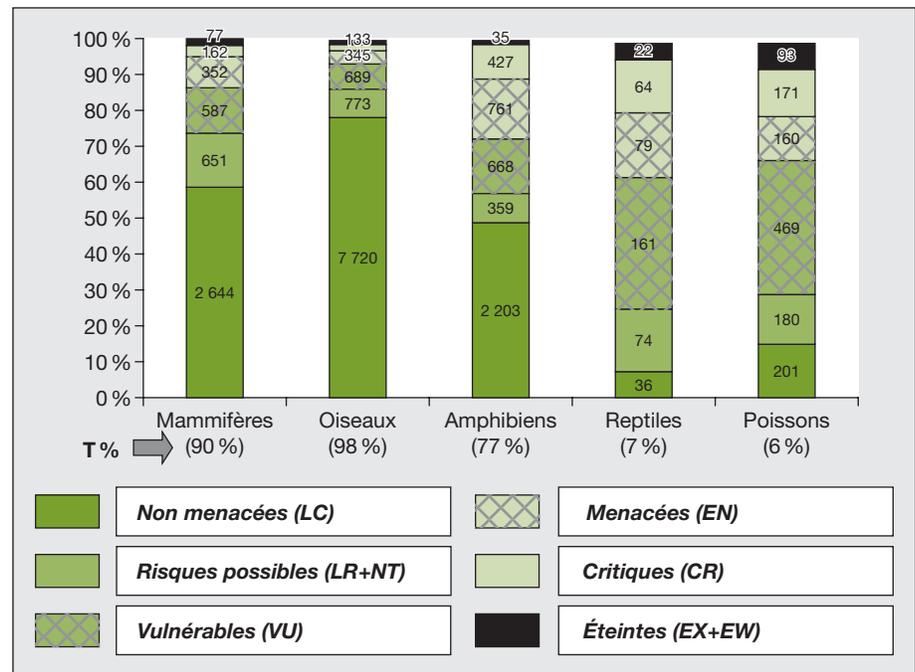


Figure 2. Statut des espèces de vertébrés selon l'Union mondiale pour la nature (UICN) (d'après www.redlist.org).

Figure 2. Status of vertebrate species according to IUCN.

T % est la proportion d'espèces étudiées par l'UICN par rapport au nombre total d'espèces du groupe. LC = least concerned; LR+NT = near threatened; VU = vulnerable; EN = endangered; CR = critical endangered; EW = extinct in the wild; EX = extinct.

Les causes de l'érosion de la biodiversité

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

La surexploitation

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

Plus récemment, cette question de la surexploitation s'est étendue aux autres vertébrés, en particulier aux poissons, alors que leur forte fécondité constituait *a priori* une caractéristique autorisant des taux de prélèvement élevés. Les pêches mondiales ont en effet progressé de manière considérable après la seconde guerre mondiale : selon les statistiques de la FAO (www.fao.org), elles sont passées de moins de 20 millions de tonnes dans les années 1950 à plus de 90 millions de tonnes dans les années 1990.

Au cours des dix dernières années, la progression s'est poursuivie à un rythme plus lent, mais il est apparu que l'essentiel de cette croissance était dû à une augmentation des captures chinoises, que certains biologistes ont été appelés à dénoncer comme peu vraisemblable (Watson et Pauly, 2001). Ainsi corrigées, les statistiques montrent un lent déclin depuis le milieu des années 1980 (figure 3) et l'on estime aujourd'hui que plus des trois quarts des stocks de poissons pêchés sont pleinement exploités ou surexploités (Cury et Morand, 2004). C'est en particulier le cas des stocks de

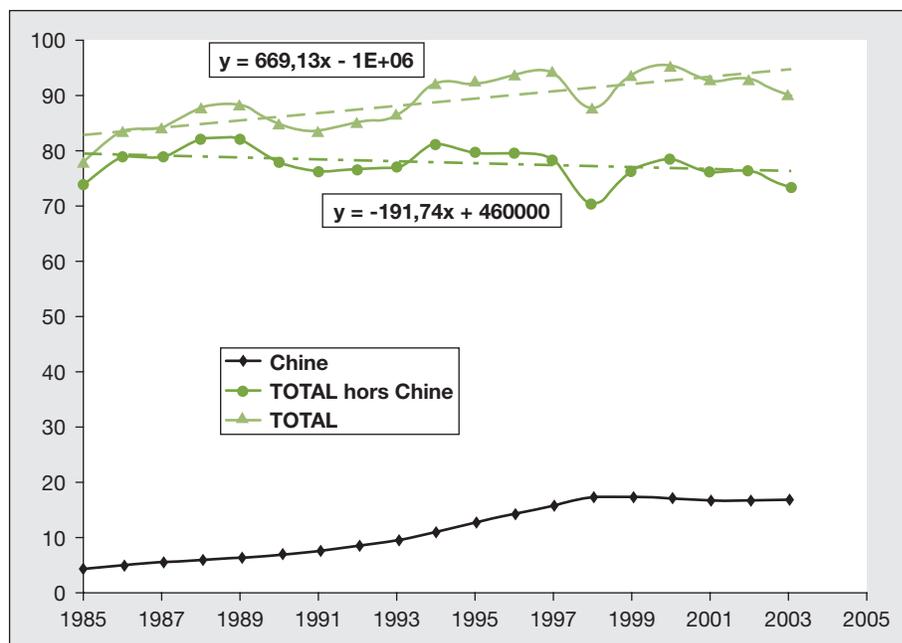


Figure 3. Évolution des pêches mondiales (en millions de tonnes) totales et hors Chine (source : FAO).

Figure 3. Trends of annual world fisheries catches (millions of tons) including or not Chinese catches (source: FAO).

poissons d'eaux profondes froides, comme le grenadier, mis en exploitation assez récemment grâce à de nouveaux engins de pêche. Abondants mais à renouvellement très lent, ces stocks se sont souvent effondrés en moins de deux décennies (Devine *et al.*, 2005).

En outre, Jackson *et al.* (2001) insistent sur le fait que ces données quantitatives ont longtemps masqué des évolutions qualitatives préoccupantes, comme la réduction de la taille des individus, la modification progressive de la composition spécifique des communautés et une dérive des écosystèmes vers une majorité d'espèces à bas niveaux trophiques, ces phénomènes rendant problématique la restauration des stocks, même en cas d'arrêt de leur exploitation. Pauly (1995) estime que cette faible perception de la dérive des écosystèmes est liée au fait que les biologistes des pêches ont souvent pris comme seule référence – considérée comme un état initial satisfaisant – la situation observée au début de leur carrière. C'est ce qu'il appelle le « syndrome de la dérive de la ligne de base » (*shifting baseline syndrome*; www.oceanconservancy.org).

Sans nier l'impact de la surexploitation sur la raréfaction, voire la disparition de certaines espèces, l'attention des scientifiques s'est peu à peu déplacée sur d'autres causes, indirectes mais tout aussi, voire

plus, déterminantes de réduction de la biodiversité : la destruction des habitats, d'une part, et les introductions d'espèces, d'autre part.

La destruction des habitats

La destruction des habitats n'est souvent perçue que dans sa forme la plus radicale : déforestation, mise en place de barrages, assèchement de zones humides... En fait, son effet se fait sentir dès que la taille d'un habitat commence à se restreindre. Ce phénomène a été modélisé dans le cadre de la théorie insulaire de Mac Arthur et Wilson (1967), dont Alexander von Humboldt avait, dès 1807, formulé l'un des principes, à savoir que les grandes surfaces étaient plus riches en espèces que les petites. C'est par exemple le cas des oiseaux nicheurs des îles méditerranéennes, dont le nombre d'espèces passe d'une vingtaine dans les petites îles à plus d'une centaine en Sicile ou en Sardaigne (Barbault, 1994).

Le corollaire de cette approche est que la réduction des habitats conduit inéluctablement à une réduction de la biodiversité globale au sein de ces habitats, selon une loi exponentielle dite « Loi d'Arrhenius », du type $N = CSz$ (S est la surface de l'habitat, N le nombre d'espèces, C et Z des constantes à ajuster selon le groupe d'espèces et les milieux). Ce chercheur a

été l'un des plus ardents promoteurs de cette relation (Arrhenius, 1921), même si l'on attribue la première publication dans ce domaine à une étude de Watson (1859) sur les plantes de Grande-Bretagne, qui estima Z à 0,11 (cité par Hubbell, 2001).

En prenant pour Z des estimations empiriques de l'ordre de 0,3, on aboutit à la conclusion qu'une réduction de la taille d'un habitat d'environ 10 % conduit à une perte globale de biodiversité d'environ 3 % ; une réduction de 50 % n'induit une perte que de 20 %. C'est sur de tels modèles, qui fournissent des estimations de perte de la biodiversité beaucoup plus élevées que les recensements directs, que sont basées les analyses précédemment évoquées annonçant des valeurs d'érosion 1 000 à 10 000 fois supérieures à celles des rythmes naturels.

Indiquons cependant que ces modèles ne sont pas extrêmes, car ils supposent une possibilité de recolonisation de ces habitats réduits à partir de « refuges » continuant à abriter des espèces différentes. Si ces refuges disparaissent, autrement dit si les « îles » sont définitivement isolées, on doit considérer une relation de stricte proportionnalité ($Z = 1$) entre la taille résiduelle des habitats et le nombre d'espèces abritées, ce qui augmente encore les estimations de la vitesse actuelle d'érosion de la biodiversité (Rosenzweig, 2007 ; Hubbell, 2001).

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

Indiquons enfin que cette réduction des habitats peut prendre des formes beaucoup plus cryptiques que leur disparition pure et simple. Ainsi, dans les milieux aquatiques, les obstacles physiques à la migration ou le comblement des substrats pierreux des zones amont des rivières par les sédiments argileux issus de l'érosion des sols agricoles rendent ces zones

impropres à la reproduction de certains poissons comme les truites ou les saumons, alors que la qualité physico-chimique de l'eau ne semble pas affectée (Thibault, 1987 ; Thibault *et al.*, 1987). Il en est de même des pollutions diverses, qui peuvent exclure de fait de nombreuses espèces de leurs habitats naturels. Ainsi, la moule perlière des rivières d'Europe *Margaritifera margaritifera*, qui représentait parfois des peuplements considérables et avait fourni au Moyen-Âge les perles de nombreux bijoux, a quasiment disparu au début du xx^e siècle, dès que les teneurs en nitrates des eaux ont dépassé 1 mg/L, concentration néfaste à la reproduction de cette espèce (Cochet, 2004). Rappelons que le niveau accepté pour la consommation humaine, et désormais atteint ou dépassé dans de nombreuses rivières et nappes souterraines, est de 50 mg/L.

Un dernier exemple est l'évolution précédemment évoquée des écosystèmes côtiers sous le double effet de la surexploitation des stocks et de l'impact des engins de pêche industrielle, en particulier les chaluts, sur les communautés benthiques et leurs habitats (Jackson *et al.*, 2001 ; Pauly *et al.*, 2002) : la modification de l'écosystème est telle que des mesures de réduction, voire de cessation de l'exploitation de certains stocks, comme la morue, ne se traduisent pas par une restauration des populations de ces espèces (Mac Garvin, 2004).

Les introductions d'espèces

La seconde cause indirecte de l'érosion de la biodiversité est celle, qui peut sembler *a priori* paradoxale, de l'introduction d'espèces. Ce phénomène n'est, certes, pas nouveau : les grands mouvements des plaques océaniques – rencontre de l'Inde et de l'Eurasie, il y a 80 millions d'années, de l'Afrique et de l'Eurasie, il y a 17 millions d'années – ont certainement conduit à la mise en présence des faunes et flores de ces différents ensembles. Il a pris cependant depuis le Néolithique, *a fortiori* au cours des deux derniers siècles, une ampleur inédite : selon Pascal *et al.* (2005), le taux d'invasions biologiques en France au cours de la période 1945-2002 serait 200 fois supérieur à celui estimé avant le $xvii^e$ siècle.

La manière de considérer ces introductions d'espèces s'est en effet beaucoup modifiée au cours du temps, le $xviii^e$ et surtout le xix^e siècle étant marqués par une volonté délibérée « d'enrichissement » de notre flore et de notre faune : la Société

nationale d'acclimatation fondée en 1854 par Geoffroy Saint-Hilaire, sous le nom de « Société impériale zoologique d'acclimatation » (dont est issue en droite ligne l'actuelle Société nationale pour la protection de la nature qui n'a pris ce nom qu'en 1960, après s'être appelée un temps « Société nationale d'acclimatation et de protection de la Nature ») attribuait chaque année un prix à une acclimatation réussie ! Ainsi, en 1874, cette société offrait un prix de 500 francs à la personne qui acclimaterait en France le saumon de Californie *Oncorhynchus tshawytscha* (Mazeaud, 1981). Ce n'est donc qu'assez récemment qu'une attitude plus critique s'est développée vis-à-vis de ces introductions.

En effet, si certaines de ces introductions s'intègrent dans les faunes et les flores locales sans avoir de conséquences négatives évidentes, comme l'extension du lapin en Europe du Nord (Callou, 2003) et ont même contribué à augmenter la biodiversité locale (Rosenzweig, 2001 ; Sax *et al.*, 2002 ; Sax *et al.*, 2003), d'autres ont des conséquences clairement néfastes, en particulier dans les milieux insulaires. Ainsi, l'introduction de gastéropodes comme l'achatine (*Achatina fulcata*) dans les îles polynésiennes semble être à l'origine de la disparition de nombreuses espèces autochtones et spécifiques de chacune de ces îles, comme les gastéropodes du genre *Partula*. Il semble d'ailleurs que le processus d'extinction de ces *Partula* soit en partie indirect et, comme hélas beaucoup d'introductions d'espèces, résulte d'une action qui se voulait positive : c'est en effet pour lutter contre l'achatine, qui devenait un fléau pour l'agriculture, qu'a été introduit un gastéropode carnivore, *Euglandina rosea*, qui n'a pas éliminé l'achatine mais a décimé les populations de *Partula* (Clarke *et al.*, 1984 ; Coote et Loève, 2003).

Parmi les autres introductions problématiques, on peut citer les introductions en Europe occidentale de la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*), espèce originaire de la mer Caspienne, de la crépidule (*Crepidula fornicata*) venant d'Amérique du Nord, qui ont conduit à des phénomènes de compétition trophique au détriment des espèces indigènes de mollusques bivalves (Lévêque, 2007) ainsi que celle de l'écrevisse américaine *Pacifastacus leniusculus*, qui a contribué à la raréfaction des espèces indigènes d'écrevisse, en étant porteuse saine d'un champignon pathogène pour ces espèces (Laurent, 1997). L'Europe n'a d'ailleurs pas le monopole des introductions néfastes : l'introduction d'espèces européennes sur d'autres continents peut

se révéler tout aussi problématique. On peut citer par exemple le crabe vert (*Carcinus maenas*) bien connu sur les côtes bretonnes qui a colonisé la côte est et se développe maintenant sur la côte ouest de l'Amérique du Nord, où il cause des dommages importants à la faune intertidale (Grosholz et Ruiz, 1995).

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

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

Autre problème, la possibilité de prévoir *a priori* le caractère invasif d'une espèce introduite apparaît faible : Williamson et Fitter (1996) ont bien proposé une règle « des 3×10^4 » basée sur de nombreuses observations empiriques, à savoir que sur 1 000 introductions d'espèces, seules 100 parviennent à s'acclimater, 10 se naturalisent effectivement et une seule devient invasive, mais cette approche statistique n'est guère utile dans un cas particulier et beaucoup de naturalistes considèrent que le meilleur critère de prévision du risque est ... d'avoir constaté que l'espèce s'était révélée invasive dans d'autres circonstances. De très nombreuses données sur les invasions biologiques, en particulier dans les milieux insulaires, sont disponibles dans l'expertise collective publiée en 2006 par l'Institut de recherche pour le développement (IRD) sur les espèces envahissantes de Nouvelle-Calédonie (Beauvais *et al.*, 2006).

Enfin, même lorsque les introductions d'espèces conduisent dans un premier

temps à augmenter la biodiversité locale ou régionale, c'est souvent à travers une « banalisation » des biocénoses (extension d'espèces cosmopolites) dont les conséquences à long terme sont difficiles à prédire (Sax *et al.*, 2003).

Ces introductions d'espèces ne résultent en fait que rarement de politiques délibérées. Des aménagements comme le canal de Suez, auquel on doit l'implantation en Méditerranée orientale de près de 300 espèces issues de la mer Rouge (Lévêque, 2007) ou les eaux de ballast des pétroliers – 12 milliards de tonnes chaque année – qui transfèrent d'un océan à l'autre des centaines d'espèces marines (Carlton et Geller, 1993 ; Cury et Morand, 2004) sont sans doute à l'origine de l'introduction non intentionnelle de très nombreuses espèces. C'est pourquoi les politiques ne visant qu'à limiter les introductions volontaires d'espèces sont sans doute insuffisantes pour faire face à cette « mondialisation » de la biodiversité.

Les perspectives des changements globaux

Nous souhaitons évoquer, pour conclure cette analyse, les enjeux que représentent les changements globaux annoncés au cours du XXI^e siècle. Nos réflexions porteront principalement sur les changements climatiques, mais nous soulignons que d'autres changements à large échelle sont d'ores et déjà à l'œuvre et affectent sans doute de manière non négligeable la biodiversité.

Des changements multiples

On peut citer tout d'abord le cas des flux de nitrates apportés par les pluies, liés à une augmentation de l'utilisation des engrais minéraux sur l'ensemble de la planète. L'homme aurait ainsi doublé le pool d'azote biodisponible dans l'atmosphère (Vitousek *et al.*, 1997) et les apports par les pluies peuvent être dans certaines régions du même ordre de grandeur que les apports directs d'engrais dans les milieux cultivés : ainsi, aux Pays-Bas, ces apports varient entre 33 et 170 kg d'azote par hectare et par an selon les zones (Bakker et Berendse, 1999) et, en Angleterre, les apports sont en moyenne de 26 kg par hectare et par an sur les

landes des hautes terres (Kirkham, 2001). Ces flux peuvent contribuer à des phénomènes d'invasion de certains milieux par des plantes nitrophiles ou à une forte augmentation de la croissance des arbres, phénomène qui peut fragiliser les forêts face à de fortes tempêtes.

De même, on peut s'interroger sur les effets sur les écosystèmes d'autres apports chimiques chroniques – métaux lourds, pesticides et autres polluants organiques persistants – que l'on peut désormais détecter dans l'atmosphère et dans les eaux de pluie et qui peuvent donc agir loin de leurs lieux d'émission. Ainsi, les détergents, que l'on trouve présents dans les aérosols marins en Méditerranée, sont soupçonnés de contribuer au dépérissement des arbres du littoral (Stammiti et Garrec, 1993).

Pour en venir maintenant aux changements climatiques – dont les prémisses se manifestent déjà, en particulier à travers l'avancement des dates de ponte ou des modifications des comportements migratoires des oiseaux (Blondel, 2004) –, quatre constats baseront notre réflexion :

- les valeurs de réchauffement annoncées dans le dernier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC, 2007) – de l'ordre de 2 à 6 degrés en un siècle – sont sans commune mesure avec celles observées depuis 2000 ans (Moberg *et al.*, 2005) et la rapidité de ces évolutions semble très supérieure aux vitesses de réchauffement qui ont marqué la fin de la dernière période glaciaire : à partir de l'étude des pollens, David *et al.* (2003) évaluent en effet à environ 4 degrés – soit moins de 0,1 degré par siècle – la remontée des températures moyennes en Europe de l'Ouest dans la période de fort réchauffement entre – 12 000 et – 6 000 ans. Il faut cependant noter qu'une analyse fine des glaces du Groenland depuis 400 000 ans a révélé que des variations beaucoup plus amples et brutales de la température – plusieurs degrés en quelques décennies – s'étaient produites à plusieurs reprises au cours des périodes glaciaires (Labeyrie *et al.*, 2004) ;
- quelles que soient la responsabilité de l'homme dans cette évolution et les mesures qui pourront être prises, le réchauffement va, du fait de la longue durée de vie des molécules de CO₂ dans l'atmosphère – environ un siècle –, se poursuivre au-delà du XXI^e siècle avant, éventuellement, de se stabiliser ;
- les évolutions de la température et de la pluviométrie ne seront pas homogènes

sur la planète et se traduiront par une mosaïque de situations, en particulier dans la zone intertropicale, qui verra à la fois le développement de zones plus sèches (une grande partie de l'Amazonie, l'Afrique de l'Ouest) et de zones plus humides (la majorité de l'Asie du Sud-Est). En outre, au-delà de ces évolutions moyennes des paramètres, l'augmentation de la fréquence et de l'ampleur des phénomènes extrêmes (tempêtes, sécheresses...) pourrait également caractériser ces changements globaux. Or, l'impact de ces phénomènes extrêmes « ponctuels » sur la biodiversité peut se révéler beaucoup plus important que celui de l'évolution des paramètres moyens : le réchauffement pendant quelques semaines des eaux profondes de Méditerranée au cours de l'été 1999 a entraîné des mortalités massives d'invertébrés fixés comme les gorgones, même si la température moyenne annuelle n'avait pas été exceptionnelle (Laubier *et al.*, 2004) ;

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

Par rapport à ces évolutions, que peut-on dire des capacités d'adaptation de la biodiversité ? Pour examiner cette question, il convient de distinguer différents niveaux de réponse, qui se différencient à la fois par la rapidité et par l'ampleur possible de l'adaptation qu'ils permettent (figure 4).

L'adaptation individuelle

Le premier niveau est celui des capacités d'adaptation individuelles, qui peuvent elles-mêmes se décomposer en deux processus distincts. L'adaptation physiologique tout d'abord, qui permet à une espèce animale ou végétale de vivre dans une certaine plage de variation des paramètres environnementaux, moyennant éventuellement des adaptations morphologiques ou anatomiques progressives. On a montré par exemple, en étudiant les feuilles des mêmes arbres pendant des périodes longues, qu'une réduction progressive de la densité des stomates pouvait s'opérer en réponse à l'augmentation de la teneur en dioxyde de carbone de l'atmosphère (Wagner *et al.*, 1996). L'adaptation écoéthologique ensuite, qui

verra les espèces rechercher un milieu plus favorable, soit en changeant de mode de vie (par exemple en passant d'une vie diurne à une vie nocturne ou, pour les plantes, en modifiant les périodes de floraison ou de fructification), soit, pour les espèces animales, en migrant. On dispose par exemple de chroniques longues des périodes de vendanges, qui montrent une avancée de près d'un mois depuis 50 ans dans la région de Châteauneuf-du-Pape (Ganichot, 2002).

Ces processus permettent *a priori* une adaptation relativement rapide ; en revanche, en ce qui concerne l'ampleur possible de cette adaptation, nous sommes amenés à souligner la faiblesse de nos connaissances et de nos capacités prédictives.

En effet, pour des raisons techniques et méthodologiques, les études de physiologie, d'écophysiologie, de pathologie ont souvent été réalisées dans des conditions simplifiées (individus isolés, variation d'un seul facteur de l'environnement) et sur un nombre restreint d'espèces, modèles de laboratoire ou souches animales domestiquées. En outre, pour affiner l'analyse, ces processus ont souvent été étudiés à des niveaux d'organisation plus simples – organe, cellules en culture, voire gènes isolés – sans que les questions d'intégration au niveau de « l'organisme entier » ne soient élucidées. À titre d'exemple, les

cellules en culture d'une espèce animale donnée sont souvent sensibles à de nombreux virus auxquels l'espèce est totalement résistante. Il en résulte que, plus de deux siècles après la création du terme « biologie » par Lamarck – en 1802 –, les modalités de réponse de la plupart des espèces à des variations de leur environnement, et notamment les limites de cette capacité adaptative, sont relativement mal connues (Le Maho, 2002).

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

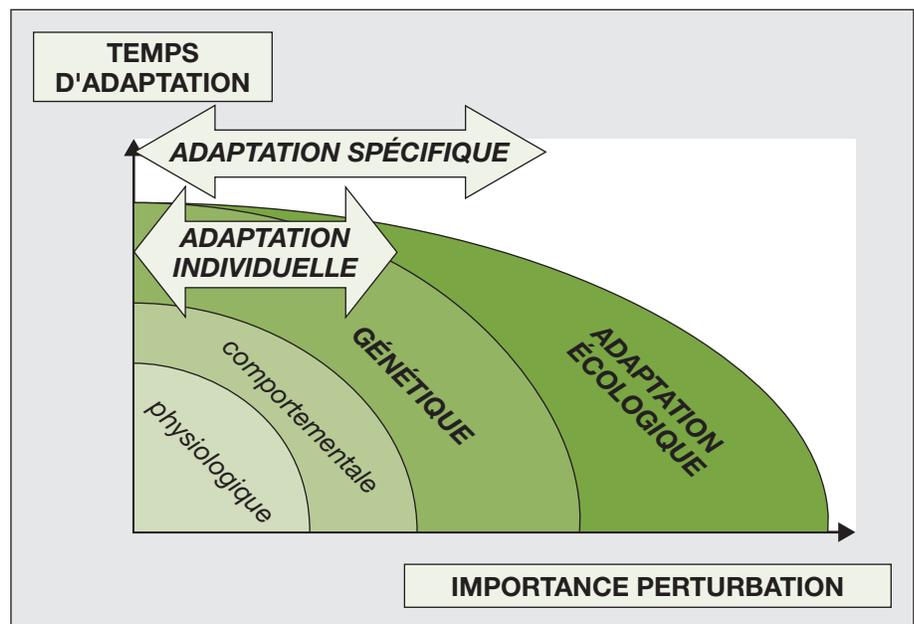


Figure 4. Représentation schématique des différentes capacités d'adaptation de la biodiversité en fonction de l'importance des modifications de l'environnement.

Figure 4. Diagram of the various adaptation modes of biodiversity (physiological, behavioural, genetic and ecological) according magnitude of perturbations and duration of the adaptation process.

des modifications complexes de la chaîne trophique pouvant favoriser, au moins temporairement, les espèces d'eaux froides (Gerdeaux, 2004). Autre exemple, l'augmentation de la vitesse de croissance des arbres avec l'augmentation de la teneur de l'atmosphère en gaz carbonique est attestée par de nombreuses études expérimentales en milieu contrôlé et devrait donc conduire à augmenter la capacité des forêts à capter une partie de ces émissions. Cependant, dans les forêts tropicales, le développement concomitant des lianes et autres épiphytes pourrait paradoxalement réduire l'importance de la biomasse aérienne en déclenchant plus fréquemment des phénomènes de chablis (Granados et Körner, 2002).

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

L'adaptation génétique

Le deuxième niveau, qui pourra intervenir pour des perturbations plus importantes et suppléer les limites des capacités d'adaptation individuelle, est celui de l'adaptation génétique, par les mécanismes de la sélection darwinienne. Sans nier l'importance de ce potentiel, qui s'est exprimé tout au long de l'histoire du

vivant, nous soulignerons plusieurs points qui incitent à ne pas le surestimer pour les décennies à venir.

Le premier est l'inégalité des potentiels d'adaptation entre les espèces. Les espèces à forte fécondité et à faible durée de vie, comme la plupart des invertébrés ou les espèces végétales à cycle annuel, pourront réaliser en un siècle un grand nombre de générations et soumettre à la sélection naturelle un nombre considérable de génotypes inédits, issus de la recombinaison sexuée. En revanche, les espèces longévives, comme les grands mammifères ou les arbres, ne produiront en un siècle que quelques dizaines à quelques centaines d'individus, dont une fraction importante ne pourra être éliminée sans compromettre l'avenir de l'espèce. Par exemple, l'adaptation des chenilles au réchauffement climatique peut se faire plus rapidement que celle des oiseaux qui s'en nourrissent : cela peut conduire à un décalage progressif entre la période d'émergence des chenilles et la naissance des oisillons, préjudiciable à ces derniers (Blondel, 2004). Ces différences de réponses adaptatives peuvent parfois concerner des espèces voisines : ainsi, en Grande-Bretagne, les tritons ont avancé leur date de reproduction alors que les grenouilles ne l'ont pas fait. Résultat : la prédation des têtards de grenouilles par les tritons a considérablement augmenté (Abbadie et Lateltin, 2004).

La seconde limite est liée à l'interaction entre les espèces de la biocénose, elles aussi soumises à la sélection naturelle. Une modification des traits de vie, croissance, régime alimentaire, précocité sexuelle... d'une espèce peut en effet modifier sa niche au sein de la biocénose de manière défavorable et limiter de fait ses capacités d'adaptation. Ainsi, la réduction de la taille et de l'âge à la maturation sexuelle des poissons soumis à une pêche sélective intensive peut modifier leur place dans le réseau trophique et augmenter leur vulnérabilité à la prédation (Côté et Finney, 2006). Un autre aspect de ces interactions entre espèces est celui des multiples relations de dépendance – symbiose, commensalisme – pouvant associer des espèces et conditionner leur survie. On peut citer les flores digestives originales de très nombreux animaux, les algues symbiotiques des coraux, les champignons et bactéries associées aux racines des plantes et qui leur permettent de puiser les éléments minéraux du sol ou de l'atmosphère, les insectes pollinisateurs parfois indispensables à la reproduction de certaines plantes... De ce fait, il faudra

que puisse se produire une coévolution de ces associations pour que les espèces concernées puissent se maintenir.

L'adaptation écologique

Le troisième niveau d'adaptation est celui des successions écologiques, à savoir le remplacement plus ou moins brutal d'une biocénose par une autre, plus adaptée, à travers la disparition de certaines espèces et le développement d'autres, déjà présentes ou colonisant le milieu. Il ne fait aucun doute que ces successions écologiques confèrent à la biodiversité une capacité d'adaptation quasi illimitée et peut être plus rapide que celle liée à l'adaptation génétique des espèces. L'observation de formes vivantes dans les milieux les plus extrêmes – fond des océans, milieux hypersalins, glaces polaires, sources chaudes – est là pour nous en convaincre. La question n'est donc pas : « La biodiversité pourra-t-elle s'adapter ? », mais « Les écosystèmes qui se mettront en place seront-ils favorables à la vie humaine ? ». Le basculement rapide du Sahara, il y a environ 6 000 ans, d'un écosystème de type savane abritant des activités pastorales – comme en témoignent les fresques du Tassili – à un écosystème désertique riche en espèces présentant des adaptations remarquables à ce nouvel environnement mais peu propice à la vie humaine, est un exemple de ces successions écologiques défavorables qui pourront advenir (Jousaume, 2000). Un autre exemple est l'évolution que nous avons évoquée des écosystèmes océaniques surexploités vers des réseaux trophiques simplifiés, avec développement des populations de méduses et réduction de la taille et de l'abondance des poissons (Pauly, 1995).

En résumé de ce développement sur les conséquences du changement climatique, on est amené à constater les nombreuses lacunes de notre compréhension des capacités et des modalités d'adaptation de la biodiversité, face à des perturbations qui s'annoncent majeures. Cela peut conduire à des visions très contrastées, allant d'une croyance forte dans la résilience de la biodiversité à des visions beaucoup plus sombres. Ainsi, une étude récente (Thomas *et al.*, 2004a) prenant en compte la réduction des habitats et les capacités d'adaptation des espèces a estimé que l'extinction pourrait affecter d'ici 2050, selon les scénarios climatiques, entre 15 et 37 % des espèces pour des groupes comme les papillons, les vertébrés et les plantes terrestres. Thomas *et al.* (2004b) considèrent en outre, en se

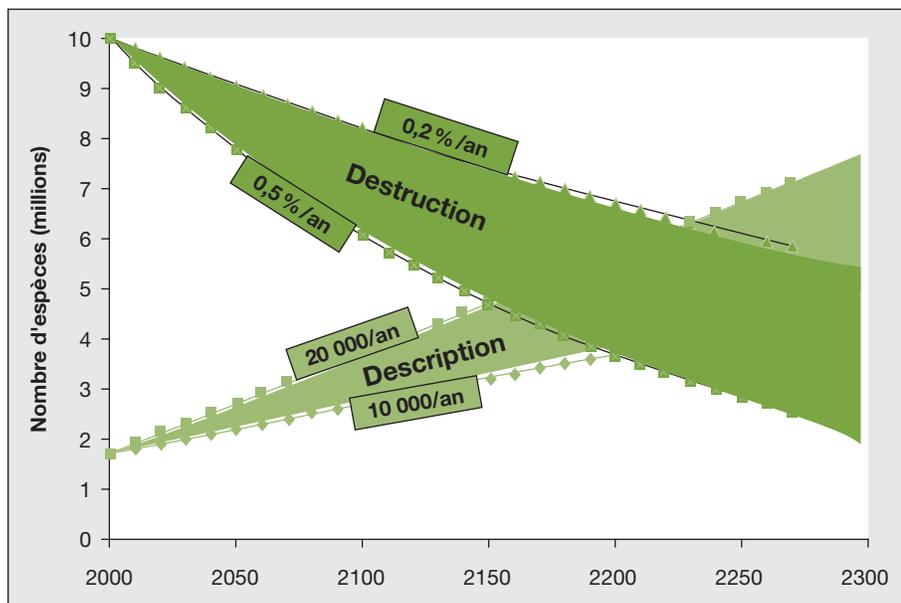


Figure 5. L'enjeu de la préservation de la biodiversité.

Figure 5. The challenge of biodiversity conservation.

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

basant sur des données collectées en Grande-Bretagne au cours des dernières décennies, que l'hypothèse d'une plus grande résistance des insectes à ces phénomènes, comparativement aux plantes et aux oiseaux, ne peut être retenue.

Conclusion

Le « nouveau regard » sur la diversité du vivant que nous avons présenté intègre en fait deux prises de conscience, à la fois distinctes et complémentaires, vis-à-vis des relations de l'homme et de la nature. La première est celle d'une méconnaissance profonde et durable d'une nature qui nous semblait familière mais dont la structure et le fonctionnement ne sont perçus de fait que d'une manière très partielle et, sans doute, biaisée, comme nous l'avons montré dans le cas des micro-organismes. La seconde est celle du rôle désormais prédominant de l'homme, à travers l'ensemble de ces actions, dans l'évolution de cette diversité du vivant en tous points de notre planète. L'homme, de fait, agit et agit dans l'inconnu et ses actions conduisent aujourd'hui à une érosion particulièrement rapide de la biodiversité.

Ce double constat, illustré par la figure 5, rend caduque une vision linéaire conditionnant l'action à l'élaboration préalable de connaissances objectives et nous mène à promouvoir la notion de « spirale d'apprentissage » (Chevassus-au-Louis et al., 2004), dans laquelle les trois aspects de description, de compréhension et de gestion se développent simultanément et progressent de manière interactive.

Dans cette conception, les questions « Que savons-nous ? » et « Que voulons-nous ? » sont donc fortement imbriquées, d'où la nécessité impérieuse d'impliquer l'ensemble des acteurs dans cette démarche. « Socialiser » la biodiversité plutôt que de la sacraliser, c'est le pari – pascalien par certains aspects – de ce nouveau regard. ■

Références

Abbadie L, Lateltin E. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et changements globaux. In : Chevassus-au-Louis 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/biodiversite.pdf.

Arrhenius O. Species and area. *J Ecol* 1921 ; 9 : 95-9.

Audouin-Rouzeau F, Vigne JD. La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paleobiologie* 1994 ; 13 : 125-45.

Bakker JP, Berendse F. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends Ecol Evol* 1999 ; 14 : 63-8.

Barbault R. *Des baleines, des bactéries et des hommes*. Paris : éditions Odile Jacob, 1994.

Beaucournu JC. A propos du vecteur de la peste en Europe occidentale au cours de la deuxième pandémie. *Bull Soc Fr Parasitol* 1995 ; 13 : 233-52.

Beauvais ML, Coléno A, Jourdan H. *Les espèces envahissantes dans l'archipel néocalédonien*. Paris : IRD éditions, 2006.

Blondel J. *Impact du réchauffement climatique sur les oiseaux : ajustements phénotypiques ou réponses adaptatives*. Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004. [Disponible sur www.gis-ifb.org].

Buddemeier RW, Gattuso JP. Les coraux hissent le drapeau blanc. *Les dossiers de La Recherche* 2004 ; 17 : 62-7.

Butchard SHM, Stattersfield AJ, Bennum LA, et al. Measuring global trends in the status of biodiversity : red list indices for birds. *PLoS Biol* 2004 ; 2 : 1-11.

Callou C. De la garenne au clapier. Étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle* 2003 ; (189) : 358 p.

Carlton JT, Geller JB. Ecological roulette : the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 1993 ; 261 : 78-82.

Carlson R. *Silent Spring. 1962. (édition française « Le Printemps silencieux »)*. Paris : Le Livre de Poche, 1968.

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-au-Louis 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/biodiversite.pdf.

Chevassus-au-Louis B. La biodiversité : un nouveau regard sur la diversité du vivant. I. Immensité et complexité. *Cah Agric* 2007 ; 16 : 219-28.

Chevassus-au-Louis B. La biodiversité : un nouveau regard sur la diversité du vivant. II. Stabilité et Utilité. *Cah Agric* 2008 ; 17 : 51-7.

Clarke B, Murray J, Johnson MS. The extinction of endemic species by a program of biological control. *Pac Sci* 1984 ; 38 : 97-104.

Cochet G. *La moule perlière – Histoire d'une sauvegarde*. Nohanent : éditions CATICHE, 2004.

Coote T, Loève E. From 61 species to five : endemic tree snails of the Society Islands fall prey to an ill-judged biological control programme. *Oryx* 2003 ; 37 : 91-6.

Côté F, Finney J. *Les zones de protection marines : un outil essentiel pour la gestion des pêches*. Rapport PRB 06-16F. Ottawa : Service d'information et de recherche parlementaire du Canada, 2006. [Téléchargeable depuis www.parl.gc.ca/].

Courtilot V. La dynamique du globe contrôle t'elle l'évolution des espèces? In : *Qu'est-ce que la vie?* Université de tous les savoirs, vol. I. Paris : éditions Odile Jacob, 2000.

Crasquin S. Quand la vie faillit disparaître. *Recherche* 2007 ; 409 : 31-5.

- Cury P, Morand S. Biodiversité marine et changements globaux : une dynamique d'interactions où l'humain est partie prenante. In : Chevassus-au-Louis B, Barbault R, eds. *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions ADFP ; ministère des Affaires étrangères, 2004. www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/biodiversite.pdf.
- David BAS, Brewer S, Stevenson AC, Guiot J. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Sci Rev* 2003 ; 22 : 1701-16.
- Devine JA, Baker KD, Haedrich RL. Fisheries : Deep-sea fishes qualify as endangered. *Nature* 2006 ; 439 : 29.
- De Wever P. Le passé nous tend des pièges. *Les dossiers de La Recherche* 2007 ; 28 : 84-7.
- Dorst J. *Avant que Nature meurt*. Paris : Editions Delachaux et Niestlé, 1965.
- Footo M. Inferring temporal patterns of preservation, origination, and extinction from taxonomic survivorship analysis. *Paleobiology* 2001 ; 27 : 602-30.
- Ganichot B. *Évolution de la date des vendanges dans les Côtes du Rhône méridionales*. Actes des 6^e rencontres rhodaniennes, Institut Rhodanien, Orange, 2002.
- Genot JC, Barbault R. Quelle politique de conservation ? In : Chevassus-au-Louis B, Barbault R, eds. *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions ADFP ; ministère des Affaires étrangères, 2004. www.adpf.asso.fr/adpf-publi/folio/textes/biodiversite.pdf.
- Gerdeaux D. *Impacts des changements globaux sur les communautés lacustres et le fonctionnement des lacs*. Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004. [Disponible sur www.gis-iffb.org].
- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC). Résumé à l'intention des décideurs. In : *Bilan 2007 des changements climatiques : les bases scientifiques physiques*. Contribution du Groupe de travail I au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Cambridge (United Kingdom) : Cambridge University Press, 2007. www.ipcc.ch.
- Granados J, Korner C. In deep shade elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Glob Change Biol* 2002 ; 8 : 1109-17.
- Griffin D, Kellog C, Garrison V, Shinn E. La mondialisation des poussières. *Pour la Science* 2003 ; 309 : 80-5.
- Grosholz ED, Ruiz GM. Spread and potential impact of the recently introduced European green crab, *Carcinus maenas*, in central California. *Mar Biol* 1995 ; 122 : 239-47.
- Heywood V. Les multiples facettes de la conservation. *Recherche* 2000 ; 333 : 97-101.
- Hubbell SP. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton (New Jersey) : Princeton University Press, 2001.
- Hughes JB, Daily GC, Ehrlich PR. Population diversity : its extent and extinction. *Science* 1997 ; 278 : 689-92.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, et al. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 2001 ; 293 : 629-38.
- Janvier P. D'une extinction à l'autre. *Recherche* 2000 ; 333 : 52-6.
- Joussaume S. Climats et paysages de l'ère préhistorique. In : *Qu'est-ce que la vie?* Université de tous les savoirs, vol. I. Paris : éditions Odile Jacob, 2000.
- Kirkham FW. Nitrogen uptake and nutrient limitation in six hill moorland species in relation to atmospheric nitrogen deposition in England and Wales. *J Ecol* 2001 ; 89 : 1041-53.
- Labeyrie L, Jouzel J, Lévi C, Cortijo E. Changements abrupts dans un monde glaciaire. *CR Geoscience* 2004 ; 336 : 721-32.
- Laubier L, Perez T, Lejeune C, et al. *Changement global et vulnérabilité des écosystèmes marins côtiers. Le cas de la Méditerranée nord-occidentale*. Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004. [Disponible sur www.gis-iffb.org].
- Laurent PJ. Crayfish introductions into France and in the world, history and consequences. *Bul Fr Pêche Piscic* 1997 ; (344-345) : 345-56.
- Le Maho Y. Nature and function. *Nature* 2002 ; 416 : 21.
- Le Maho Y. Le suivi des animaux dans la nature. In : Lega JM, Barbault R, eds. *La révolution technologique en écologie*. Paris : éditions Masson, 1995.
- Lévêque C. Quand les espèces deviennent envahissantes. *Les dossiers de La Recherche* 2007 ; 28 : 14-9.
- Lévêque C. L'histoire des milieux modèle les espèces. *Recherche* 2000 ; 333 : 57.
- Lombard A, Cabanes C, Cazanave A, Rémy F. 2,8 millimètres par an. *Les dossiers de La Recherche* 2004 ; 17 : 46-51.
- Mac Arthur RH, Wilson EO. *The theory of island biogeography*. Princeton (New Jersey) : Princeton University Press, 1967.
- Mac Garvin M. La pêche : des captures à la prise de conscience. In : *Signaux précoces et leçons tardives : le principe de précaution 1896-2000*. Rapport de l'Agence européenne de l'Environnement, traduction française de l'IFEN. Orléans : Institut français de l'environnement (IFEN), 2004. www.ifen.fr.
- May RM, Lawton JH, Stork NE. Assessing extinction rate. In : *Extinction rates*. Oxford : Oxford University Press, 1995.
- Mazeaud F. La Société nationale d'acclimatation et le saumon californien au 19^e siècle. *Saumons* 1981 ; 35 : 3-6.
- Mc Kinney ML. Extinction vulnerability and selectivity : combining ecological and paleontological views. *Annu Rev Ecol Syst* 1997 ; 28 : 495-516.
- Medail F. *Changement global et invasions biologiques causées par les végétaux terrestres en région méditerranéenne*. Actes des deuxièmes journées de l'Institut français de la biodiversité, Marseille, juin 2004. [Disponible sur www.gis-iffb.org].
- Moberg A, Sonechkin DM, Holmgren K, Datsenko NM, Karlen W. Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data. *Nature* 2005 ; 433 : 613-7.
- Olivieri I, Vitalis R. La biologie des extinctions. *Med Sci (Paris)* 2001 ; 17 : 63-9.
- Pascal M, Boujard T. Essai de typologie de quelques paramètres démographiques et morphologiques de la fraction colonisatrice d'une population de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris scherman* Shaw). *Rev Ecol (Terre Vie)* 1987 ; 42 : 357-76.
- Pascal M, Lorvelec O, Vigne JD. Holocene turnover of the French vertebrate fauna. *Biol Invasions* 2005 ; 7 : 99-106.
- Pauly D. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends Ecol Evol* 1995 ; 10 : 430.
- Pauly D, Christensen V, Guenette G, et al. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 2002 ; 418 : 689-94.
- Pimm S, Raven P, Peterson A, Sekercioglu CH, Ehrlich PR. Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006 ; 103 : 10941-6.
- Raup DM. A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology* 1991 ; 11 : 37-48.
- Regan HM, Lupia RL, Drinnman AN, Burgman MA. The Currency and Tempo of Extinction. *Am Nat* 2001 ; 157 : 1-10.
- Rosenzweig ML. La biodiversité en équation. *Les Dossiers de La Recherche* 2007 ; 28 : 20-4.
- Rosenzweig ML. The four questions : What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evol Ecol Res* 2001 ; 3 : 361-7.
- Sax DF, Gaines SD, Brown JH. Species invasions exceed extinctions on islands worldwide : a comparative study of plants and birds. *Am Nat* 2002 ; 160 : 766-83.
- Sax DF, Gaines SD. Species diversity : from global decreases to local increases. *Trends Ecol Evol* 2003 ; 18 : 561-6.
- Stammiti L, Garrec JP. Arbres du littoral, arbres en peril? *Le Courrier de l'Environnement* 1993 ; 20 : 49-58 ; [Téléchargeable depuis www.inra.fr/dpenv/].
- Stanley SM. *Macroevolution*. New York : WH Freeman, 1979.
- Teysnière A. Vers une sixième grande crise d'extinction? In : Chevassus-au-Louis B, Barbault R, eds. *Biodiversité et changements globaux. Enjeux de société et défis pour la recherche*. Paris : éditions ADFP ; ministère des Affaires étrangères, 2004.
- Thibault M. Éléments de la problématique du saumon Atlantique en France. In : Thibault M, Billard R, eds. *Restauration des rivières à saumons*. Paris : Inra éditions, 1987.
- Thibault M, Guirrec H, Huet G, et al. Le saumon Atlantique en Bretagne. Situation actuelle et perspectives. In : Thibault M, Billard R, eds. *Restauration des rivières à saumons*. Paris : Inra éditions, 1987.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, et al. Extinction risk from climate change. *Nature* 2004 ; 427 : 145-8.
- Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, et al. Comparative losses of british butterflies, birds and plants and the global extinction crisis. *Science* 2004 ; 303 : 1879-81.
- Tyrberg T. Les oiseaux perdus d'Océanie. *Recherche* 2000 ; 333 : 24-7.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 1997 ; 277 : 494-9.
- Wagner F, Below R, DeKlerk P, et al. A natural experiment on plant acclimation : lifetime stomatal frequency response of an individual tree to annual atmospheric CO₂ increase. *Proc Natl Acad Sci USA* 1996 ; 93 : 11705-8.
- Watson HC. *Cybele Britannica*. London : sn, 1859.
- Watson R, Pauly D. Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature* 2001 ; 414 : 534-6.
- Williamson M, Fitter A. The characters of successful invaders. *Biol Conserv* 1996 ; 78 : 163-70.