



la biodiversité : un concept flou ou une réalité scientifique ?

Hervé Le Guyader

UMR 7138, Systématique, adaptation, évolution
 Université Pierre et Marie Curie, bat. A, 4^e étage, case 5
 7 quai Saint-Bernard, 75252 Paris cedex 05

Herve.Le_Guyader@UPMC.fr

« Biodiversité » sonne maintenant comme un mot usuel, facile à utiliser, plein de sens pour tout un chacun, quel que soit son âge ou sa culture, bref, un mot simple, qui permet de parler de manière non équivoque de l'ensemble de la « diversité biologique ». On l'utilise *a priori* sans problèmes dans les écoles, les journaux...

Pourtant, à bien y regarder, les choses ne sont pas si simples ; parle-t-on réellement de la même chose quand on s'intéresse à la biodiversité de pommiers, à celle d'un bocage normand, ou encore à celle de l'Amazonie ou de la Nouvelle-Guinée ? Et qu'en est-il quand on parle de la biodiversité dans le cadre du réchauffement climatique ? Un tel changement d'échelle n'obscurcit-il pas la perception des choses ?

Pourquoi un terme si simple a-t-il mis tant de temps à apparaître ? Est-ce que réellement les naturalistes, tel Monsieur Jourdain, étudiaient la biodiversité sans le savoir, ou bien y a-t-il quelque chose de plus secret à décoder ? La réponse est sans doute à chercher dans l'ombre du concept.

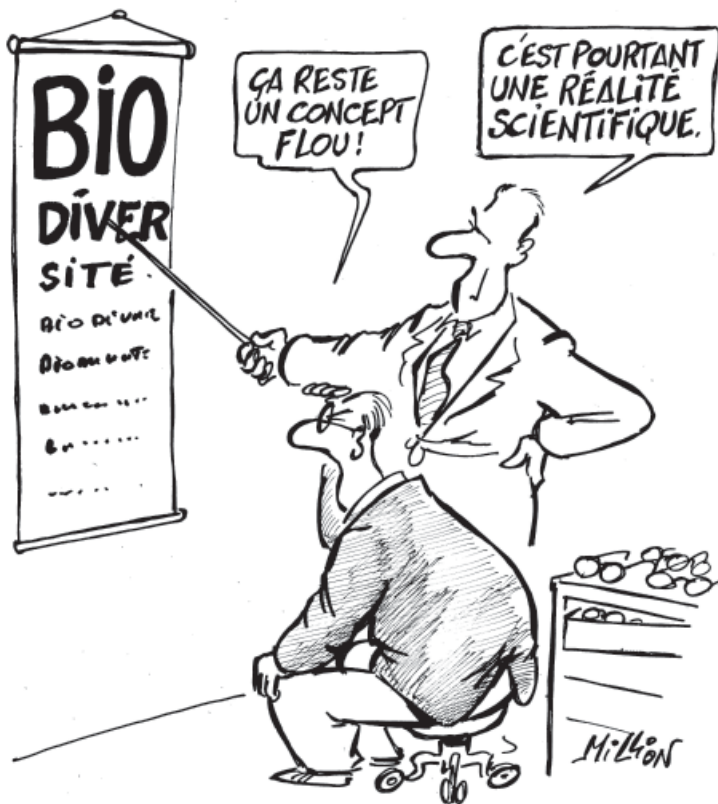
Ce que cache la définition de la biodiversité

Thomas E. Lovejoy – un spécialiste de l'Amazonie – semble être le premier à avoir utilisé, en 1980, le terme de « diversité biologique », devenu « biodiversité » par un raccourci, certes plus facile en anglais (biological diversity = biodiversity), forgé par Walter G. Rosen en 1985¹. En 1988, la XVIII^e assemblée générale de l'Union internationale de conservation de la nature (UICN, aujourd'hui Union mondiale pour la nature) se tient au Costa Rica. Une définition de la biodiversité y est explicitée : « La diversité biologique, ou biodiversité, est la variété et la variabilité de tous les organismes vivants. Ceci inclut la variabilité génétique à l'intérieur des espèces et de leurs populations, la variabilité des espèces et de leurs formes de vie, la diversité des complexes d'espèces associées et de leurs interactions, et celle des processus écologiques qu'ils influencent ou dont ils sont les acteurs [dite diversité écosystémique] ». Edward O. Wilson (1988), en faisant le compte rendu de cette assemblée, utilise pour la première fois le terme dans une publication scientifique.

Dans une définition plus récente, Edward O. Wilson (2000) laisse entrevoir les difficultés de ce concept : « La biodiversité est la diversité de toutes les formes du vivant. Pour un scientifique, c'est toute la variété du vivant étudiée à trois niveaux : les écosystèmes, les espèces qui composent les écosystèmes et, enfin, les gènes que l'on trouve dans chaque espèce ».

Sans entrer dans une polémique, on peut être étonné de la formulation de Wilson. « Pour un scientifique » et « enfin les gènes » sont deux occurrences qui pourraient permettre d'entendre subjectivement

1. Et ceci, lors de la préparation du National Forum on Biological Diversity (Washington D.C., 1986).



une certaine réticence de Wilson à populariser le concept, même si ce n'est vraisemblablement pas ici son idée avouée. « Pour un scientifique... » en dit long : cela sous-entend bien qu'il n'y a pas que les scientifiques à en parler, et que, peut-être, les « non-scientifiques » ont été les premiers à l'utiliser. Quant à « enfin les gènes... », l'expression paraît dénoter une lassitude devant une telle énumération.

Ainsi la biodiversité se trouvera définie à trois niveaux. Si on les prend d'un point de vue historique et non d'un point de vue systémique, ils apparaissent aisément.

Le niveau des espèces

C'est peut-être le niveau le plus facile à appréhender, le niveau cher au naturaliste que l'on imagine arrivant, au XVIII^e siècle, en Afrique, Océanie, Asie du Sud-est... et qui découvre de manière immédiate des végétaux et des animaux inconnus. Il commence donc à décrire des espèces. Un tel travail se poursuit encore de nos jours, avec, parmi ces descriptions, un taux important d'espèces nouvelles qui, pour beaucoup d'entre elles, ne sont pas connues du grand public.

Singulièrement, au début des années 1980, donc de manière contemporaine à l'émergence du concept de biodiversité, un élément important va bouleverser ce que d'aucuns appelaient le « train-train » du naturaliste. Soudain, on se rend compte que l'ordre de grandeur de la biodiversité en termes de nombre d'espèces est bien plus important que ce que l'on soupçonnait jusque là. Ce sont surtout les expériences de « fogging » sur la canopée amazonienne qui vont servir de déclencheur. En 1982, Terry Erwin asperge (après autorisation) un arbre isolé de la forêt amazonienne avec un brouillard contenant un insecticide violent qui tue de manière instantanée les arthropodes (surtout des insectes, mais aussi des araignées et des mille-pattes). Il récupère les organismes sous l'arbre, les trie et les classe (Erwin, 1982). Le nombre atteint est inattendu. En grandeur relative, le nombre d'insectes trouvé sur un seul arbre de la forêt amazonienne est du même ordre de grandeur que celui de l'ensemble des espèces d'insectes connus pour tout le continent nord-américain. Après une telle expérience, les extrapolations faites à partir du nombre d'espèces décrites (de l'ordre de 1,8 million) change du tout ou tout : on parle de 10, 50, voire 100 millions d'espèces !

Le constat est alors édifiant. Tout d'abord, le rêve des naturalistes – décrire exhaustivement l'ensemble des espèces, les répertorier et les classer – s'éloigne. Ensuite, le désaccord sur l'ordre de grandeur indique que l'on est bien incapable de quantifier le nombre d'espèces (May, 1988 ; 1990). Enfin, étudier la « biodiversité spécifique » nécessite une toute autre force de frappe que celle de quelques naturalistes isolés réalisant, sans trop de moyens, des missions de courte durée dans des environnements riches, étant donné qu'au-delà du nombre, on se rend compte que la majorité des espèces vivent dans les régions tropicales et équatoriales, les récifs coralliens étant l'équivalent marin de la canopée équatoriale.

En guise de corollaire, on arrive à un nouveau constat inquiétant : les régions les plus riches en espèces se trouvent également être les plus pauvres, économiquement parlant. Ce sont donc les plus polluées et celles qui voient leur environnement le plus menacé (déforestation, pêche à la dynamite, etc.). Cela

signifie qu'au moment où l'on découvre l'étendue de la biodiversité spécifique, il faut se pencher activement sur sa protection.

Le niveau des écosystèmes

Deux éléments d'ordres très différents obligent à considérer le niveau écosystémique. Tout d'abord, c'est le niveau de structuration indispensable pour comprendre les relations fonctionnelles entre organismes vivants ; actuellement, compte tenu d'une seule liste d'espèces (déterminée comme ci-dessus), on est bien incapable de reconstruire l'écosystème auquel celles-ci appartiennent. En d'autres termes, les deux niveaux de description sont nécessaires si l'on veut avoir l'ensemble de l'information.

D'autre part, pour protéger une espèce menacée (par exemple un oiseau, un mammifère, un arbre), il est plus habile de ne pas se focaliser sur elle, mais de protéger l'écosystème auquel elle appartient. Ainsi, on sait que les tourbières, et plus généralement les marais et les zones humides, apparaissent comme des lieux de passage et de repos pour les oiseaux migrateurs ; les protéger a pour conséquence la protection de ces oiseaux. De même, des animaux dont le territoire est vaste, ou la migration importante, ne peuvent survivre que si les écosystèmes correspondants, et la surface adéquate, restent intacts. Les grands mammifères africains, les tigres en Inde, en représentent de bons exemples. Pour protéger les espèces, il convient de protéger leurs associations. C'est surtout la biologie de la conservation qui a fait émerger ces considérations (Lévêque et Mounolou, 2001).

Le niveau des gènes

Pourquoi les gènes ? On peut réellement se poser la question. À la réflexion, on peut trouver trois raisons à cela. Tout d'abord, d'un point de vue conceptuel, on sait (par la génétique des populations) que la variabilité intraspécifique est une donnée importante pour quantifier la « santé » d'une espèce. En effet, depuis Charles Darwin, on sait que cette variabilité est l'une des sources de la réponse des populations et espèces aux variations de l'environnement. C'est elle qui donne prise à la sélection naturelle, avec pour corollaires, une stabilité dans un environnement invariant et une nouvelle adaptation dans un environnement changeant. C'est pourquoi, pour une espèce donnée, on assimile une forte variabilité intra spécifique à une grande probabilité de présenter les potentialités génétiques indispensables pour répondre à une variation de l'environnement. En d'autres termes, il ne peut y avoir évolution s'il n'y a pas de variabilité. C'est ainsi qu'en 1966, Hubby et Lewontin écrivaient²: « Une pierre angulaire de la théorie de l'évolution par changement graduel est que le taux d'évolution est absolument limité par le degré de variation génétique dans la population en évolution. [...] il est clair que le changement génétique causé par la sélection naturelle présuppose des différences génétiques déjà existantes, sur lesquelles la sélection naturelle opère. En un sens, la description de la variation génétique dans une population est une donnée fondamentale des études de biologie évolutive et elle est nécessaire pour expliquer l'origine et le maintien de cette variation et pour en prédire les conséquences évolutives. »

Quand on parle d'environnement, il ne faut bien sûr pas oublier les autres espèces, en particulier celles avec lesquelles il y a interaction. Cette interaction peut être soit antagoniste (entre proie et prédateur, hôte et parasite,...) soit mutualiste (entre plante et pollinisateur, hôte et symbionte, *etc.*). Deux espèces en interaction exercent des pressions de sélection l'une sur l'autre. Une co-évolution entre une espèce et son parasite ou son prédateur entraînera une meilleure adaptation de l'un (défense immunitaire de l'hôte, course plus rapide de la proie) qui sera compensée par une meilleure adaptation du parasite (augmentation de la virulence) ou du prédateur (augmentation de la vitesse de course). Ainsi, alors que, pour un organisme donné, il paraît y avoir une amélioration de certaines caractéristiques, sa capacité adaptative n'a pas changé. Le nom de « Reine Rouge » a été donné à ce concept, en se référant à la situation du célèbre personnage de Lewis Carroll, Alice. Dans *De l'autre côté du miroir*, Alice voit tout le monde

2. « A cornerstone of the theory of evolution by gradual change is that the rate of evolution is absolutely limited by the amount of genetic variation in the evolving population. [...] it is clear that genetic change caused by natural selection presupposes genetic differences already existing, on which natural selection can operate. In a sense, a description of the genetic variation in a population is the fundamental datum of evolutionary studies; and it is necessary to explain the origin and maintenance of this variation and to predict its evolutionary consequences. » Voir : <http://authors.library.caltech.edu/5456/01/hrst.mit.edu/hrs/evolution/public/papers/hubbylewontin1966/hubbylewontin1966.pdf>



courir, au pays de la Reine Rouge – une reine de jeu d'échecs, et non la Reine de cœur du jeu de cartes d'*Alice au pays des merveilles*, comme on le lit parfois. Au questionnement d'Alice, celle-ci répond : « Ici, vois-tu, tu dois courir de toutes tes forces, juste pour rester à la même place. » Si la place correspond à la situation dans l'écosystème, et la course au processus évolutif, l'analogie se tient (Combes, 1998 ; 2001)³. Pour qu'il y ait course, il faut qu'il y ait variabilité génétique. En d'autres termes, comme c'est le niveau de la population qui est l'élément clé pour l'évolution, connaître – et protéger – cette variabilité est essentielle.

D'autre part, les agronomes peuvent avoir besoin, dans les programmes dits « d'amélioration » des plantes, de gènes issus de souches sauvages, comme des gènes de résistance à des pathogènes, ou des gènes d'adaptation à des conditions particulières, le milieu salé, par exemple. Il s'agit donc ici de protéger des ressources génétiques qui peuvent avoir un intérêt agronomique immédiat⁴ (Chauvet et Olivier, 1993). Ainsi, l'une des quatre téosintes (*Zea diploperennis*) peut être une source de gènes pour le maïs (*Zea mays*) (Benz, 2001) et conserver des tomates sauvages (Bai et Lindhout, 2007) présente un intérêt agronomique certain. Dans ce cas, deux des niveaux de la biodiversité sont utilisés : le gène (par exemple celui de la résistance à un champignon pathogène), lequel existe dans le génome d'un organisme précis (par exemple, une variété de pommier) (Erdin *et al.*, 2006). On fera des croisements avec des organismes proches (par exemple, téosinte et maïs, ou deux variétés de pommier) pour finaliser l'hybride désiré.

Enfin, au-delà de la génétique classique, de tels gènes peuvent maintenant être des « entités moléculaires » que l'on peut introduire par génie génétique dans des espèces très différentes. Bon nombre de gènes jouant un rôle dans la synthèse de molécules actives importantes, en médecine par exemple, pourraient être utilisés pour réaliser des organismes génétiquement modifiés bactériens ou végétaux. La biodiversité est alors considérée comme un gigantesque réservoir de gènes qui pourraient avoir une importance économique considérable. On est ici bien loin du romantisme du naturaliste, et pourtant le même terme est toujours utilisé...

Au vu des objectifs et des résultats du Sommet « Planète Terre » de Rio de 1992⁵, on peut avancer que c'est ce dernier point qui est devenu majeur, l'économique – et donc le politique – prenant le pas sur le scientifique. Les pays du Sud n'étaient plus seulement dépositaires d'animaux ou de végétaux fabuleux ; ils étaient le Graal de ressources génétiques qu'il convient bien sûr de « protéger ».

Écosystèmes, espèces, gènes : des niveaux différents, mais loin d'être indépendants. La complexité du problème apparaît et les zones d'ombre du concept de biodiversité commencent à se profiler...

Les premières difficultés majeures pour un scientifique

Que dire d'un objet scientifique que l'on ne sait pas quantifier ? En ce qui concerne l'étendue de la « biodiversité spécifique », les nombres varient d'un facteur 100 d'un auteur à l'autre, ce qui montre que la vraie réponse est : on ne sait pas la calculer. De plus, décrire la biodiversité dans son ensemble signifie connaître à la fois les écosystèmes, les espèces et les gènes. Autant dire que l'on vient de créer un objet dont il est certain que la totalité de ses composants est inaccessible. Car qui peut affirmer que l'on aura un jour la description de la totalité des gènes de la totalité des espèces existantes ?... Et, d'ailleurs, cela a-t-il réellement un intérêt ?

Ainsi, les trois niveaux de la biodiversité ont été choisis, certes en fonction des connaissances de la biologie, mais également en fonction de finalités affichées, à savoir la biologie de la conservation d'une part, les relations Nord-Sud d'autre part. Ces finalités d'ordre politique et économique ont pris le pas sur les difficultés conceptuelles. Pourra-t-on les surmonter ?

Il est quand même paradoxal de créer un nouveau concept à partir d'entités biologiques qui, comme « espèce » ou « gène », posent depuis longtemps de graves problèmes quant à leurs définitions (Le Guyader, 2001 ; 2002). On peut interpréter ce fait de deux façons : soit c'est une manière de cacher les

3. C. Combes a réalisé une étude sur ce concept.

4. Voir, par exemple, http://www.inra.fr/la_sciences_et_vous/dossiers_scientifiques/biodiversite/questions_de_recherche/ressources_genetiques_et_selection

5. Consulter, par exemple, <http://www.un.org/french/events/rio92/rio-fp.htm>

difficultés, soit c'est la démonstration de l'origine politique, puis de l'introduction forcée de ce concept en biologie.

Il faut insister, dans un premier temps, sur le fait que, conceptuellement, le niveau de l'espèce – celui qui paraît le plus immédiat – ne suffit pas. En effet, comme on l'a déjà dit, une liste d'espèces ne permet pas de définir et de comprendre un écosystème et, d'autre part, si la diversité génétique intraspécifique est indispensable pour connaître l'espèce et ses populations, la description seule du génome – même avec son polymorphisme – ne permet pas de reconstruire le phénotype, c'est-à-dire les organismes qui constituent l'espèce.

En d'autres termes, quitte à insister lourdement, les limites les plus importantes de la biologie moderne, représentant les challenges majeurs de la recherche actuelle, sont intrinsèques à la définition de la biodiversité : si avoir accès aux espèces ne donne pas l'écosystème, avoir accès au génome ne permet pas plus d'avoir accès au phénotype.

De telles lacunes dans les connaissances générales entraînent, en corollaire, d'autres lacunes :
 – sur les écosystèmes : peut-on définir facilement le nombre minimal d'espèces nécessaire pour avoir un écosystème fonctionnel ? La réponse est « non » dans la majorité des cas ;
 – sur les populations : peut-on définir un seuil de polymorphisme au-dessous duquel une population n'est plus viable ? Rien n'est moins sûr et, si quelques cas sont bien étudiés, il est bien difficile de généraliser.

Revenons maintenant, dans un deuxième temps, non sur le pourquoi, mais sur le comment des trois niveaux. Le travail du biologiste se fait, à chacun de ces niveaux, avec des approches et des outils particuliers. Pour les écosystèmes, il s'agit de listes d'espèces, d'études d'espèces en interaction, de flux de matière et d'énergie, de modélisation... Pour les espèces, on dispose d'inventaires, de l' α -taxonomie, de la systématique, de la phylogénie, de codes-barres... Pour les gènes, les approches sont la génomique, la méta génomique, la génétique des populations, l'étude de la structure et évolution des génomes... Autant de sous-disciplines biologiques, autant de spécialités diverses, pour beaucoup à la pointe de la science, qui se trouvent en l'occurrence utilisées en vue d'applications finalisées évidentes.

Ainsi, au flou du concept, on ajoute une multiplicité d'approches et de techniques. C'est en fait l'ensemble de la biologie qui se trouve ici mise à l'œuvre.

Ce que cache la protection de la biodiversité

Dès que l'on parle de biodiversité, les questions les plus immédiates passent outre sa définition – qui, étrangement, semble évidente pour tout un chacun – et sont surtout liées soit à son érosion, soit à sa protection, comme si le message qui était passé sur ce concept difficile était simplement la mise en danger actuelle de cet « objet biologique ».

Le cas particulier des îles

Les îles, c'est bien connu et bien inventorié, favorisent l'endémisme par l'isolement des populations. Les espèces endémiques – végétales ou animales – de Madagascar, de la Nouvelle-Calédonie, d'Hawaï... sont particulièrement bien étudiées, notamment par Keast et Miller (1996). On sait aussi que la majorité des espèces éteintes récemment correspondent à des endémiques des îles. Le dodo de l'île Maurice, les moas de Nouvelle-Zélande en sont sans doute les exemples les plus célèbres. On sait également que les extinctions îliennes (en particulier celles des îles de l'océan Pacifique et de l'océan Indien) n'ont pas attendu les Européens avec tout leur cortège de commensaux (rats, souris...) et de techniques. Dès l'arrivée des premiers hommes, les gros animaux ont été décimés, comme par exemple les moas par les Maoris (Anderson, 2003).

Les îles sont alors présentées comme des écosystèmes fragiles. Est-ce le bon terme ? L'écologie théorique a tout d'abord présenté les îles comme des écosystèmes simples – du moins par comparaison avec ceux des continents proches – mais, ce faisant, doués d'un équilibre fragile (MacArthur et Wilson, 1967 ;



Schoenherr *et al.*, 2003). D'un point de vue évolutif, tout va plus vite sur les îles, et les dynamiques rapides présentent des transitions rapides. Bref, ce n'est pas de la fragilité, mais plutôt une instabilité que l'on doit considérer. De manière plus précise, la notion de « climax » chère aux écologues n'a plus son aura d'autrefois. Le climax, qui désigne l'état final et stable d'une succession écologique, correspond à une vision périmée des choses. En écologie, comme presque partout en biologie, les états stables ne sont que virtuels, les dynamiques étant telles que ceux-ci ne sont que rarement réalisés. En fait, la différence entre une île et le continent proche est moindre que ce que l'on pensait auparavant : certes la diversité spécifique est plus faible, mais l'essentiel réside dans la dynamique, qui y est plus rapide. La conception de l'écosystème change : la vision « sur le continent, on a une stabilité, sur l'île une fragilité » est remplacée par : « nous avons partout des instabilités, mais avec des dynamiques plus ou moins rapides ». Sur les continents, les populations sont de taille importante, ce qui veut dire que l'inertie est grande et que les changements populationnels sont très lents. Plus la taille des populations est faible, plus les changements peuvent se réaliser rapidement. C'est par cette dynamique rapide que les endémiques sont en grand nombre sur les îles ; mais c'est aussi par cette dynamique qu'ils disparaissent vite !

Ainsi, quand on étudie les îles, certes on rend compte des extinctions, mais on oublie qu'il est difficile de mettre en évidence l'apparition de nouvelles espèces. Tout se passe comme si on ne pouvait avoir des informations que sur une seule des composantes.

Le cas des zones anthropisées

Doit-on parler de la même manière des espaces dits « naturels » et des espaces anthropisés ? Tout d'abord, il existe des grandes zones géographiques où tout est anthropisé, en particulier notre pays et,

plus généralement, l'ensemble de l'Europe. Curieusement, tout un chacun y distingue sans état d'âme des endroits où la nature est reine et d'autres marqués par l'empreinte de l'homme (Larrère et Larrère, 1998). Tout dépend en fait de la mémoire humaine – disons trois générations – et bien des bois ou forêts protégés sont des créations de l'homme ! On peut alors se demander ce que signifie « protection des espèces » dans ce contexte. Ainsi, après la défaite de Waterloo, la France s'est vue occupée par des armées étrangères. De manière plus précise, les Cosaques se sont retrouvés à bivouaquer dans le bois de Boulogne. Venues avec le fourrage de leurs chevaux, certaines plantes caucasiennes s'y sont implantées et étaient encore présentes dans certaines stations un siècle plus tard. Considérées comme des curiosités botaniques, elles se sont trouvées protégées par les botanistes, alors qu'elles étaient des espèces potentiellement invasives ! De manière analogue, le bocage breton ou normand, paysage nécessitant un travail continu du paysan, est source d'une richesse spécifique importante. L'homme, en tant qu'« ingénieur de l'écosystème », peut amener une hétérogénéité telle que son action soit positive, comme en témoigne toute une littérature sur « l'écologie urbaine » (Shochat *et al.*, 2006a et b ; Bulleri, 2006 ; Lundholm, 2006).

Le cas des espèces invasives

Une espèce est invasive si elle acquiert un nouveau territoire et s'y reproduit (Pascal *et al.*, 2006). Un tel type d'espèce, qualifiée d'un terme qui a immédiatement une connotation négative, nécessite pourtant une réflexion plus approfondie. Dans bon nombre de cas, chaque espèce îlienne se trouve être – ou avoir été – à un moment plus ou moins éloigné de son histoire, une espèce invasive. Une île volcanique dans le Pacifique est stérile au moment de sa surrection, puis se trouve colonisée petit à petit par... des espèces invasives⁶ ! Certains vont dire, qu'à ce moment, leur rôle est positif car elles renforcent la biodiversité. Certes, mais on sait également que la biodiversité spécifique d'une île dépend de l'histoire de sa colonisation, comme le montrent les études réalisées après l'éruption du Krakatoa (Whittaker *et al.*, 1997 ; Bush et Whittaker, 1993 ; Thornton, 1996). En d'autres termes, l'espèce première arrivée diminue la probabilité d'implantation ultérieure d'autres espèces. Or la succession qui s'est produite, résultat d'une contingence historique, n'est peut-être pas optimale pour la biodiversité.

Ceci ne veut en aucun cas dire que les protections douanières limitant l'entrée d'animaux ou de végétaux sur des îles comme la Nouvelle-Calédonie sont à bannir ! Loïn de là ! Mais ne nous trompons pas sur la base conceptuelle des choses. Il est clair que la biodiversité des îles a surtout diminué de par des espèces invasives « envahissantes » qui, tels les rats, sont extrêmement adaptables et peuvent prendre une place écologique importante. De telles espèces entraînent une diminution importante de la biodiversité spécifique endémique (Pascal *et al.*, 2003 ; Beauvais *et al.*, 2006).

Quelle « protection de la biodiversité » ?

Les premiers mouvements de protection de la nature ont consisté à vouloir réaliser un statu quo. On cloisonne, on « protège », par une mise sous cloche d'une zone particulière, la plupart du temps caractérisée par une espèce emblématique. Naturellement, on en revient, et une telle vision est actuellement obsolète. Mais que signifie-t-elle ? Un tel mouvement traduit une vision fixiste de la nature. Au-delà de l'échec annoncé, c'est le signe d'une peur du futur avec une volonté désespérée de s'accrocher au passé. Au risque de choquer, ce sont les mêmes personnes qui parlent de fossiles vivants et qui regrettent qu'il ne reste pas quelques dinosaures à contempler... sans comprendre que les oiseaux en font partie. C'est avec cette même psychologie qu'étaient apparues, après la publication de *L'origine des espèces*, les résistances à la théorie de l'évolution. En d'autres termes, une telle « protection » de la nature est assimilable à un point de vue créationniste, inconscient – ou parfois conscient...

Pour d'autres, mieux informés, protéger signifie tenter de garder intactes les possibilités évolutives. Mais lesquelles ? Vise-t-on une ou plusieurs espèces, ou plutôt un écosystème ? Même si souvent les choses sont floues, du moins le temps est-il pris en compte, et la diachronie devient explicite. Or qui dit diachronie dit évolution – enfin ! Car elle était bien masquée auparavant.

6. Le cas est évidemment différent pour des îles proches du littoral, dont l'origine trouve sa cause dans l'élévation du niveau des mers.

De manière intéressante, une telle vision diachronique permet parfois d'avoir un regard nouveau sur des questions *a priori* simples. Nous avons vu que la « santé » d'une espèce est mesurée à l'aune de sa variabilité intraspécifique, certes !... sauf pour les contre-exemples.

Prenons l'exemple du guépard. En Afrique, il présente une variabilité génétique anormalement basse, avec, pour les mâles, une semence souvent anormale, quantitativement et qualitativement. Ce fait, dû à une forte période de consanguinité, est souvent interprété comme la marque d'une espèce en voie de disparition. Très vraisemblablement, cette consanguinité est le résultat d'un goulot d'étranglement (bottleneck) survenu lors de la dernière glaciation, il y a environ 10 000 ans (Menotti-Raymond et O'Brien, 1993). Si cette hypothèse est exacte, on peut en présenter aussi les avantages, comme la purge des gènes délétères. En effet, un goulot d'étranglement, favorisant la consanguinité, a pour résultat l'élimination de la charge en gènes létaux. Alors, le guépard est-il en train de disparaître, ou bien, au contraire, termine-t-il sa purge ? Selon le cas, on peut envisager des politiques de protection bien différentes. La même interrogation peut être posée quant au goéland argenté. En Bretagne, juste après la Deuxième Guerre mondiale, c'était une espèce protégée. On connaît l'état actuel de la population et des dégâts qu'elle réalise, et ceci... malgré une variabilité génétique très faible (Crochet, 2000). Ainsi, un constat génétique ne peut avoir un sens que suivant une vision historique, c'est-à-dire évolutive, des choses.

Le cas des îles est étonnant à analyser de ce point de vue. Peut-on mettre une île sous cloche ? Oui, bien sûr, c'est le plus facile, du moins pour les petites. Mais quel en est l'intérêt, si l'on sait que c'est une dynamique rapide et instable ? Alors, le mieux serait-il de ne rien faire... et de laisser des espèces comme les rats tout envahir, alors que l'on sait qu'ils menacent les espèces endémiques ? Bien sûr que non... ce qui montre qu'il faut considérer les cas un à un, en n'oubliant pas que toute dynamique est non linéaire, c'est-à-dire qu'elle connaît des phases d'explosion et de ralentissement, qui ne sont pas automatiquement à considérer comme des malheurs.

Les invasions biologiques : un renouveau conceptuel

Nous avons vu qu'une meilleure connaissance de la biodiversité nécessite plus de science. Il se trouve justement que, sur les espèces invasives, de nouvelles réflexions se sont précisées au cours de ces dernières années. Si Pascal *et al.* (2006) ont repris les définitions, d'autres scientifiques ont « pensé » les invasions en termes d'expériences qui se doivent d'être interprétées dans le cadre de la biologie évolutive. Dans un article majeur, Sax *et al.* (2007) ont résumé leur pensée et remis en cause, 40 ans après, le paradigme de la théorie de l'équilibre dynamique de la biogéographie des îles défini par McArthur et Wilson en 1967.

Les systèmes écologiques sont rarement saturés en espèces

Traditionnellement, les communautés écologiques sont vues comme « pleines » d'espèces, saturées, ce qui veut dire que l'arrivée de nouvelles espèces nécessite la disparition de certaines d'entre elles. Les seuls cas de saturation bien démontrés le sont sur des surfaces inférieures au m²... ce qui remet en question l'échelle et la généralisation des observations (Walter, 2004 ; Baldi et McCollin, 2003). Sur beaucoup d'îles, les plantes vasculaires ont vu le nombre de leurs espèces multiplié par deux par invasion biologique. Cela remet en perspective le concept de compétition dans le cas d'une espèce invasive, et aussi l'échelle à laquelle il faut étudier le phénomène.

La compétition est rarement la cause des extinctions globales

Ce fait paraît maintenant bien démontré tant pour des espèces végétales que pour des invertébrés marins. Sans doute, l'explication est à chercher dans le temps : il est vraisemblable que l'extinction par compétition prenne des centaines ou milliers d'années. *A contrario*, de multiples cas de pertes d'espèces endémiques par la prédation ou l'introduction d'un nouveau pathogène sont bien répertoriés. Le message est qu'il ne faut pas confondre une prédation ou une agression parasitaire avec le processus général de sélection qui, lui, s'inscrit dans la durée.

Des communautés apparaissent souvent par tri écologique (*fitting*)

Est-ce que des assemblages rassemblant des espèces autochtones et des espèces allochtones fonctionnent de la même manière que ceux réalisés à partir d'espèces qui partagent une longue vie évolutive ? Les études récentes semblent montrer que des assemblages hétérogènes du point de vue de l'histoire évolutive se constituent par tri écologique, suivant des paramètres biotiques et abiotiques, et que, quand l'adéquation apparaît (*fitting*), peu importe le passé, la communauté écologique fonctionne. Ceci signifie que des espèces allochtones peuvent trouver leur place dans une communauté sans entraîner une catastrophe. Les écosystèmes îliens sont pour beaucoup des structures hétérogènes, formées à partir d'espèces qui n'ont pas obligatoirement un long passé évolutif en commun, comme l'ont montré, par exemple, Schoener *et al.* (2005).

Un changement génétique adaptatif peut se produire rapidement

On sait que des changements génétiques peuvent se produire en quelques années au laboratoire, mais aussi en réponse à des pressions d'origine anthropique, comme par exemple la résistance des insectes à diverses molécules. De même, dans la nature, en réponse à des pressions de sélection, de tels changements peuvent également se produire en une à quelques dizaines d'années, et ceci a été démontré aussi bien sur des insectes que sur des poissons. Or la biologie de la conservation considère que le temps du changement génétique est bien plus important que le temps de la conservation biologique. Dans de nombreux cas, ces deux temps sont du même ordre de grandeur.

Des goulots d'étranglement drastiques n'empêchent pas une adaptation rapide

Un goulot d'étranglement ou bottleneck correspond à une diminution sévère de la taille de la population. C'est, en particulier, ce qui se passe quand il y a une invasion biologique sur une île réalisée par un petit nombre d'individus, ou encore quand des conditions extrêmes réduisent énormément la taille des populations. C'est cette explication qui est donnée pour le guépard. On s'attend donc, après un bottleneck, à avoir une diversité génétique amoindrie. Ceci est lié à une dérive génétique, qui peut permettre une adaptation rapide aux nouveaux paramètres de sélection. Pourtant, des résultats récents montrent paradoxalement que, malgré un bottleneck important, les populations résultantes ne présentent pas de diminution de leur diversité génétique. Plus encore, il apparaît, dans certains cas, que la diversité génétique de populations après invasion, donc après avoir subi un bottleneck, est supérieure à la diversité de départ. Ce résultat paradoxal trouve son explication dans la force du goulot (mesurée par 2 paramètres, le taux de réduction de la population et la durée du *bottleneck*). Si la durée du goulot est brève, ce qui est le cas lors d'une invasion, la diversité génétique demeure. Si, d'autre part, on a plusieurs cas parallèles d'invasions, par exemple sur plusieurs îles d'un archipel, et qu'ensuite il y ait échange entre les animaux des îles, la population résultante peut présenter une diversité génétique supérieure à celle de départ. De tels niveaux élevés de diversité génétique facilitent grandement adaptation et spéciation.

L'enveloppe climatique estimée est inadéquate pour de nombreuses espèces

La distribution géographique d'une espèce dépend des effets combinés des conditions abiotiques environnementales (c'est-à-dire physico-chimiques), des interactions avec les autres espèces et des limitations de sa dispersion. Il est très difficile de déterminer, pour une espèce donnée, quels sont les facteurs les plus importants pour la limitation de sa distribution. C'est pourquoi les conditions abiotiques de vie ont souvent été utilisées, par approximation, pour déterminer une « enveloppe climatique » qui permettrait de prédire la réponse des espèces au réchauffement climatique, ou d'estimer leur probabilité de survie après introduction dans une nouvelle aire géographique. Or de telles estimations paraissent farfelues dans de nombreux cas, ce qui veut dire que le climat seul est inadéquat pour prédire les distributions d'espèces après introduction ou changement de climat. Ainsi, pour le moment, sauf cas très particulier, on ne peut quasiment rien dire de pertinent sur la manière dont les espèces tolèrent – ou non – le changement global.

Une nouvelle hypothèse : le patron de spécialisation influence les potentialités invasives d'une espèce

Le degré de spécialisation d'une espèce peut être figuré dans un spectre allant de la spécialisation absolue (spécialisation sur une seule proie, parasite ayant un seul hôte...) à la généralisation absolue (carnivore non spécialisé...). D'autre part, une espèce peut être antagoniste, c'est-à-dire avoir un rôle de prédation (au sens large du terme, incluant la prédation sensu stricto, l'herbivorie, le parasitisme, les maladies infectieuses, *etc.*), ou mutualiste, c'est-à-dire qu'elle rend des services à d'autres espèces comme pollinisateur, transporteur de graines, poisson nettoyeur, symbiote, *etc.* L'idée est de raisonner sur le degré de spécialisation des espèces antagonistes ou mutualistes. Par exemple, l'invasion sera grandement facilitée si les prédateurs natifs sont spécialistes, et si les mutualistes natifs sont généralistes. À l'inverse, une communauté où les prédateurs sont généralistes et les mutualistes spécialistes sera difficile à envahir. Par exemple, une plante allochtone sera facilement invasive en l'absence d'herbivores autochtones généralistes (Parker *et al.*, 2006). Naturellement, les situations varient beaucoup d'un endroit à l'autre, suivant l'histoire des écosystèmes.

Ce long développement est indispensable pour comprendre que le contexte scientifique évolue actuellement et qu'il n'y a pas de clés ad hoc de gestion de la biodiversité, hormis les évidences que nous venons de rappeler. D'ailleurs Sax *et al.* (2007) insistent sur les « futures directions d'étude des invasions d'espèces », en proposant trois items qui peuvent paraître classiques, à savoir :

- les extinctions, en se focalisant sur les possibles extinctions liées au changement climatique, et que certains veulent prévenir en réalisant des migrations assistées, c'est-à-dire des translocations d'espèces d'une île à l'autre... avec tous les dangers potentiels ;
- la spéciation, qu'il faut ré-étudier sur le terrain, en particulier le cas classique de l'allopatric (curieusement, ils n'insistent pas sur la sympatric⁷, pourtant bien intéressante) ;
- le fonctionnement des écosystèmes, en particulier ceux qui sont composites, comprenant des espèces autochtones et allochtones.

Il faut en convenir : il est bien difficile de trouver des critères généraux strictement scientifiques pour préciser le concept de protection de la biodiversité, si l'on met de côté des constats évidents comme : arrêter la déforestation, arrêter le dégazage des navires en haute mer, protéger des écosystèmes originaux comme les tourbières, réaliser des opérations de « biodiversity salvage »⁸ (Mesibov, 2004) ... Bref, que du bon sens (Lecomte, 2001 ; Chevassus-au-Louis, 2006).

D'où viennent les peurs ?

Le concept de biodiversité n'a pu prospérer que parce que les temps étaient mûrs. Indéniablement, la corrélation temporelle entre la découverte de son étendue et la mise en évidence de son érosion y est pour beaucoup. De plus, dans un contexte anglo-saxon de culpabilisation, il pointe du doigt l'Homme, responsable de tous les maux. Une telle accusation génère les peurs, et tous les moyens sont bons pour arriver à ce résultat catastrophiste. Les meilleurs auteurs vont jusqu'à interpréter les données en fonction d'un tel but.

Une « 6^e extinction ? »

Il s'agit évidemment de s'interroger sur le bien fondé d'un tel a priori. Un livre relativement récent – 1995, 1997 pour la traduction française – proposait comme titre, sous la plume de Richard Leakey et de Roger Lewin : *La 6^e extinction, évolution et catastrophes*. Le titre américain est encore plus explicite : *The Sixth Extinction, Patterns of Life and the Future of Humankind* (« la 6^e extinction, patrons de vie et futur de l'humanité »). Ce titre fait référence aux cinq extinctions majeures mises en évidence par les

7. Allopatric : se dit d'espèces occupant des aires géographiques séparées et non chevauchantes. Sympatric : se dit d'espèces occupant des aires géographiques chevauchantes.

8. Les opérations de sauvetage de biodiversité ont été proposées par un biologiste australien, sur le modèle des fouilles de sauvetage des archéologues. S'il y a quelque part de la biodiversité en danger, on tente d'en sauver le plus possible (graines, ADN, échantillons de sol), au lieu de se récrier.

paléontologues, à savoir celles de l'Ordovicien, du Dévonien, du Permien, du Trias et du Crétacé (De Bonis, 1991).

L'érosion actuelle de la biodiversité est-elle comparable aux extinctions passées ? Une analyse méthodologique donne rapidement la réponse. Pour mettre en évidence ces catastrophes (au sens de Cuvier), les paléontologues réalisent les décomptes des apparitions / disparitions au niveau de la famille⁹, c'est-à-dire qu'ils ne descendent pas au niveau de l'espèce, et ceci pour deux raisons majeures. D'une part, la définition de l'espèce est très compliquée en paléontologie, et un décompte à ce niveau pourrait entraîner des biais, qui disparaissent en grande partie si on se situe au niveau de la famille ; d'autre part, compter des familles est un objectif raisonnable, et il lisse les biais dépendant des richesses relatives des gisements. Ainsi, si toutes les espèces d'une famille sauf une disparaissent après une catastrophe majeure, la famille sera toujours décomptée. Appeler « 6e extinction » la crise actuelle de la biodiversité n'est acceptable que si celle-ci est comparable par son ampleur à ce qui a été décrit par les paléontologues. Or, combien de familles ont disparu ? Poser la question, c'est y répondre, et même si l'on est d'accord sur l'existence d'une érosion actuelle de la biodiversité, la dénomination de « 6e extinction » relève tout bonnement d'une idéologie, et non de la science. La catastrophe est tout autre et il conviendrait plutôt de s'en réjouir.

Certes les recensements réalisés par l'UICN sont inquiétants et la Liste rouge 2007 des espèces menacées¹⁰ prête à réfléchir. Mais on ne peut pas, au nom d'une juste cause, proclamer des informations incorrectes. De plus, il apparaît évident que, dans ces données, certains taxons comme les mammifères et les oiseaux se trouvent surreprésentés. A-t-on, de cette manière, une vision globale et objective ou une vision partielle ?

Il ne faut donc pas se tromper de combat et, à utiliser trop de superlatifs, on en arrive à être insignifiant. On n'en est pas à la 6e extinction ! Mais ne nous plaignons pas. Cela veut dire tout simplement que l'on n'a pas encore atteint l'irréversibilité, et donc que l'on peut encore guérir... Mais pour cela, il faut avoir fait avant tout le bon diagnostic.

Une telle confusion des idées se trouve corrélée à diverses données biologiques qui, en définitive, sont pour le moins mal interprétées. En particulier, on pourrait facilement rétorquer aux adeptes de la 6e extinction ce que les paléontologues ont montré : chaque extinction est suivie d'une explosion de vie, avec apparition de nouveauté. La célèbre crise KT (Crétacé / Tertiaire), qui a vu disparaître la majorité des dinosaures, est suivie par la diversification des oiseaux (10 000 espèces actuelles, les seuls dinosaures qui ont survécu) et des mammifères (4 500 espèces actuelles), dont l'Homme. Doit-on considérer cette extinction comme « bénéfique » ou « maléfique » ? À chacun d'en juger.

« Que se dit à lui-même le Pascuan qui abattit le dernier arbre ? »

En 2006, paraissait un ouvrage qui a fait beaucoup de bruit. Son auteur, Jared Diamond, est un écologiste américain connu ; son titre, « Effondrement », suscitait des angoisses qui ne le rendaient que plus attirant. Le thème en est clairement explicité dans le sous-titre : « Comment les sociétés décident de leur disparition ou de leur survie ». Dans le prologue, Diamond met en avant l'importance des questions environnementales pour le succès ou l'échec d'une civilisation. En termes mesurés, il reconnaît que, lors de l'effondrement de civilisations, ce n'est jamais un seul paramètre qui compte, mais toujours la convergence de plusieurs causes. Ainsi dit-il que le titre complet de l'ouvrage devrait être : « Les effondrements des sociétés impliquant un facteur environnemental, et, dans certains cas, les effets des changements climatiques, des relations hostiles de voisinage et des relations d'échange, et les questions soulevées par les réponses apportées à ces problèmes par les sociétés. » Ceci dit, Diamond prend plusieurs exemples, passés ou actuels, pour juger des questions liées à l'impact de l'homme sur l'environnement. L'auteur procède par analyse comparée, en prenant des exemples dans le Montana pollué par les résidus miniers ; puis il passe aux Mayas, à l'île de Pâques, aux îles Pitcairn et d'Henderson,

9. Rappelons la hiérarchie des catégories linnéennes : espèce, genre, famille, ordre, classe, embranchement, règne. Ainsi une famille rassemble des genres, qui rassemblent des espèces.

10. Consulter : <http://www.iucnredlist.org/>

aux Anasazis du sud des Etats-Unis ; on découvre un grand développement sur le Groenland viking, et on revient à des sociétés actuelles (Rwanda, Haïti, Chine, Australie). Le livre se termine par un résumé des « différents types de dangers écologiques qui menacent le monde moderne ». Bien documenté, il est intéressant et met le doigt sur différents faits significatifs et bien argumentés, comme la disparition du Groenland viking ou les difficultés des paysans australiens. Pourtant, on peut déjà se poser la question de la pertinence du sous-titre : peut-on réellement « décider de sa survie » quand on subit un changement climatique que l'on ne comprend pas ?

C'est dans ce contexte qu'un chapitre pose vraiment problème, celui consacré à l'île de Pâques, et nous allons nous y arrêter. Il est clair que ce développement est paradigmatique, car à la fois plein de mystères et d'interrogations (les statues qui font la photo de la jaquette, le climat, l'éloignement). « Aucun autre site, parmi ceux que j'ai visités, n'a produit sur moi une aussi étrange impression que celui du volcan Rano Raraku », nous avoue Diamond d'entrée de jeu. Le développement ensuite est clair : occupation de l'île par les Polynésiens vers l'an 900 ; construction des statues, qui deviennent de plus en plus grandes, sans doute par compétition entre tribus ; utilisation de troncs d'arbres pour déplacer ces statues ; déforestation importante, puis totale, catastrophe écologique. Bref : « Le tableau que présente l'île de Pâques est l'exemple le plus extrême de destruction de la forêt dans le Pacifique et l'un des plus extrêmes du monde entier : la totalité de la forêt a disparu, et toutes les espèces d'arbres se sont éteintes. » Ainsi voilà illustrés la bêtise, l'entêtement, l'acharnement de l'homme qui conduisent à la destruction de la biodiversité : cette société a décidé de sa disparition.

La pédagogie est simple : l'île de Pâques est un microcosme de ce qui se passe actuellement. « Les parallèles que l'on peut établir entre Pâques et l'ensemble du monde moderne sont d'une dramatique évidence. En raison de la mondialisation, du commerce international, des vols internationaux et d'Internet, tous les pays du monde partagent aujourd'hui des ressources et interagissent, tout comme le faisait la douzaine de clans de l'île de Pâques. L'île polynésienne était tout aussi isolée dans l'océan Pacifique que la Terre l'est aujourd'hui dans l'espace. [...] Voilà pourquoi l'effondrement de la société de l'île de Pâques est comme une métaphore, un scénario du pire, une vision de ce qui nous guette peut-être. »

Pour argumenter de manière encore plus incisive, Diamond rapporte une anecdote qui est citée à chaque fois que l'on parle de ce livre : « [...] je testais la matière de ce livre auprès de mes étudiants. Lors des échanges, l'un d'entre eux me posa une question qui me laissa sans voix : que se dit à lui-même le Pascuan qui abat le dernier arbre ? » Naturellement, la métaphore continue : « [...] les hommes du XXII^e siècle seront aussi stupéfaits de notre aveuglement que nous le sommes de celui des habitants de l'île de Pâques. » Que répondre ? Tout est bouclé : la culpabilité humaine est terrible !

Pourtant, à regarder de près cette belle démonstration, on peut se poser des questions ; ou plutôt, commençons par une seule, essentielle : cet homme, ce Pascuan criminel sacrifiant le dernier arbre... a-t-il jamais existé ?

Pour y répondre, on peut reprendre la documentation, et s'intéresser aux dates et aux faits. L'arrivée des Polynésiens vers l'an 900 paraît avérée ; l'écosystème existant alors est du type savane arborée, avec des boqueteaux d'arbustes sous des palmiers géants, dont certains avaient des troncs de 1 mètre de diamètre (Orliac, 2000). Ces hommes arrivèrent sur une île couverte d'une forêt semblable à celle des basses vallées ou des premières pentes des îles de Polynésie orientale, avec des plantes alimentaires et médicinales introduites volontairement et, pour certaines, involontairement. En 1772, il n'y avait plus d'arbres dignes de ce nom sur l'île. On le sait grâce à la visite de Jacob Roggeveen, qui remarque que les Pascuans sont « dépourvus de madriers solides ». Cook, en 1774, et La Pérouse, en 1786, confirment ces observations. Que s'est-il passé entre ces deux dates ? L'analyse palynologique, l'étude des sols anciens recouverts par les coulées de lave, l'analyse des charbons des feux fossiles, permettent de se faire une assez bonne idée de l'évolution de la flore. Suivant Orliac et Orliac (2006) : « [...] les observations effectuées sur le matériel anthracologique collecté sur ces trois sites plaident en faveur d'un changement rapide du couvert végétal ; en effet, la diversité floristique observée sur ces gisements écologiquement et fonctionnellement différents fléchit abruptement après la seconde moitié du XVII^e siècle [...] » Serait-ce la date de la folie décrite par Diamond, culminant avec l'abattage du dernier arbre ? L'explication d'Orliac et Orliac est tout autre : « La disparition brutale de la plupart des ligneux après la seconde



moitié du XVII^e siècle pourrait traduire, non pas une soudaine et inexplicable folie collective de destruction de la majorité de la flore (!), mais plutôt l'effet d'incidents climatiques, probablement une période de sécheresse longue de quelques années. [...] les végétaux alimentaires introduits par les Polynésiens à l'île de Pâques y trouvent les limites de leurs exigences hydriques et thermiques ; ils supportent de dépasser momentanément ces limites en raison des soins affectueux et intéressés qui leur sont prodigués. En revanche, les végétaux non alimentaires qui proviennent, eux aussi, de régions tropicales ou subtropicales plutôt humides, vivent à l'île de Pâques « sur le fil du rasoir » : laissés sans soin, une modification même mineure du climat qui leur permettait de survivre dans des conditions précaires peut avoir provoqué leur disparition. Au XV^e siècle, une éventuelle diminution des populations de grands palmiers,

qui assuraient à la strate inférieure de la végétation ombre et protection contre le vent desséchant, aurait pu initier un processus qui trouva son paroxysme aux siècles suivants. » Cette longue citation est indispensable pour illustrer la profonde discordance existant entre l'écologue américain et les archéologues français – d'ailleurs cités longuement dans *Effondrement !* D'un côté, des fous qui détruisent leur île pour déplacer des statues géantes, de l'autre côté des cultivateurs soigneux qui subissent un changement climatique. Il suffit de lire des ouvrages et articles (Rolett, sous presse) sur la civilisation polynésienne, caractérisée par le soin donné aux arbres – ils savaient quand même que c'était la matière brute de leurs bateaux...). Il suffit de comprendre, après avoir regardé une carte et connaissant un peu l'écologie de la forêt tropicale humide, que l'île de Pâques se trouve à la limite de l'aire de répartition de nombreuses plantes (l'enveloppe climatique), et qu'une variation climatique, même minime, peut avoir des effets catastrophiques. Orliac et Orliac se réfèrent au phénomène El Niño (El Niño southern oscillation ou ENSO), en éliminant l'hypothèse de l'impact du petit âge glaciaire. Pourtant ce dernier, qui s'étend de 1550 à 1850, culmine (au moins dans l'hémisphère nord) en 1650, au moment où a lieu le changement brutal de flore (Francou et Vincent, 2007).

En conclusion, si, comme Diamond, on prend l'île de Pâques comme métaphore, on doit plutôt voir l'homme du XXI^e siècle « cultiver son jardin », plutôt que le détruire la bave aux lèvres. Pessimiste ou optimiste ? On a ici le choix entre un auteur qui distord les données pour aller vers le général et d'autres qui s'attachent humblement à décrire le particulier : « Il est temps d'oublier les généralisations et de considérer chaque archipel, chaque île et la population qu'elle porte, comme des entités caractérisées par une identité et une histoire qui méritent d'être prises en considération pour elles-mêmes et non parce qu'elles sont susceptibles d'entrer dans un quelconque modèle » (Orliac et Orliac, 2006, p. 29-33).

Éviter les confusions...

Il est maintenant souhaitable de s'évader du cadre contraignant de la seule science, que l'on voit en fait bien limité. Une telle licence paraît d'autant plus nécessaire que, comme nous l'avons vu, le concept vient au départ des sciences politiques et économiques.

Pour préciser le propos, nous ne choisirons que deux auteurs d'importance. Pierre Hadot, philosophe et historien de l'Antiquité, a publié en 2004 un ouvrage sur la nature, plus précisément sur le concept de « dévoilement de la Nature ». Heinrich Rickert (1863-1936) est un néo-kantien allemand à la charnière des XIX^e et XX^e siècles.

L'étude historique amène Hadot à structurer son ouvrage en deux grandes parties, suivant deux types de méthode d'étude de la nature :

- l'attitude prométhéenne ou le dévoilement des secrets par la technique ;
- l'attitude orphique ou le dévoilement des secrets par le discours, la poésie et l'art.

Après avoir commenté l'idée ancienne – ô combien mystique, voire théologique – que « la nature aime à se cacher », Hadot montre pas à pas que la Nature – et donc la biodiversité – peut être observée, dévoilée, suivant ces deux attitudes qui paraissent fortement antinomiques avec, suivant les époques, un balancier allant plutôt d'un côté ou de l'autre. Combiner ces deux attitudes, n'est-ce pas justement une manière de « sortir par le haut » de la difficulté intrinsèque à la définition de la biodiversité ? Celle-ci n'appartient pas exclusivement au cercle de la science. Alors, peut-on lui appliquer à la fois une attitude prométhéenne et une attitude orphique ?

Une citation de la conclusion de l'ouvrage peut nous éclairer : « Tout au long de notre récit, nous avons pu observer deux attitudes fondamentales à l'égard des secrets de la nature : l'une volontariste, l'autre contemplative. Nous avons mis la première sous le patronage de Prométhée, qui, en se consacrant au service des hommes, dérobe, par la ruse ou la violence, les secrets divins. Cette attitude a d'ailleurs revendiqué très tôt sa légitimité en affirmant le droit de l'homme à dominer la nature – conféré à l'homme par le Dieu de la Genèse – et à la soumettre, s'il le faut, à une procédure judiciaire et même à la torture, pour lui faire livrer ses secrets : cette métaphore célèbre de Francis Bacon sera encore employée par Kant ou par Cuvier. Magie, mécanique et technique se situent dans cette tradition, et, par ailleurs, elles ont pour

fin, chacune à sa manière, de défendre les intérêts vitaux de l'homme. Métaphoriquement, le refus de la nature de livrer ses secrets est interprété comme une attitude hostile à l'homme. La nature s'oppose à l'homme et il faut la vaincre et la dompter. Quant à l'autre attitude, nous l'avons mise sous le patronage d'Orphée. Cette fois, si la nature veut se cacher, c'est notamment parce que la découverte de ses secrets est un danger pour l'homme. En intervenant techniquement dans les processus naturels, l'homme risque de les troubler, et pire encore, de déclencher des conséquences imprévisibles. Dans cette perspective, c'est l'approche philosophique ou esthétique, le discours rationnel et l'art, deux démarches qui ont leur fin en elles-mêmes et qui supposent une attitude désintéressée, qui seront les meilleurs moyens de connaître la nature. À côté de la vérité scientifique, il faudra ainsi admettre une vérité esthétique qui procure une authentique connaissance de la nature. »

Appliquer cette pensée à notre propos revient à reconnaître certes une approche scientifique de la biodiversité, mais également une approche philosophique et esthétique. Il est clair que la séparation classique – celle de l'histoire du concept – entre politique et économique, d'une part, scientifique, d'autre part, ne recouvre pas du tout la distinction d'Hadot. En effet, dans l'attitude prométhéenne, le politique et l'économique ont leur part ; dans l'attitude scientifique, on peut – plus souvent qu'on ne le pense, en recherche fondamentale – trouver une indéniable démarche orphique, malheureusement souvent passée sous silence. Ce serait en fait un tableau à double entrée qu'il conviendrait de tracer (oui, il peut y avoir une attitude orphique également en économie et en politique !).

Comment tenir compte et réconcilier ces deux approches ? L'attitude prométhéenne correspond, par exemple, au fonctionnement des écosystèmes, à l'analyse de la biodiversité spécifique, à la protection des ressources génétiques, à la vision économique des choses... L'attitude orphique renvoie plutôt à la protection d'espèces phares (baleines, dauphins, éléphants, gorilles, *etc.*), de paysages (pointe du Raz, *etc.*), de lieux mythiques (Galápagos, Kerguelen), mais aussi à la biodiversité des villes (corbeaux de la Tour de Londres, faucons de Notre-Dame, vautours des gorges de la Jonte). La difficulté revient à réconcilier les deux approches, à les mener en parallèle, avec pour objectif de ne pas les séparer. Ainsi on devrait arriver à une harmonie de l'esthétique et du scientifique.

Logicien et épistémologue, Rickert (1997 ; 1998) tente de trouver une classification des sciences qui soit autre que celle, classique et non pertinente, des sciences dites de la nature (physique, chimie, biologie) et des sciences dites de l'esprit (psychologie, histoire...). Pour lui, la distinction est à chercher entre la poursuite de lois générales ou, au contraire, la focalisation sur des cas particuliers, des singularités : « Elle [la science de la nature] ne s'attache à l'individuel que jusqu'au moment où elle découvre en lui le général sous lequel elle peut le subsumer. Dans cette mesure, on doit dire que la réalité, dans sa particularité et son individualité, constitue la limite de toute formation de concepts dans les sciences de la nature. » C'est pourquoi : « Pour toutes ces raisons, nous pouvons qualifier la méthode des sciences de la nature de généralisante, et faire ainsi ressortir le concept formel de la nature. Toute connaissance de la nature généralise. C'est en cela que réside son essence logique. »

Si l'on se base sur ce fait, la psychologie ne peut être à part : « Du point de vue logique et formel, les lois de la vie psychique doivent également être des lois naturelles. La psychologie est donc sur le plan logique une science de la nature, et ceci aussi bien quand on considère la distinction entre nature et culture, que quand on considère sa méthode généralisante. »

Pourtant, toute science ne tend pas à une recherche de lois généralisantes ; en particulier : « L'histoire, en tant qu'"histoire", ne veut pas généraliser de la même manière que les sciences de la nature. » On en arrive donc à deux types de démarche ; une première recherche des lois globalisantes, tandis que l'autre étudie des cas particuliers, des singularités : « Afin d'obtenir deux concepts purement logiques, et ainsi purement formels, de la nature et de l'histoire, grâce auxquels on peut viser non pas deux réalités différentes, mais la même réalité considérée de deux points de vue différents, j'ai [Rickert] moi-même cherché à formuler ainsi le problème logique fondamental que constitue une classification des sciences à partir de deux méthodes : la réalité devient nature quand nous l'envisageons sous l'aspect de l'universel, elle devient histoire quand nous l'envisageons sous l'aspect du particulier et de l'individuel ; et je tiens par conséquent à mettre en opposition le procédé généralisant de la science de la nature et le procédé individualisant de l'histoire. »

C'est ainsi que Rickert propose une classification en sciences de la nature et sciences de la culture, tout en reconnaissant que certaines disciplines se situent entre ces deux visions simples.

Alors, la biodiversité, science de la nature, ou science de la culture ? Tenter de répondre à cette question met en perspective la complexité du concept : certains cherchent des lois, d'autres se préoccupent du particulier ! En paraphrasant Rickert : la biodiversité devient nature quand nous l'envisageons sous l'aspect de l'universel, elle devient histoire quand nous l'envisageons sous l'aspect du particulier et de l'individuel.

Ainsi, la confusion amenée par un concept trop englobant est multiple. On en a déjà vu une facette, du côté du biologique ; en voici une deuxième, du côté de l'épistémologique. En effet, quand on pose la question suivante : « Comment peut-on savoir si une espèce est menacée ? », on attend une loi générale qui, après quelques études, permette d'y répondre sans ambiguïté ; quand on s'inquiète de l'impact de la réduction de la surface de la banquise sur le sort de l'ours blanc, on s'intéresse à la particularité de cette espèce. Ce que l'on a pu dire ci-dessus sur les espèces invasives peut être traduit avec des mots analogues.

Une telle interrogation a pourtant sa raison d'être ; par l'intermédiaire de l'histoire, on peut faire surgir la grande oubliée qui sous-tend le concept de biodiversité, la théorie de l'évolution, avec son cortège de concepts difficiles. En effet, chaque espèce, chaque gène, chaque écosystème est le résultat d'une histoire, qui explique leur singularité. C'est pourquoi il est en fait très difficile de parler de biodiversité ; que dire de général si ce n'est des éléments d'écologie, de génétique des populations ou de structure du génome ? Et n'est-ce pas plutôt le singulier qui est fascinant, en biodiversité ?

Ce singulier, qui ne prend son sens qu'à la lumière de l'évolution, pour paraphraser Dobzhansky (1973), renvoie comme un miroir à la singularité de l'homme. Le particulier d'une espèce endémique révèle le particulier de l'homme, tant du point de vue de l'espèce que du point de vue de l'individu. La menace pesant sur la biodiversité, annoncée comme une catastrophe, ferait-elle surgir les peurs d'antan – peur de la mort – que l'on croyait néantisées depuis les temps modernes ? Par coïncidence des temps, c'est aujourd'hui que revient, par l'intermédiaire des « technologies convergentes » – nanotechnologies, biotechnologies, technologies de l'information, sciences cognitives appelées NBIC – le rêve de l'immortalité (Le Guyader, 2005).

Un grand parc naturel...

Pour résumer, s'interroger sur la biodiversité peut conduire à trois positions extrémistes.

Tout d'abord, en suivant à la lettre la définition de ce concept, on peut réserver la biodiversité aux seuls biologistes. Effectivement, il reste beaucoup de choses à faire ! Mais, comme nous l'avons vu, c'est toute la biologie qui doit être impliquée. Est-on sûr de pouvoir avoir les clés de tous les problèmes posés ? La balance entre l'universel et le particulier nous laisse prévoir la réponse, et la science seule n'aura pas réponse à tout.

La deuxième dérive tient au rapport homme / nature : la nature est bonne, l'homme est mauvais... Il faut donc préserver localement, construire des « réserves », là où l'homme n'a pas encore tout détruit. Quant au reste, laissons-le en pâture à ce triste animal – si on élimine la position extrême qui postule la disparition de l'homme (Ferry, 1992). Cette vision facile n'est pas seulement l'apanage de quelques intégristes. Bien qu'elle soit facile à démonter scientifiquement parlant, on la trouve chez de grands noms de l'écologie. Si la nature est si bonne, pourquoi a-t-elle produit des parasites aussi terrifiants dans leur fonctionnement que le Plasmodium ou le virus du sida ? Quant aux réserves, une étude de biogéographie fine (Bouchet *et al.*, 2002) montre que les espèces rares se trouvent largement disséminées, ce qui veut dire que si l'on met certaines aires sous cloche, on est loin de « tout protéger »¹¹.

11. Les travaux de biologie marine de Philippe Bouchet en Nouvelle-Calédonie montrent que, sur trois sites du lagon, les espèces de mollusques gastéropodes (mais c'est largement généralisable) se partagent globalement en trois : le premier tiers rassemble les espèces que l'on trouve sur les trois sites ; dans le deuxième tiers, les espèces sont trouvées sur deux sites sur trois ; le troisième tiers correspond à des espèces qui ne se rencontrent que sur un seul site. Peut-on choisir un site à protéger ?

La troisième dérive consiste à ne voir dans la biodiversité qu'un réservoir de gènes potentiellement d'intérêt économique. Curieusement, certains biologistes utilisent cet argument de manière fallacieuse, comme Wilson (1993), par exemple : « Un coléoptère rare vivant sur une orchidée dans une lointaine vallée des Andes sécrète peut-être une substance qui pourrait guérir le cancer du pancréas. » Rendons cette grâce à Wilson que, en dépit de cette vision comptable, il ne sacrifiera pas son coléoptère, même s'il ne sécrète rien d'intéressant !

Curieusement, quand on caricature les attitudes extrêmes, c'est la vision générale qui prévaut. On va la retrouver dans l'hypothèse de Gaïa qui, de la proposition intelligente et raisonnée de James Lovelock (2001) d'homéostasie planétaire va vers les dérives « New Age » – où écologie et amour universel ne font qu'un (Marhic et Besnier, 1999).

À un moindre niveau, dans le Jardin planétaire, Gilles Clément (1999) propose une réconciliation entre l'homme et la nature – le jardin. Malheureusement, il n'évite pas deux écueils. Sa proposition de revenir à « un continent unique » par l'anthropisation va vers une homogénéisation contraire aux fondamentaux de la biologie ; il faut bien sûr contrôler les migrations d'espèces et non les favoriser. D'autre part, en affirmant que c'est la « diversité comportementale » qui mène l'évolution, il frise une dérive lamarckienne chère aux Français (Delsol, 1998).

Le biologique est caractérisé par le particulier ; toute l'œuvre de Darwin est tendue vers une seule idée : la descendance avec modification et la sélection naturelle résultent obligatoirement en un plus de diversité, qu'elle soit intra- ou interspécifique, c'est-à-dire en un accroissement de singularités. Qui ne se focalisera pas sur des singularités ne pourra pas appréhender la biodiversité. Or la tendance est de préférer l'universel...

C'est pourquoi l'image du parc est sans doute plus parlante que celle du jardin. Dans un parc, il y a une partie « jardin », très léchée, donc très anthropisée ; mais il y a également des zones où la nature est plus libre. La Terre est un grand parc naturel, qu'il convient d'entretenir et d'exploiter, un parc naturel où Orphée et Prométhée ont à discuter, coopérer et agir. Mais c'est aussi un parc naturel gros d'un futur imprévisible.

Certes, le changement global est avéré (Voituriez et Jacques, 1999 ; Voituriez, 2003 ; Jacques et Le Treut, 2004 ; Merle, 2006) ; certes, il y aura des changements de la « biodiversité » ; certes, il y a actuellement des atteintes intolérables à l'environnement, et en particulier dans les pays tropicaux et équatoriaux (sans oublier la Russie et la Chine). Mais pourquoi ne pas imaginer que les prises de position et les dénonciations récentes – couronnées cette année par le prix Nobel de la Paix – puissent avoir une action positive et que l'humanité va soigner sa planète-parc, en se référant à une attitude orphique comme à une attitude prométhéenne ? C'est en réalité la seule position éthiquement valable, alors que l'irréversibilité est loin d'être atteinte ■

Remerciements

Grâce à Michel Pascal, j'ai pu plonger avec délices dans l'article de Sax *et al.* (2007). Heinz Wismann m'a fait découvrir Heinrich Rickert. À ma grande joie, il me l'a aussi commenté.

Références bibliographiques

- ANDERSON A., 2003. *Prodigious birds: Moas and Moa-Hunting in Prehistoric New Zealand*. Cambridge University Press, 256 p.
- BAI Y., LINDHOUT P., 2007. Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany*, 100(5), 1085-1094.
- BALDI A., MCCOLLIN D., 2003. Island ecology and contingent theory: the role of spatial scale and taxonomic bias. *Global ecology and Biogeography*, 12, 1-3.
- BEAUVAIS M.L., COLÉNO A., JOURDAN H., 2006. *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien*. IRD Editions, Paris, 259 p.
- BENZ B.F., 2001. Archaeological evidence of teosinte domestication from Guila Naquitz, Oaxaca. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 98(4), 2104-2106.
- BOUCHET P., LOZOUET P., MAESTRATI P., HEROS V., 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological journal of the Linnean Society*, 75, 421-436.
- BULLERI F., 2006. Is it time for urban ecology to include the marine realm? *TREE*, 21(12), 658-659.
- BUSH M.B., WHITTAKER R.J., 1993. Non-equilibrium in island theory of Krakatau. *Journal of Biogeography*, 20(4), 453-457.
- CHAUVET M., OLIVIER L., 1993. *La biodiversité, enjeu planétaire ; préserver notre patrimoine génétique*. Editions Sang de la terre, Paris, 413 p.
- CHEVASSUS-AU-LOUIS B., 2006. *Biodiversité, un nouveau regard*. Leçons inaugurales du groupe ESA, Angers.
- CLÉMENT G., EVENO C., 1999. *Le jardin planétaire*. Editions de l'Aube (Mondes en cours), Paris, 196 p.
- COMBES C., 1998. Leigh Van Valen et l'hypothèse de la Reine Rouge. In H. Le Guyader (dir.) : *L'évolution*. Belin (Bibliothèque Pour la Science), Paris, 128 p.
- COMBES C., 2001. *L'art d'être parasite*. Flammarion (Champs, n°545), Paris, 348 p.
- CROCHET P. A., 2000. Genetic structure of avian populations—allozymes revisited. *Molecular Ecology*, 2000, 9(10), 1463-1469.
- DE BONIS L., 1991. *Evolution et extinction dans le règne animal*. Masson, Paris, 192 p.
- DELSOL M., 1998. *L'hérédité des caractères acquis*. PUF (Que sais-je ?), Paris, 128 p.
- DIAMOND J., 2006. *Effondrement. Comment les sociétés décident de leur disparition ou de leur survie*. Gallimard, Paris, 648 p.
- DOBZHANSKY T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*, 35, 125-129.
- ELLSTRAND N.C., GARNER L.C., HEDGE S., GUADAGNUOLO R., BLANCAS L., 2007. Spontaneous hybridization between Maize and Teosinte. *Journal of Heredity*, 98(2), 183-187.
- ERDIN N., TARTARINI S., BROGGINI G.A.L., GENNARI F., SCARSAVINI S., GESSLER C., 2006. Mapping of the apple scab-resistance gene Vb. *Genome*, 49(10), 1238-1245.
- ERWIN T.L., 1982. Tropical forests: their richness in *Coleoptera* and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, 36:74-75.
- ERWIN T.L., 1983. Beetles and other Arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brazil, samples with insecticidal fogging techniques. In : S.L.Sutton, T.C. Whitmore, and A.C. Chadwick (eds.), *Tropical Rain Forests: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications: Oxford, 59-75.
- FERRY L., 1992. *Le nouvel ordre écologique : l'arbre, l'animal et l'homme*. Grasset, Paris, 274 p.
- FRANCOU B., VINCENT C., 2007. *Les glaciers à l'épreuve du climat*, Editions IRD, Paris, 278 p.
- HADOT P., 2004. *Le voile d'Isis, essai sur l'histoire de l'idée de Nature*, Gallimard, Paris, 394 p.
- HUBBY J.L., LEWONTIN R.C., 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics*, 54, 577-594. <http://authors.library.caltech.edu/5456/01/hrst.mit.edu/hrs/evolution/public/papers/hubbylewontin1966/hubbylewontin1966.pdf>
- JACQUES G., LE TREUT H., 2004. *Le changement climatique*, Editions Unesco, Paris, 160 p.
- KEAST A., MILLER S.C., 1996. *The origin and evolution of pacific island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia : patterns and processes*. SPB Academic Publishers, Amsterdam, 531 p.
- LARRÈRE C., LARRÈRE R., 1998. *Du bon usage de la nature : pour une philosophie de l'environnement*, Aubier Montaigne, Paris, 355 p.
- LE GUYADER H., 2001. Qu'est-ce qu'un gène ? *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 44, 53-63.
- LE GUYADER H., 2002. Doit-on abandonner le concept d'espèce ? *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 46, 51-64.
- LE GUYADER H., 2005. La théorie de l'évolution : quel futur ? *Le Banquet*, 22, 123-143.
- LEAKEY R., LEWIN R., 1997. *La 6ème extinction, évolution et catastrophes*. Flammarion, Paris, 344 p.
- LECOMTE J., 2001. Conservation de la nature, des concepts à l'action. *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 43, 59-73.
- LETHIERS F., 1998. *Evolution de la biosphère et événements géologiques*, Gordon et Breach Science Publishers, Amsterdam, 321 p.
- LÉVÊQUE C., MOUNOLOU J. C., 2001. *Biodiversité : dynamique biologique et conservation*. Dunod, Paris, 248 p.
- LOVELOCK J., 2001. *Gaia, une médecine pour la planète*. Editions Sang de la Terre, Paris, 192 p.
- LUNDHOLM J.T., 2006. How novel are urban ecosystems? *TREE*, 2006, 21(12), 659-660.

- MACARTHUR R.H., WILSON E. O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 203 p.
- MARHIC R., BESNIER E., 1999. *Le New Age : son histoire, ses pratiques, ses arnaques*. Le Castor Astral, Bègles, 248 p.
- MAY R.M., 1988. How Many Species Are There on Earth?, *Science*, 241, 1441-1449.
- MAY R.M., 1990. How Many Species? *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London B, 330, 293-304.
- MENOTTI-RAYMOND M., O'BRIEN S., 1993. Dating the genetic bottleneck of the african cheetah. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 90, 3172-3176.
- MERLE J., 2006. *Océan et climat*, Editions IRD, Paris, 222 p.
- MESIBOV R., 2004. Spare a thought for the losers. *Australian Zoologist*, 32(4), 505-507.
- ORLIAC C., 2000. The woody vegetation of Easter Island between the early 14th and the mid 17th. In C.M. Stevenson, W.S. Ayres (eds): *Easter Island Archaeology: Research and early Rapanui culture*. Easter Island Foundation, 211-220.
- ORLIAC C., ORLIAC M., 2006. La flore disparue de l'île de Pâques. *Les Nouvelles de l'Archéologie*, 102, 29-33.
- PARKER J.D., BURKEPILE D.E., HAY M.E., 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasion. *Science*, 311, 1459-1461.
- PASCAL M., LORVELEC O., VIGNE J.D., KEITH P., CLERGEAU P. (coords.), 2003. *Evolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et extinctions*. Rapport au ministère de l'Ecologie et du développement durable (direction de la Nature et des paysages). INRA, CNRS, MNHN, Paris, 381 p.
- PASCAL M., LORVELEC O., VIGNE J.D., 2006. *Invasions biologiques et extinctions*. Belin, Quae, Paris, 350 p.
- RICKERT H., 1997. *Sciences de la culture, sciences de la nature*, Gallimard, Paris, 294 p.
- RICKERT H., 1998. *Les problèmes de la philosophie de l'histoire, une introduction*, Presses universitaires du Mirail, Toulouse, 180 p.
- ROLETT B.V., Avoiding collapse: Pre-European sustainability on Pacific Islands. *Quaternary international*, (in press).
- SAX D.F., STACHOWICZ J.J., BROWN J.H., BRUNO J.F., DAWSON M.N., GAINES S.D., GROSBERG R.K., HASTINGS A., HOLT R.D., MAYFIELD M.M., O'CONNOR M.I., RICE W.R., 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions, *TREE*, 22 (8), 465-471.
- SCHOENER T.W., LOSOS J.B., SPILLER D.A., 2005. Island biogeography of populations: an introduction species transforms survival patterns. *Science*, 310(5755), 1807-1809.
- SCHOENHERR A.A., FELDMETH C.R., EMERSON M.S., 2003. *Natural History of the islands of California*. University of California Press, Berkeley, 491 p.
- SHOCHAT E., WARREN P.S., FAETH S.H., MCINTYRE N.E., HOPE D., 2006a. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology, *TREE*, 21(4), 186-191.
- SHOCHAT E., WARREN P.S., STANLEY H.F., 2006b. Future directions in urban ecology, *TREE*, 21(12), 661-662.
- THORNTON I.W.B., 1996. *Krakatau: the destruction and reassembly of an island ecosystem*. Harvard University Press, 346 p.
- VOITURIEZ B., JACQUES G., 1999. *El Niño, réalité et fiction*. Editions UNESCO, Paris, 116 p.
- VOITURIEZ B., 2003. *Les humeurs de l'océan*, Editions UNESCO, Paris, 158 p.
- WALTER H.S., 2004. The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature, *Journal of Biogeography*, 31(2), 177-197.
- WHITTAKER R.J., JONES S.H., PARTOMIHARDJO T., 1997. The re-building of an isolated rain forest assemblage: how disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity and Conservation*, 6(12), 1671-1696.
- WILSON E.O., 1993. *La diversité de la vie*. Editions Odile Jacob, Paris, 496 p.
- WILSON E.O., 2000. L'enjeu écologique n°1. Entretien avec Olivier Postel-Vinay. *La Recherche*, 333, 14-17.
- WILSON E.O. (dir.), Peter F.M., 1988. *Biodiversity*, National Academy Press, Washington, 521 p.

