UNE APPROCHE ÉCOLOGIQUE DE LA BIODIVERSITÉ

ROBERT BARBAULT

Biodiversité : succès foudroyant d'un mot partout répété. Mais qu'y-a-t-il derrière ? La diversité du vivant est un fait bien connu. On peut évoquer la profusion des espèces, animales, végétales et microbiennes, avec plus d'un million et demi d'espèces vivantes connues et quelques millions encore inconnues (May, 1992). On sait aussi l'omniprésence de la diversité intraspécifique¹ : diversité des roses ou des races de chiens ; variété des visages et des regards dans la rue ou le métro, reflets de la spécificité génétique de chaque individu, expression d'une diversité d'expériences et de cultures... Ainsi, la biodiversité nous renvoie à l'homme et l'homme à la biodiversité dont on parle tant aujourd'hui.

Nous voilà donc au cœur du sujet, car le concept de biodiversité n'est pas un simple descriptif ou constat de la diversité du vivant. La Convention sur la diversité biologique signée à Rio de Janeiro en juin 1992 par cent cinquante-sept états l'a bien montré : au-delà de la dimension génétique et écologique des problèmes qu'elle soulève, la biodiversité est l'objet d'inquiétudes et d'enjeux. Inquiétudes, parce qu'elle est menacée par les activités humaines ; enjeux, parce qu'elle représente un patrimoine et des richesses inégalement distribués : la biodiversité est particulièrement abondante en région tropicale, c'est-à-dire dans les pays du Sud, tandis que les convoitises émanent des pays du Nord.

On voit l'étendue du champ à traiter, puisqu'il concerne non seulement la diversité du vivant en tant que telle, son origine, ses mécanismes, ses fonctions, sa dynamique,

mais aussi son utilisation et sa conservation, c'est-à-dire les défis que pose aux sociétés humaines la nécessité de concilier les besoins de développement avec la sauvegarde du patrimoine biologique, base de ce développement. Il y faudrait des livres entiers.

Avec le point de vue d'un écologue, j'aborderai ici trois aspects du problème :

- pourquoi se préoccuper de la biodiversité ?
- comment poser les problèmes pour espérer les résoudre ?
- quelles leçons faut-il en tirer, quelles sont les perspectives ?

POURQUOI SE PRÉOCCUPER DE LA BIODIVERSITÉ ?

On peut répondre simplement à cette question : parce qu'elle est menacée ; parce que des espèces et des variétés disparaissent à un taux sans précédent (Wilson, 1988).

Mais cela ne saurait suffire. Aux intégristes de la conservation, pour qui toute espèce vivante est sacrée et doit être protégée, on peut rétorquer : « Des espèces disparaissent... et alors ? C'est le propre de la vie. Depuis toujours des espèces disparaissent. L'homme ne sait-il pas maintenir des écosystèmes à biodiversité réduite et néanmoins propres à assurer sa subsistance ? N'est-ce pas le cas de ces champs et plantations, où, avec un très petit nombre d'espèces, à variabilité génétique réduite qui plus est, on parvient néanmoins à nourrir une humanité croissante en nombre ? »

Parce que les mesures de conservation peuvent être coûteuses, parce que les espaces de terre qu'il faudrait mettre en protection peuvent avoir d'autres usages, susciter d'autres intérêts, il devient nécessaire de justifier les politiques de conservation ou de gestion des espaces et des espèces.

On avance habituellement trois types de justification :

- des justifications d'ordre éthique ou culturel ;
- des justifications biologiques ou écologiques ;
- des justifications économiques.

Je défendrai la prééminence des deux premiers types d'argumentation, en soulignant simplement que les arguments de type économique sont nécessairement corrélatifs de choix de société, donc des valeurs morales ou culturelles. Les trois approches sont d'ailleurs complémentaires et étroitement liées : « L'extinction des organismes vivants est le dégât biologique le plus important de notre époque car il est totalement irréversible. Chaque pays possède trois formes de richesses : ses ressources matérielles, culturelles et biologiques. Nous comprenons très bien les deux premières, car elle font partie intégrante de notre vie quotidienne. En revanche on néglige les ressources biologiques : c'est une grave erreur stratégique, que nous regretterons de plus en plus. Les animaux et les végétaux sont une partie de l'héritage d'un pays ; ils sont le résultat de millions d'années d'évolution, en un endroit précis ; leur valeur est au moins égale à celle de la langue ou de la culture. De

plus les organismes vivants sont une source immense de richesses inexploitées, de nourriture et de médicaments, par exemple » (E.O. Wilson 1988).

De fait, les approches économiques modernes du problème intègrent ces trois dimensions de la biodiversité pour tenter d'en faire une évaluation pertinente (Lévêque et Glachant, 1992) (voir encadré 1).

Cela dit, j'aimerais illustrer brièvement chacun de ces trois points de vue.

L'approche éthique et culturelle

Indépendamment de toute considération directement économique ou pragmatique, il y a des raisons purement morales à préconiser une sagesse conservationniste : la première est naturellement celle qui nous conduit, d'une manière générale, à respecter les droits d'autrui.

De fait, protéger et entretenir son propre environnement, c'est d'abord respecter celui de son voisin. Conserver un patrimoine naturel qui ne nous appartient pas, c'est tout simplement respecter les droits d'autres hommes, ici et ailleurs. Ailleurs dans l'espace, bien sûr, mais aussi ailleurs dans le

temps : conserver le patrimoine biologique, c'est d'abord et fondamentalement sauvegarder la terre de nos enfants et petits-enfants.

Pourquoi, dans certains cercles "éclairés", est-il de bon ton de sourire des passions protectionnistes que suscitent bébés phoques, baleines ou éléphants ? Parce qu'il s'agit d'attitudes affectives, de sentiments, plutôt que d'argumentations rationnelles. Serait-il plus convenable de défendre la restauration de monuments historiques ? Ne serait-on pas choqué d'entendre évoquer, fut-ce à partir d'arguments rationnels, de calculs économiques, la démolition de la cathédrale de Chartres, sans que personne n'ose en rire ? Certes, les dinosaures ont tous disparu : ça ne nous empêche pas de vivre ! Peut-être même ne serions-nous pas là si ces grands reptiles n'avaient pas laissé le champ libre aux mammifères. Mais nous ne sommes pour rien dans cette extinction : si baleines, éléphants ou pandas venaient à disparaître, sans que nous n'ayions rien fait pour l'empêcher, alors ce serait bien différent. Nos cultures impliquent la mémoire. Elles sont faites de monuments, mais aussi de livres et de légendes, les uns et les autres riches de plantes et d'animaux variés : éléphants ou araignées, chênes ou

FAUT-IL ET PEUT-ON ÉVALUER LA BIODIVERSITÉ ?

On peut récuser le principe même d'une évaluation économique comme justification première des mesures de conservation de la biodiversité d'une part en raison du caractère pervers d'estimateurs économiques inadaptés, d'autre part parce que l'humain doit primer sur le monétaire. La monnaie est un outil et non une valeur.

Cela dit, une approche économique adaptée des enjeux de la nature et de son devenir - ressources génétiques, espèces, écosystèmes, paysages - paraît extrêmement nécessaire : en clair, on ne réduit pas la signification ou la valeur de la biodiversité à des équivalents monétaires, mais on peut estimer ses diverses valeurs possibles en termes économiques pour mieux peser dans des discours ou des rapports de force qui ne connaîtraient que ce langage et pour éclairer des choix à faire. En d'autres termes, ce travail économique est l'une des mesures à mettre en œuvre pour assurer une conservation durable de la biodiversité. Cependant, le bilan quantitatif de la diversité biologique et l'évaluation des modifi-

cations de son stock ne sont pas choses aisées.

Deux obstacles apparaissent : premièrement, il n'existe pas d'indicateur global et homogène de la diversité, entre les gènes, les espèces et les écosystèmes ; deuxièmement, une large part de cette biodiversité est inconnue.

Quelle économie développer dans ces conditions pour cerner les problèmes ? Évaluer monétairement les ressources génétiques, les espèces, la diversité des écosystèmes, c'est-à-dire mesurer économiquement l'utilité de chacun de ces éléments du patrimoine naturel pour l'homme est un véritable défi scientifique qui n'est surmontable que partiellement.

Ces ressources n'ont pas de valeur de marché et leur évaluation économique ne peut se faire que de manière indirecte : « l'indicateur de valeur utilisé est la richesse induite, autrement dit la richesse que créent les activités économiques dépendantes de l'existence des ressources génétiques » (Lévêque et Glachant, 1992).

Robert Barbault : Laboratoire d'Écologie (URA 258) - École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm - 75230 Paris Cedex 05.

1. « La diversité est l'une des grandes règles du jeu biologique. Au fil des générations, ces gènes qui forment le patrimoine de l'espèce s'unissent et se séparent pour produire ces combinaisons chaque fois éphémères et chaque fois différentes que sont les individus. Et cette diversité, cette combinatoire infinie qui rend unique chacun de nous, on ne peut la surestimer. C'est ce qui fait la richesse de l'espèce et lui donne ses potentialités ». Jacob (1981).

COMBIEN Y A-T-IL D'ESPÈCES VIVANTES ?

L'inventaire des formes vivantes est encore très loin d'être achevé, même dans des groupes que l'on considère comme bien connus.

Citons, par exemple, la découverte d'une nouvelle espèce de singe, en 1984 au Gabon ; celle d'une nouvelle espèce de palmier en Australie, à la fin des années soixante-dix : cet arbre qui peut atteindre 20 m de haut était pourtant passé inaperçu jusque là !

Mais naturellement, c'est parmi les invertébrés des forêts tropicales, les organismes des grands fonds marins ou les champignons ou microorganismes, que les lacunes dans nos connaissances sont les plus importantes :

- en 1991, ce n'est pas moins de 130 espèces nouvelles de blattes qui sont découvertes en Guyane !

- à la fin des années quatre-vingt, on découvre l'incroyable richesse spécifique des grands fonds marins : sur 21 m² de fond de l'Atlantique Nord, 798 espèces sont identifiées, qui représentent 171 familles ; 460 de ces espèces sont nouvelles pour la science (Grassle *et al.*, 1991) ;

- à la même époque, on découvre partout dans les océans une nouvelle catégorie d'organismes unicellulaires planctoniques, le picoplancton, mesurant de 0,2 à 2 microns. Ce picoplancton comprend une variété prodigieuse d'espèces encore à décrire (Lasserre, 1992) ;

- dans l'univers des microorganismes, bien plus divers qu'on imagine, le seul genre *Spiroplasma* - bactérie sans paroi cellulaire que l'on trouve à l'intérieur des insectes - pourrait renfermer jusqu'à 1 million d'espèces (Whitcomb et Hackett, 1989) !

- depuis 1969, David Hawksworth accumule les recensements de champignons présents dans les 185 ha de la Slapton Ley Nature Reserve du sud Devon, en Angleterre. Même si 1678 espèces de champignons ont été recensées, incluant 66 espèces nouvelles pour les îles Britanniques et 32 nouvelles pour la science, de nombreuses restent à découvrir (Hawksworth, 1992).

Actuellement, le nombre d'espèces vivantes décrites est de l'ordre de 1,4 million. On peut considérer que les estimations sont bonnes pour les vertébrés (près de 44 000 espèces connues) et les plantes à fleurs (250 000 espèces). Mais l'estimation totale de 1,4 million d'espèces ne représente que la partie visible de l'iceberg.

Combien y a-t-il donc d'espèces vivantes à la surface du globe ?

Plusieurs auteurs ont tenté de répondre à cette question à partir d'extrapolations qui consistent, pour la plupart, à évaluer la proportion immergée de l'iceberg - ou plutôt, de l'un des éléments de l'archipel d'icebergs que constituent les différents groupes d'êtres vivants - puis à généraliser cette proportion à l'ensemble. À partir du nombre d'espèces connues, il est alors aisé de déduire l'effectif total supputé (May, 1992).

Naturellement toutes ces spéculations reposent sur des hypothèses qui demandent à être vérifiées. L'analyse des "patrons" de diversité, c'est-à-dire des rapports de nombres d'espèces - entre monde tropical et monde tempéré, entre différentes catégories de taxons - doit permettre d'améliorer et de resserrer les estimations actuelles qui tournent autour de 10 millions d'espèces et se situent dans une gamme qui varie de 5 à 100 millions. En fait, cette frénésie pour quantifier la totalité des taxons existants ne doit pas oblitérer l'essentiel, à savoir :

- la plus grosse part d'entre eux est encore inconnue et cette ignorance est inégalement distribuée entre les divers phylums et entre les différentes régions du monde ;

- la richesse spécifique des divers groupes faunistiques et floristiques répond à des règles biogéographiques et écologiques qui peuvent être analysées et vérifiées ;

- les problèmes à résoudre par rapport à la diversité biologique peuvent l'être sans qu'une connaissance exhaustive de celle-ci soit immédiatement nécessaire.

roseaux hantent nos rêves, peuplent contes et légendes. Ainsi, la biodiversité est aussi une affaire humaine, biologiquement et culturellement.

L'approche biologique et écologique

Cette approche consiste à insister sur la signification biologique de la diversité du vivant. Parmi les arguments avancés j'en résumerai trois :

- La variabilité génétique des populations naturelles² est la condition première de leur survie à long terme, puisque d'elle dépend leur capacité d'adaptation à des conditions changeantes.

Les agronomes savent bien aujourd'hui que l'homogénéisation génétique des variétés de plantes produites et cultivées à une échelle industrielle les expose particulièrement aux ravageurs à évolution rapide,

virus, champignons ou insectes (Riba et Silvy, 1989).

Ainsi, tandis que les pratiques de croisement avaient réduit 85 % du maïs cultivé aux États-Unis à une presque totale homogénéité génétique, la résistance à la rouille fut surmontée par le champignon en 1970 et l'épidémie provoqua des dégâts considérables. En 1980, pour les mêmes raisons, 90 % de la récolte cubaine de tabac fut détruite par le mildiou !

- Si la variabilité génétique est, pour toute espèce, une assurance pour parer à l'imprévu, on peut dire que la diversité des espèces, et donc celle des écosystèmes, devrait être considérée dans les mêmes termes par l'homme, pour ses propres besoins connus ou à venir.

De fait, à l'heure où l'on parle beaucoup de changements climatiques ou planétaires, à l'heure où l'utilisation des sols et des milieux est profondément affectée par les besoins des hommes, on ne peut douter que changent les conditions de l'environnement dans les décennies à venir. Pour remédier à ces changements ou les contrôler, pour mieux gérer à notre convenance et d'une façon durable les systèmes biologiques dont nous dépendons, il faudra pouvoir disposer de toute la diversité des compétences écologiques qui existent dans la nature : gènes, complexes de gènes ; espèces, complexes d'espèces ; écosystèmes et paysages. Oui, la diversité biologique est bien un patrimoine précieux qu'il nous faut apprendre à conserver et à gérer.

- La diversité des écosystèmes et des paysages assure et régule les grands cycles biogéochimiques (eau, carbone, azote, phosphore...) essentiels au fonctionnement de la planète et à ses équilibres climatiques.

Cependant, il faut reconnaître que nos connaissances sur ce dernier point sont largement insuffisantes : la signification précise de la biodiversité pour le fonctionnement des écosystèmes et de la biosphère est encore largement inconnue, au-delà de la fonction particulière de certaines espèces dans des processus majeurs comme la production primaire, la nitrification, la fixation d'azote, etc. (Schulze et Mooney, 1993).

Catégories de valeur	Définitions
Valeurs d'usage	
Valeur de consommation directe	Consommation des ressources sans transformation : chasse, cueillette
Valeur productive	Utilisation des ressources génétiques dans des cycles productifs (obtention variétale, exploitation forestière, pêches, médicaments à base de plantes)
Valeur récréative	Exploitation sans consommation (promenade, safari-photo)
Valeur écologique	Liée à l'interdépendance entre organismes et au bon fonctionnement des systèmes naturels
Valeur d'option	Liée à l'exploitation future des ressources génétiques
Valeur d'existence	Liée à la satisfaction et au bien-être que procure l'existence de la biodiversité

Typologie des valeurs de la biodiversité proposée par les économistes (adapté de Lévêque et Glachant, 1992).

L'approche économique : la biodiversité comme "ressource naturelle"

Si l'extraordinaire diversité du vivant est bien l'expression, à la fois du jeu de la sélection naturelle et des enjeux qu'elle représente pour les espèces et les systèmes écologiques qui l'exhibent, alors c'est certainement une mine prodigieuse de solutions à bien des problèmes que rencontre notre propre espèce. Comme n'importe quel organisme en effet, l'homme doit lutter contre de nombreux autres êtres vivants, bactéries, virus, champignons, parasites, qui menacent sa santé ou s'attaquent à ses propres ressources : pourquoi ne pas utiliser à notre profit ces armes biologiques que l'Évolution a créées tout au long de milliards d'années chez des millions d'espèces ?

De fait, c'est ce que nous faisons depuis longtemps avec l'agriculture, l'amélioration des plantes, la sélection animale, la lutte biologique et, plus récemment, le génie génétique.

Plantes, animaux et microorganismes sont, à la fois, des sources de médicaments, d'aliments et de produits à usages variés :

fibres, bois, essences végétales... (Chauvet et Olivier, 1993). Cependant, l'évaluation de ces ressources en termes économiques est chose difficile, discutée (voir encadré 2), même si des essais intéressants ont été faits dans ce domaine en distinguant quatre catégories de valeurs : valeurs d'usage ; valeurs d'option ; valeurs d'existence et valeurs écologiques. Le tableau ci-dessus en donne les définitions.

COMMENT POSER LES PROBLÈMES ?

On l'aura compris, les problèmes qui se posent sont clairement de deux types différents, les uns relevant du référent écologique et biologique, les autres exigeant un référent social et économique. Dans le premier cas, on est concerné par ce que l'on peut appeler la dynamique de la biodiversité : origine, mécanismes de maintien, fonctions, érosion, tandis que dans le second on se préoccupe de sa conservation, de son utilisation, de sa gestion en un mot.

C'est l'existence de ce second volet qui justifie le succès politique et médiatique du

2. Le concept de population est ici tout à fait essentiel. Pour banal qu'il paraisse dans le cas d'une espèce comme la nôtre si essentiellement sociale, donc organisée en populations, il échappe à l'attention quand on considère les autres êtres vivants, plantes ou animaux. Les populations naturelles sont des objets de recherche complexes, qui constituent la matière d'une discipline aujourd'hui bien identifiée, la biologie des populations, où se rejoignent écologie, éthologie, génétique, physiologie, systématique. Pour simplifier, on dira ici qu'une population est un ensemble d'organismes, habituellement sexués, qui peuvent se croiser entre eux et partagent le même pool génétique.

terme de biodiversité et les débats qui entourent la Convention sur la diversité biologique.

Dans le cadre limité de ce texte, je me cantonnerai cependant à la perspective biologique et, à cet égard, l'écologie des populations et des peuplements me paraît constituer un excellent cadre pour analyser la dynamique de la biodiversité (Barbault, 1992 ; Barbault et Hochberg, 1992).

Richesse spécifique, diversité spécifique : voilà des concepts très classiques en écologie. En même temps que les écologues discutaient des causes de la diversité spécifique, les généticiens se penchaient sur la variabilité génétique des populations naturelles. Depuis plus longtemps encore, paléontologues et systématiciens recensaient la diversité des êtres vivants et tentaient d'en reconstituer l'histoire et les liens de parenté.

Alors qu'y-a-t-il de véritablement nouveau dans l'intérêt actuel pour la diversité biologique ? En ce qui concerne l'approche scientifique de la question, et particulièrement écologique, on remarque notamment que :

- l'accent est placé sur la signification fonctionnelle de la biodiversité, avec une prise en compte explicite des diverses dimensions de celle-ci ;

- l'éclairage se déplace de l'espèce au système (métapopulations³, peuplements, écosystèmes, paysages) ;

- la perspective "environnement" des problèmes est mise en relief.

Relier entre elles les différentes dimensions de la biodiversité

Bien que la biodiversité puisse être étudiée à tous les niveaux d'organisation des systèmes biologiques et écologiques, depuis les complexes moléculaires jusqu'à la biosphère tout entière, il paraît avantageux de rassembler cette diversité d'approches à travers une structuration schématique en niveaux

Figure 1 – Une façon (parmi d'autres) d'exprimer les trois composantes de la diversité biologique : les éléments représentés dans ce système sont des populations réparties en trois niveaux trophiques distincts : des espèces ressources, R, les espèces S qui s'en nourrissent et leurs prédateurs ou parasites, P qui coiffent le système. Les flèches en trait plein traduisent les flux de matière et d'énergie de mangé à mangeant ; la dynamique de ce système, réseau trophique simplifié, doit être appréhendée aux différentes échelles d'espace et de temps. Naturellement, la diversité génétique ciblée à titre d'exemple sur la population P₂ dans l'encadré 1 vaut pour chaque population du système, P₁, S₁, S₂ ou R₁. De la même façon, la diversité spécifique analysée dans l'encadré 2 à l'échelle du groupe fonctionnel constitué des espèces S₁, S₂, S₃ doit l'être aussi à celle des groupes P₁ et R₁. L'ensemble donne la diversité spécifique totale du système.

hiérarchiques interdépendants ; on peut reconnaître notamment :

- la diversité infraspécifique, d'ordre génétique et phénotypique, appréhendée à l'échelle des populations et des espèces ;
- la diversité spécifique (voir encadré 2), appréhendée à l'échelle de groupes fonctionnels (guildes, niveaux trophiques⁴) ;
- la diversité fonctionnelle, appréhendée à l'échelle des écosystèmes.

Dans cette perspective qui privilégie la dynamique de communautés plurispécifiques et le parti pris de faire des populations les unités élémentaires des systèmes étudiés (Barbault, 1992 ; Barbault et Hochberg, 1992),

on peut représenter la biodiversité de manière schématique comme le montre la figure 1.

Cette représentation a toutefois un triple inconvénient :

- gommer la dimension temporelle et historique des problèmes ;
- laisser dans l'ombre la question centrale des relations de parenté entre taxons⁵ ;
- ignorer la toile de fond spatiale, avec son hétérogénéité à de multiples échelles, de l'écosystème proprement dit au paysage et à la biosphère.

En outre, la notion de groupe fonctionnel, comme ce que l'on entend par "diver-

sité fonctionnelle”, mérite une réflexion approfondie.

Déplacer l'éclairage de l'espèce au système

En dépit de ces inconvénients, sur lesquels je reviendrai, le schéma précédent a l'extrême avantage de substituer une vision systémique, et donc profondément écologique, à une vision trop exclusivement “inventaire” dans laquelle l'espèce est l'arbre qui cache la forêt.

Il y a plusieurs raisons pour poser les problèmes relatifs à la biodiversité au niveau des communautés plurispécifiques ou des

réseaux trophiques (Barbault et Hochberg, 1992 ; Pimm, 1992). De fait, mettre au premier plan la dynamique des peuplements dans une approche écologique de la biodiversité, c'est :

- lier les problèmes de biologie des populations et de biologie de la conservation au contexte écologique qui leur donne une certaine généralité et leur véritable signification ;
- encourager les approches qui prennent en compte aussi bien la structure hiérarchisée de la biodiversité que sa signification fonctionnelle depuis l'individu jusqu'au paysage ;

Figure 2 – Facteurs contribuant à la mise en place et à la dynamique de la biodiversité (modifié de Wiens, 1989, in Barbault, 1992).

3. On appelle métapopulation un ensemble de populations de même espèce ou subdivisions de populations caractérisées par des processus d'extinctions et de recolonisations locales (populations morcelées avec possibilités d'échanges d'individus et de gènes entre ses subdivisions).

4. Il est d'usage en écologie d'appréhender les espèces à travers la fonction qu'elles jouent dans les écosystèmes. Il s'agit généralement d'une fonction trophique, caractérisée par le type de ressources consommées : ressources minérales utilisées par les plantes vertes ; ressources végétales de diverses natures exploitées par les herbivores ou les granivores, etc. Dans ce contexte on appelle “guilde”, au sein d'un écosystème, un ensemble d'espèces apparentées (oiseaux, lézards, rongeurs...) exploitant un même type de ressources : guilde d'oiseaux nectarivores, guilde de rongeurs granivores, etc. La guilde est donc un exemple de groupe fonctionnel (comme les trois espèces S1, S2 et S3 représentées sur la figure 1 qui schématisent un réseau trophique : ensemble d'espèces réunies par des relations de type mangeur-mangé).

5. Les catégories de la classification animale et végétale sont hiérarchisées en regroupements de plus en plus larges, à partir des entités de base que sont les espèces jusqu'aux grands types “architecturaux” d'organismes que sont les embranchements ou phylums (plantes à fleurs, vertébrés, vers plats...) en passant par les genres, les familles, les ordres, les classes. Les individus de différentes catégories ou entités taxonomiques de cette classification sont appelés taxons. Ainsi, les espèces d'un même genre ont une parenté plus étroite que des espèces appartenant à des genres différents - et *a fortiori* à des familles, des ordres ou des embranchements différents. L'approche phylogénétique de la biodiversité, ignorée dans cet article, est évidemment tout à fait essentielle au sens plein de ce terme.

■ souligner les mécanismes qui conduisent localement à la mise en place, au maintien ou à la réduction de la diversité biologique, reliant ainsi les structures aux processus.

De nombreux facteurs ont été invoqués pour expliquer la diversité spécifique des communautés animales et végétales, depuis des contraintes géographiques jusqu'à des raisons historiques en passant par la diversité des interactions biotiques (Begon *et al.*, 1986 ; Barbault, 1992, par exemple).

Dans les années soixante et soixante-dix, sous l'impulsion de Hutchinson et MacArthur, l'écologie des communautés connut un renouvellement profond, avec un renforcement de l'éclairage théorique mais, par ailleurs, une focalisation excessive sur la compétition interspécifique comme facteur majeur d'organisation des peuplements (Cody et Diamond, 1975 ; Roughgarden, 1983). Il en résulta une profusion de travaux théoriques et empiriques reliant la richesse spécifique des guildes à l'abondance et la diversité des ressources. Avec la décennie quatre-vingt, s'ouvre une nouvelle ère pour l'écologie des peuplements : la compétition redevient un facteur parmi d'autres tandis que s'imposent à l'attention la variabilité temporelle et l'hétérogénéité spatiale (Strong *et al.*, 1984 ; Diamond et Case, 1986 ; Barbault, 1992). C'est de toute première importance pour les questions relatives aux effets directs et indirects des perturbations d'origine humaine sur la biodiversité.

On peut résumer ce bilan, dans la perspective qui est la nôtre ici, par un schéma classique dans sa conception mais remis à jour (figure 2) : c'est dans ce cadre que doivent être posées aujourd'hui les questions relatives à la dynamique de la biodiversité, que l'on se place du point de vue théorique ou que l'on adopte celui du biologiste de la conservation.

En d'autres termes, insister sur la dimension dynamique des phénomènes dont la biodiversité n'est que le bilan apparent, dans une perspective systémique, c'est mobiliser la totalité des acquis de la biologie des populations et de l'écologie des communautés.

Souligner la perspective "environnement"

Ce nouvel intérêt pour la diversité biologique évoqué en introduction, et particulièrement mis en relief par la Convention sur la diversité biologique, résulte en grande partie des préoccupations croissantes relatives à la préservation de la biosphère : chercheurs, hommes politiques et simples citoyens sont de plus en plus conscients de l'importance qu'il y a à comprendre comment fonctionne la biosphère avant de prétendre la gérer (Di Castri, 1989 ; Di Castri et Younès, 1990 ; Lubchenco *et al.*, 1991 ; Solbrig, 1991).

Si l'on garde cela présent à l'esprit, il est clair que les problèmes relatifs à l'origine, au maintien, à l'érosion ou à la restauration de la biodiversité, doivent être posés sur une toile de fond systémique et écologique qui souligne les liens entre sociétés humaines, changements planétaires et systèmes écologiques (figure 3). D'un point de vue écologique en effet, les sociétés humaines influent directement et indirectement sur les interactions géosphère-biosphère et le fonctionnement même de la biosphère par le jeu de la dynamique des écosystèmes et des paysages. Si l'un des aspects de cette dynamique d'ensemble repose sur les cycles bio-géochimiques, l'autre relève de la dynamique des populations et des communautés. C'est par là que les problématiques "biodiversité" devraient relever de grands programmes tels que IGBP et SBI⁶ (Lubchenco *et al.*, 1991 ; Barbault et Hochberg, 1992). Cependant, les recherches sur la diversité biologique ne doivent pas être considérées simplement comme un sous-produit des connexions logiques schématisées dans la figure 3 : « biodiversity is the tangible currency which is influenced by, and reflects the state of the biosphere itself » (Barbault et Hochberg, 1992).

En d'autres termes, développer une théorie générale dans le but de lier les patterns de diversité avec la dynamique des populations et la structure des peuplements et des réseaux trophiques est, à mon avis, la voie la plus féconde pour comprendre et prédire la diversité et ses changements. C'est en tout cas pré-

Figure 3 – La gestion de la biosphère ou de la diversité biologique implique la prise en compte des actions et priorités des sociétés humaines. Mais cela suppose aussi, sur le plan scientifique, une analyse du fonctionnement des systèmes écologiques en cause : la dynamique des populations et des peuplements est au cœur de cette analyse (d'après Barbault et Hochberg, 1992)

férable à l'accumulation d'études descriptives en dehors de toute base commune.

LEÇONS ET PERSPECTIVES

La diversité biologique est une caractéristique essentielle du vivant : son essence même pourrait-on dire. Sur ce plan, la biologie des populations et l'écologie des communautés apportent les fondements théoriques et méthodologiques pour une approche renouvelée de la dynamique de la biodiversité. Inversement, la montée en puissance de préoccupations et d'intérêts pour la diversité biologique, ses origines, son maintien, sa restauration et sa conservation, devrait favoriser un renouvellement de la biologie des populations et des communautés et leur développement comme sciences prédictives.

Naturellement, cette approche écologique que j'ai choisi de présenter ici n'est pas la seule à préconiser : des approches génétiques, paléobiologiques, biogéographiques et taxonomiques sont tout aussi essentielles à mettre en œuvre simultanément.

Une deuxième leçon majeure qui se dégage de ce rapide survol est que la biodiversité est l'expression d'enjeux : enjeux en terme de survie pour les espèces elles-mêmes, homme compris ; mais aussi enjeux pour les sociétés humaines, en termes de conflits d'intérêts, de compétition pour les ressources. Il y a de toute évidence nécessité de débats sur les objectifs. Parler de gestion – qu'il s'agisse de la gestion de la biodiversité ou de celle de la biosphère toute entière – c'est poser la double question : pour qui ? et pour quoi ? Vaste problème qui correspond au second volet de la problématique associée à la biodiversité et auquel doivent s'attaquer, à côté et avec les sciences du vivant, celles de l'homme et de la société. Parce que l'essentiel des ressources biologiques se localise dans les pays du Sud tandis que les convoitises pour ces ressources prédominent au Nord ; parce que les niveaux de développement sont inégaux entre Nord et Sud et que la croissance démographique est surtout préoccupante au Sud, la problématique "biodiversité" ne saurait se réduire à une analyse de gestion biologique des ressources naturelles : elle est liée à la problématique du développement durable et impose une dimension sociale, économique et politique. L'heure est venue d'engager une véritable réflexion sur ce qu'implique réellement, au-delà des mots, ce concept décisif de "développement durable", ainsi que le souligne très subtilement Jean-Marie Legay (1993).

Enfin, dernière leçon : les problèmes abordés indirectement ici, comme tous les problèmes d'environnement, nécessitent une mobilisation de la plupart des disciplines scientifiques et... l'engagement des citoyens. En effet, les obstacles ne sont ni seulement ni même principalement d'ordre scientifique ou technique : les problèmes posés mettent en jeu la diversité des cultures, la divergence des intérêts. La conservation, comme la gestion ou l'exploitation de la biodiversité, implique en effet des choix et décisions d'ordre social ou économique, voire politique. Il y a là place à de vastes débats, régionaux, nationaux et internationaux, autant qu'à d'intéressantes problématiques de recherche. Ainsi, le défi à relever est très clairement un défi de civilisation. ■

Références

- Barbault R. (1992). *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Paris, Masson.
- Barbault R. et Hochberg M. (1992). Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs, *Acta Oecologica*, 13, 137-146.
- Begon M., Harper J.L. et Townsend C.R. (1986). *Ecology, Individuals, Populations and Communities*. Oxford, Blackwell Sc. Publ.
- Chauvet M. et Olivier L. (1993). *La biodiversité, enjeu planétaire*. Paris, Sang de la Terre.
- Cody M.L. et Diamond J.M. (eds) (1975). *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Belknap Press of Harvard University.
- Diamond J. and Case T.J. (eds) (1986). *Community ecology*. New York, Harper & Row.
- Di Castri F. (1989). Global crises and the environment, In G.B. Marini-Bettolo (ed.), *A modern approach to the protection of the environment. Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia*, Vatican, 75, 7-39.
- Di Castri F. et Younés T. (1990). Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème, *Acta Oecologica*, 11, 429-444.
- Grassle J.F., McIntyre A.D. et Ray G.C. (1991). Marine biodiversity and ecosystem function, *Biology International*, 23.
- Hawksworth D.L. (1992). Biodiversity in microorganisms and its role in ecosystem function, 83-93, In O.T. Solbrig, H.M. van Emlen et P.G. van Oordt (eds), *Biodiversity and Global Change*, IUBS Monograph 8.
- Jacob F. (1981). *Le jeu des possibles*, Paris, Fayard.
- Lasserre P. (1992). The role of biodiversity in marine ecosystems, 105-130, In O.T. Solbrig, H.M. van Emlen et P.G. van Oordt (eds), *Biodiversity and Global Change*, IUBS Monograph 8.
- Legay J.M. (1993). Ici et maintenant, plus tard et ailleurs, *Natures, Sciences, Sociétés*, 1, 144-147.
- Lévêque F. et Glachant M. (1992). Diversité biologique. La gestion mondiale des ressources vivantes, *La recherche*, 239, 114-123.
- Lubchenco J. et al. (1991). The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda, *Ecology*, 72, pp. 371-412.
- May R.M. (1992). L'inventaire des espèces vivantes, *Pour la Science*, 182, 30-35.
- Pimm S.L. (1992). *The balance of nature ? Ecological issues in the conservation of species and communities*, Chicago, The University of Chicago Press.
- Riba G. et Silvy C. (1989). *Combattre les ravageurs des cultures. Enjeux et perspectives*, INRA.
- Roughgarden J. (1983). Competition and theory of community ecology, *Am. Nat.*, 22, 583-601.
- Schulze E.D. et Mooney H.A. (1993). *Biodiversity and Ecosystem Function*, Berlin, Springer-Verlag.
- Solbrig O.T. (ed) (1991). *From genes to ecosystems : a research agenda for biodiversity*, Paris, IUBS.
- Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G. et Thistle A.B. (eds) (1984). *Ecological communities. conceptual issues and the evidence*, Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Whitcomb R.F. et Hackett K.J. (1989). Why are there so many species of molluscs ? An essay on prokaryotic diversity, 205-240, In L. Knutson et A.K. Stoner (eds), *Biotic Diversity and Germplasm Preservation, Global Imperatives*, Kluwer Academic.
- Wiens J.A. (1989). *The ecology of birds communities*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Wilson E.O. (1988) (version française 1989), *La diversité du vivant menacée*. *Pour la Science*, 145, 66-73.