

DU THÉORIQUE AU CONCRET : LA BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

JACQUES BLONDEL

Résumé en anglais p. 18

L'émergence de la Biologie de la Conservation, *science de la rareté et de la diversité* comme l'appelle Soulé (1986), date de la fin des années soixante (le périodique *Biological Conservation* est né en 1968). Considérée par Cockburn (1991), mais de façon trop exclusive, comme une branche appliquée de la biologie évolutive, son développement et ses objectifs ont été analysés par Brussard (1985). Elle résulte pour l'essentiel de la combinaison de deux événements : le développement d'une véritable écologie scientifique dotée d'un cadre théorique qui la démarqua définitivement de l'"Histoire Naturelle" dont elle est l'héritière, et le constat d'une érosion accélérée des diversités biologiques, connue depuis longtemps par les biologistes, mais soulignée en des termes alarmants à la fin des années quatre-vingt (Myers, 1987 ; Wilson, 1988 ; Soulé et Kohn, 1989). La Biologie de la

Conservation a deux objectifs : le premier est d'évaluer les impacts de l'action de l'homme sur les systèmes naturels et le second, de développer des solutions appropriées pour éviter l'extinction des populations et des espèces, ainsi que pour lutter contre la dégradation des écosystèmes (Primack, 1993). Elle fonde son action sur plusieurs disciplines (biologie et génétique des populations, écologie des communautés, écologie des paysages) et se situe à l'interface des sciences biologiques et des sciences sociales (sociologie, anthropologie, économie, philosophie) avec lesquelles elle doit établir un étroit partenariat. Plusieurs courants caractérisent le développement de la Biologie de la Conservation en tant que discipline scientifique dotée d'un arsenal conceptuel et méthodologique qui la distingue de la *Protection de la Nature* traditionnelle. Je n'en évoquerai que quatre ayant trait à ces

niveaux d'organisation que sont les peuplements et les populations, et me limiterai à l'aspect biologique de la question.

Une approche déterministe de la diversité spécifique

La Biologie de la Conservation est née dans le contexte du corps de doctrine élaboré dans les années soixante par quelques grands rénovateurs de l'écologie, en particulier Hutchinson, Preston et MacArthur. Les questions que pose Hutchinson (1959) dans un article célèbre "Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals" portèrent sur la notion de niche écologique, de coexistence entre espèces et de structure des communautés, bref de diversité spécifique. Ce fut le point de départ d'un fantastique élan de recherche qui se concrétisa à travers trois théories qui découlent logiquement les unes des autres, la *théorie de la niche*, celle des *équilibres dynamiques* et son célèbre prolongement, la *théorie de biogéographie insulaire* proposée par MacArthur et Wilson (1967). Les fondements et applications de cette logique de pensée sont expliqués dans trois ouvrages de référence, le *Geographical Ecology* de MacArthur (1972), le volume qui fut dédié à ce dernier après sa mort prématurée, *Ecology and Evolution of Communities* (Cody et al., 1975) et l'ouvrage de Cody (1974), *Competition and the Structure of Bird Communities*. Selon ce corps de doctrine, et pour être bref et schématique, le processus majeur qui préside à la coexistence des espèces dans un même habitat, donc à la

RÉSUMÉ : Du théorique au concret : la biologie de la conservation

La Biologie de la Conservation s'est développée au cours des vingt dernières années dans le contexte de l'érosion accélérée des diversités biologiques. Considérée à l'origine comme une application pratique de la théorie de biogéographie insulaire, elle a peu à peu acquis ses propres concepts et méthodes et se situe aujourd'hui à l'interface des sciences biologiques et des sciences de la société. Son objectif est de déceler les conséquences de l'action de l'homme sur les systèmes naturels et de développer des méthodes, puis les appliquer pour stopper la dégradation des systèmes biologiques, voire les restaurer. Elle s'appuie sur l'écologie des com-

munités, qu'elle a contribué à rénover, pour connaître et prédire le déterminisme des distributions et des abondances en fonction de la structure, de la dynamique et de la configuration géographique des habitats. À l'échelle des populations, des recherches très actives se développent sur les petites populations isolées ainsi que sur les populations subdivisées dans l'espace dans le but de prédire les conséquences génétiques et démographiques des réductions d'effectifs et de la fragmentation des populations. La dimension technique de la Biologie de la Conservation ne saurait toutefois suffire à résoudre la crise écologique contemporaine.

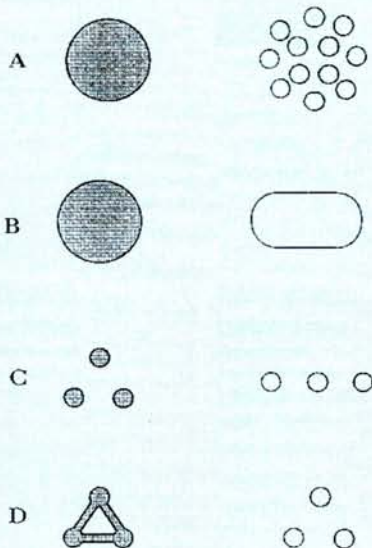
structuration des communautés (ou peuplements), est la compétition interspécifique qui règle, à travers des processus actuels et/ou passés, le partage des niches entre espèces. Deux présupposés sont sous-jacents à cette approche :

- les peuplements sont des assemblages clos, plus ou moins autarciques et peu sensibles aux perturbations naturelles et aux influences de leur voisinage ;

- l'espace est saturé en permanence (il n'y a pas de "niches vacantes") de sorte qu'une espèce ne peut s'introduire dans un peuplement que si une autre le quitte par extinction locale.

Comme la durée de vie d'une population locale n'est pas indéfinie, tout peuplement se caractérise par un renouvellement d'espèces, les extinctions locales autorisant de nouvelles colonisations, d'où la notion d'équilibre dynamique entre colonisation et extinction. Il s'agit là d'une perspective déterministe et prédictive de la composition et de la structure des communautés. Dès son émergence, la théorie de biogéographie insulaire a joué un rôle considérable en Biologie de la Conservation, notamment dans la définition de la superficie et de la configuration géographique optimales des réserves puisqu'aussi bien, ces dernières sont souvent des "îles d'habitat" isolées en milieu continental (Diamond, 1975 ; Terborgh, 1976 ; Wilson et Willis, 1975 ; etc.). La question qui se posait était la suivante : à superficie totale égale, vaut-il mieux une seule grande réserve d'un seul tenant ou plusieurs petites réserves isolées ? C'est la fameuse problématique SLOSS (*Single-Large Or Several Small*) (encadré). Ces fondements théoriques sous-tendent la plupart des travaux – et ils sont légion – sur les effets de la fragmentation des habitats sur les diversités biologiques (cf. par exemple Galli *et al.*, 1976 ; Forman *et al.*, 1976 ; Robbins, 1979 ; Burgess et Sharpe, 1981 ; Whitcomb *et al.*, 1981 ; Lynch et Whighal, 1984 ; Opdam *et al.*, 1985 ; Pimm *et al.*, 1988 ; Terborgh, 1992). Tous soulignent l'importance de la superficie des habitats et de leur degré d'isolement sur la distribu-

BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE ET DÉFINITION DES ESPACES PROTÉGÉS



Pour chaque paire de figures, la configuration de gauche est préférable à celle de droite, même si les deux représentent la même superficie. La démarche repose sur les présupposés suivants :

A : à surface protégée égale, une seule grande réserve est meilleure que plusieurs petites parce qu'elle permet l'existence d'une plus forte diversité de microhabitats et favorise la survie d'espèces naturellement rares liées aux habitats de vaste superficie (par exemple les espèces de la "forêt profonde") ;

B : une forme circulaire est préférable à toute autre parce qu'elle minore le rapport périmètre/superficie, donc les effets de lisière qui favorisent la pénétration d'espèces "illégitimes" car étrangères au système, telles que compétiteurs et surtout prédateurs ;

C : la distance entre les réserves doit être aussi courte que possible et ces dernières disposées en archipel compact de manière à favoriser la dispersion entre réserves (constitution de métapopulations, c'est-à-dire de réseaux de populations locales interconnectées les unes aux autres) ;

D : des corridors de dispersion facilitent les échanges entre réserves (d'après Wilson et Willis, 1975).

tion des espèces. Beaucoup de parcs et de réserves ont été fondés sur les prémisses de cette théorie, notamment aux États-Unis. Cependant, plusieurs études empiriques ont nuancé ces généralisations en montrant que davantage d'espèces rares peuvent être conservées sur plusieurs petites réserves que sur un grand espace d'un seul tenant (Järvinen, 1979 ; Simberloff et Gotelli, 1984). Tout dépend évidemment de la diversité des habitats à l'échelle régionale et du soin que l'on prend, ou des disponibilités que l'on a, à choisir l'emplacement des réserves.

Une vision plus réaliste du monde réel

Le bien fondé des applications de la théorie de biogéographie insulaire en Biologie de la Conservation a été vigoureusement remis en cause. Haila et Kouki (1994) résumant le problème en disant qu'*in abstracto*, la problématique SLOSS est une "non-question" tant que les facteurs qui régissent les distributions et abondances locales des populations ne sont pas précisés dans chaque situation particulière. En confrontant les modèles à l'évidence empirique et expérimentale, Shafer (1990) a fait une revue particulièrement éclairante de ce sujet brûlant. Un consensus se dégage aujourd'hui pour reconnaître que les stratégies de définition d'espaces protégés doivent davantage être construites de façon pragmatique en fonction d'objectifs précis de conservation qu'en fonction des critères souvent inapplicables des théories générales (Soulé et Simberloff, 1986 ; Primack, 1993). On n'adoptera pas la même stratégie selon que l'objectif est de conserver l'ensemble des communautés végétales et animales du complexe forestier de Bialowieza, Pologne (avec ses 47 km², la superficie de ce parc est en fait insuffisante pour assurer la survie des populations de grands carnivores), une population viable de Guépard dans une savane africaine ou une population de Fritillaire dans une prairie française.

Malgré la valeur heuristique indiscutable des concepts issus de la théorie de biogéographie insulaire (cf. Whitcomb, 1977 ; Shaffer et Samson, 1985), un cou-

rant de contestation s'est très rapidement manifesté pour souligner les insuffisances conceptuelles et l'irréalisme biologique d'une théorie qui présuppose que les peuplements sont des *systèmes clos en équilibre* (figure 1, haut). Il est vrai que la plupart des travaux s'y référant tenaient surtout compte des nombres d'espèces sans considérer plusieurs paramètres importants, en particulier les effectifs des populations, leur aptitude à la dispersion, le rôle de la *rareté* et, surtout, une triple stochasticité, celle de la démographie des populations, celle de leur génétique et celle de leur environnement. La réfutation de plusieurs postulats (saturation de l'espace écologique, équilibres dynamiques médiatisés par la compétition, stabilité spatio-temporelle des communautés), a conduit à l'émergence d'une école stochastique et probabiliste selon laquelle les communautés sont des *systèmes ouverts et variables* (figure 1, bas) soumis à bien d'autres facteurs

que la compétition, en particulier les hasards de colonisation, les perturbations d'origine biotique et abiotique, l'hétérogénéité spatio-temporelle, les effets d'échelle et l'importance des attributs spécifiques des populations concernées (Abele et Connor, 1979 ; Simberloff, 1980 ; Simberloff et Abele, 1982 ; Strong *et al.*, 1983 ; Järvinen et Haila, 1983 ; Wiens, 1983 ; etc.).

L'aspect simplificateur de la théorie des équilibres dynamiques est dénoncé par la nature même des communautés vivantes : loin d'être fermées et autarciques, ces dernières sont au contraire ouvertes et traversées par des flux de matière et de propagules. On sait aujourd'hui (Sousa, 1984 ; Pickett et White, 1985) que chaque région est caractérisée par un régime spontané de perturbation qui lui est propre (climat régional, événements récurrents de prédation ou de parasitisme), lequel définit un système d'hétérogénéité à l'échelle du paysage. Pour prendre l'exemple d'un massif forestier, les perturbations déclenchent dans le temps et dans l'espace une série de successions écologiques locales qui font de la forêt un paysage bariolé parsemé de successions à des stades divers de développement (*encadré*). Les richesses spécifiques à l'échelle du paysage (diversité dite "gamma") ne peuvent être maintenues que s'il existe une série d'habitats de structure différente dont l'organisation spatiale est produite par les perturbations. Lorsque la dynamique successionnelle transforme l'habitat d'une espèce, celle-ci ne peut survivre que si elle trouve dans le voisinage, c'est-à-dire dans ses limites de dispersion, un habitat semblable qui n'existe que si une autre succession a été déclenchée un peu plus tard dans le paysage. D'où le concept de "métaclimax" (au-delà du climax traditionnel) (Blondel, 1986, 1987, 1995) qui est « l'ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle du paysage ». Considérées par l'école déterministe de Hutchinson-MacArthur comme un bruit de fond sans grande importance biologique, les pertur-

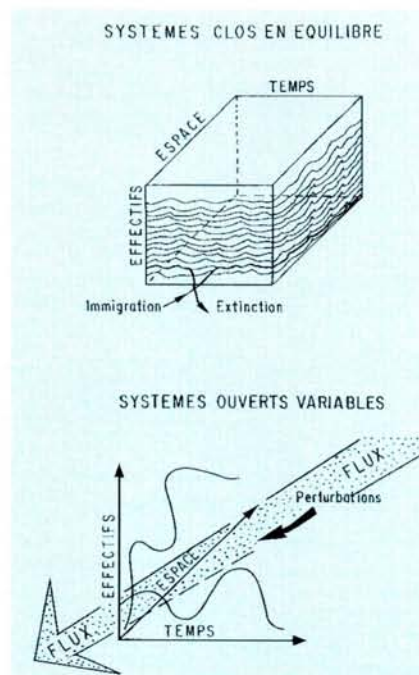
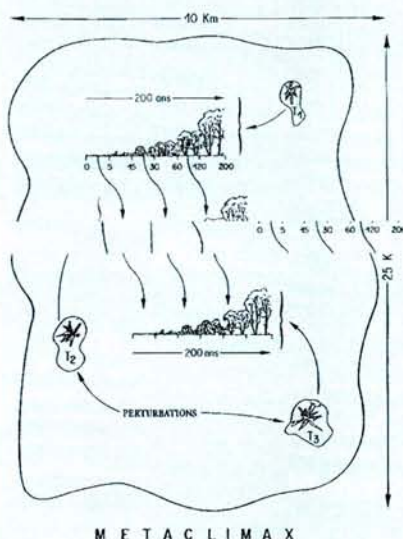


Figure 1 - Deux conceptions de la structure des peuplements. En haut, la conception déterministe de peuplements clos où chaque espèce sature son espace écologique ; en bas la conception "stochastique" illustrant la variabilité des effectifs des populations dans l'espace et dans le temps ainsi que le rôle majeur des perturbations dans les flux d'organismes.

DYNAMIQUE DES SYSTÈMES FORESTIERS ET DIVERSITÉ BIOLOGIQUE

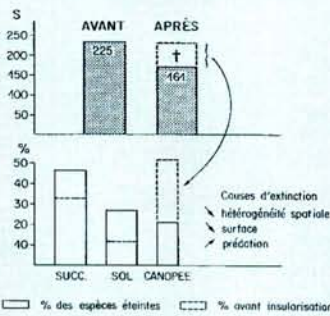
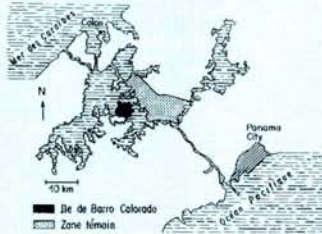


À l'échelle d'un paysage forestier naturel de plusieurs dizaines, voire centaines de kilomètres carrés, les perturbations naturelles (T1, T2, T3, incendies, ouragans, épidémies, "ravages" des grands ongulés et, à plus petite échelle, chablis) déclenchent des successions écologiques. Les espèces caractéristiques des différentes étapes qui jalonnent le processus successional (six sont indiquées sur les trois successions schématisées sur cette figure) ne peuvent survivre à l'échelle du massif forestier que si elles trouvent dans le voisinage d'autres habitats convenables quand les premiers ne permettent plus leur survie. D'où la nécessité de successions asynchrones qui garantissent en permanence la totalité des habitats nécessaires à toutes les espèces à l'échelle du paysage (métaclimax). Les forêts naturelles sont des mosaïques d'habitats d'âge variable, la structure des compartiments de la mosaïque étant déterminée par la nature et l'ampleur des perturbations. La nature probabiliste des perturbations nécessite de vastes espaces pour que le régime régional de perturbation s'applique normalement. Dans les forêts aménagées, des perturbations peuvent être artificiellement provoquées pour maintenir la diversité biologique naturelle (Blondel, 1995).

bations deviennent alors un mécanisme essentiel au maintien de la diversité spécifique (Sousa, 1984 ; Strong, 1977 ; Hartshorn, 1978). Les perturbations sont imprévisibles dans le temps et dans l'espace sur le court terme, mais leur récurrence les rend prévisibles sur le long terme de sorte qu'elles ont été intégrées dans les processus de spéciation (macro-évolution) et dans l'évolution des traits d'histoire de vie des espèces et des populations (micro-évolution). L'imprévisibilité du court terme garantit le fonctionnement écologique "au jour le jour" des systèmes biologiques mais leur prévisibilité à long terme conditionne leur évolution, c'est-à-dire le capital d'espèces léguées par l'histoire à l'échelle régionale. L'écologie des paysages et la biologie de la conservation se réfèrent à ce courant de pensée et à ses méthodes qui permettent d'asseoir les fondements de la gestion des paysages fragmentés. Le cas de l'île de Barro Colorado (Panama) est exemplaire à cet égard (encadré). Dans les forêts scandinaves, le contrôle des incendies spontanés par les compagnies forestières depuis le début du siècle se traduit par la disparition des stades pionniers des successions riches en feuillus (Bouleaux, Trembles) et, par voie de conséquence, celle des cortèges faunistique et floristique qui leur sont associés (pics, insectes, plantes) (Carlson, communication orale). Ces deux exemples soulignent l'importance des perturbations dans le maintien des diversités biologiques à l'échelle régionale.

Diversité génétique et extinction

La biologie des petites populations isolées, par exemple sous l'effet de barrières qui suppriment les échanges d'individus entre populations locales, est l'un des grands chapitres de la Biologie de la Conservation. Le concept MVP (*Minimum Viable Populations*) s'efforce de définir quel est l'effectif minimal d'individus qu'une population doit présenter pour éviter les risques d'extinction par stochasticité démographique ou sous l'effet d'une baisse de diversité génétique. Le cas du mouton Bighorn (*Ovis canadensis*), dont 120 populations isolées sont suivies

L'EXEMPLE D'UN PARC TROP PETIT :
L'ÎLE DE BARRO COLORADO

L'insularisation du site de Barro Colorado, consécutive au percement du canal de Panama en 1917, a entraîné en quelques décennies l'extinction de 64 espèces d'oiseaux (Willis et Eisenmann, 1979). Le plan de situation (en haut) situe l'île, qui fut érigée en Parc National, par rapport à une zone témoin continentale. La compétition interspécifique a été écartée comme cause immédiate des extinctions dont la plupart ont frappé des espèces de stades transitoires des successions écologiques. Quand ce qui est devenu l'île de Barro Colorado faisait partie d'un vaste complexe forestier, le régime de perturbation provoquait, à une échelle d'espace plus vaste, des déplacements régionaux de populations que les nouvelles barrières isolant l'île ont rendu impossibles. Le parc est tout simplement trop petit pour garantir l'hétérogénéité spatio-temporelle entretenue par les perturbations naturelles qui caractérisent la forêt humide d'Amérique Centrale (Foster, 1980). Certaines espèces de la canopée et de nombreuses espèces liées au sol se sont éteintes en raison d'une diminution de la superficie des habitats et, surtout, d'une augmentation des pressions de prédation exercées par des prédateurs "illégitimes", car ne faisant pas partie des systèmes d'origine, et à la disparition des "top-prédateurs" qui contrôlaient l'abondance des "mésoprédateurs", lesquels sont devenus particulièrement meurtriers. (d'après Karr, 1982).

depuis plus de 70 ans, est particulièrement démonstratif : toutes les populations dont les effectifs étaient inférieurs à 50 individus se sont éteintes alors que pratiquement aucune de celles qui comptaient plus de 100 individus ne présenta le moindre symptôme de déclin (Berger, 1990). Trois principaux risques sont associés à la diminution de la variabilité génétique :

- un degré élevé d'homozygotie peut exposer dangereusement la population à la variation de l'environnement, probablement en raison d'une moindre plasticité de développement (Beardmore, 1983) ;

- l'expression de gènes délétères associée à un taux élevé d'homozygotie entraîne une moindre viabilité ou la mort (Chambers, 1983) ;

- un déficit de variation allélique limite la capacité de la population à faire face à la variation temporelle et spatiale de l'environnement (Beardmore, 1983). La baisse de variabilité génétique expose davantage les individus aux agents pathogènes en raison d'un manque de variation des complexes d'histocompatibilité (O'Brien et Evermann, 1988). La dérive génétique due à la perte d'allèles rares peut être très rapide dans les petites populations closes puisque, d'après le modèle de Wright (1931), le taux d'hétérozygotie baisse de 1 % par génération chez une population de 50 individus quand chaque locus contient deux allèles. En se fondant sur l'expérience empirique des éleveurs, Franklin (1980) avait suggéré que 50 doit être le nombre minimal d'individus nécessaires pour garantir le maintien de la variabilité génétique, et qu'un effectif de 500 doit être suffisant pour que le taux de restauration de la diversité génétique par mutation équilibre la diversité perdue par dérive. Mais cette règle empirique des "50/500", qui implique de nombreux présupposés non vérifiables, est fort critiquable, notamment parce que l'effectif efficace de la population (les individus qui se reproduisent) est souvent bien inférieur à l'effectif réel. En favorisant l'expression de gènes délétères ou létaux, la *dépression consanguine* (appariement entre individus étroitement apparentés) et la

dépression hybride (appariement entre individus provenant de populations très différentes) sont les risques principaux associés à la baisse de diversité génétique dans les petites populations. Bien que les effets de ces phénomènes sur les populations naturelles soient encore très mal connus (cf. Barrett et Kohn, 1991), ils impliquent que de grandes précautions soient prises dans les opérations de renforcement des petites populations. On constate cependant que des niveaux très élevés de similarité d'empreintes minisatellites, qui signifient un taux élevé d'homozygotie, existent chez de nombreuses espèces ayant subi des "goulots d'étranglement" (*bottlenecks*) ayant entraîné la perte d'une grande partie de la diversité génétique. C'est par exemple le cas de la Grue américaine (*Grus americana*) dont la population mondiale est tombée à 14 individus en 1941 (Longmire *et al.*, 1992), du Guépard (*Acinonyx jubatus*) qui connut dans un passé non identifié un goulot d'étranglement ayant rendu l'espèce quasiment homozygote pour la plupart des loci génétiques (O'Brien *et al.*, 1983), de la population suédoise de la Bernache du Canada (*Branta canadensis*) dont les 50 000 individus sont issus de cinq fondateurs introduits dans les années 1930 (Tegelström et Sjöberg, 1995), ou encore de certaines populations captives à haut degré de consanguinité. La conclusion qu'il faut, avec prudence, tirer de ces études de cas est que la baisse de diversité génétique chez ces petites populations closes paraît moins dangereuse, au moins sur le *court terme*, que les risques d'extinction par stochasticité démographique (Lande, 1988). Il reste que de nombreux indices, tels qu'une vulnérabilité accrue aux maladies ou des malformations spermatiques observées chez des Lions et Guépards de petites populations isolées, soulignent le caractère délétère et sans doute léthal à *long terme* de la baisse de diversité génétique (Primack, 1993). L'extinction peut procéder d'un enchaînement de causes démographiques et génétiques qui entrent en synergie pour accélérer le processus : plus une population se rétrécit, plus elle devient vulnérable à la

variation démographique et aux facteurs génétiques qui peuvent s'additionner et précipiter l'extinction ; c'est ce que Gilpin et Soulé (1986) appellent l'"effet vortex".

Les populations subdivisées

C'est l'un des grands thèmes actuels en biologie fondamentale et appliquée en raison de la fragmentation croissante et du rétrécissement dramatique des habitats naturels. Alors que l'impact de la fragmentation des habitats a surtout été étudié à l'échelle des communautés dans le cadre des concepts de la biogéographie insulaire (Hanski et Gyllenberg, 1993), la connaissance des mécanismes d'extinction et de recolonisation passe obligatoirement par l'étude de processus opérant à l'échelle des individus et des populations, plus particulièrement les processus démographiques et génétiques qui déterminent les probabilités d'extinction (Lande, 1988 ; Robinson *et al.*, 1992). On donne le nom de *populations subdivisées* à un ensemble de populations éclatées dans l'espace dès lors qu'il existe des échanges d'individus, donc d'information génétique, entre elles. Un principe général à la plupart de ces systèmes veut que chacune des sous-populations soit en déséquilibre du double point de vue démographique et génétique, mais que l'ensemble soit stable. Six de ces systèmes sont schématisés sur la figure 2.

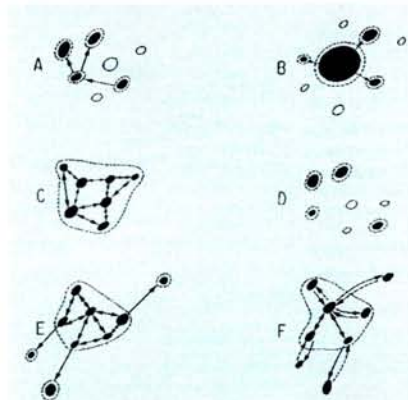


Figure 2 - Quelques modèles de populations subdivisées. Cercles noirs = populations actives, cercles évidés = populations éteintes. Les tiretés représentent les frontières des "populations" et les flèches les directions de dispersion, cf. texte (complété d'après Harrison, 1991).

Dans un premier cas de figure (A), les sous-populations sont de taille plus ou moins semblable de sorte que toutes sont soumises aux mêmes probabilités d'extinction. Le système se traduit par des suites d'extinctions et de recolonisations. Ce sont les *métapopulations* de Levins (1969). Dans un autre cas de figure, une population mère alimente des populations satellites soumises à extinction (modèle *core-satellite* de Boorman et Levitt, 1973, B). L'exemple d'un tel système a été donné par Merriam (1984) à propos de la recolonisation périodique par le Campagnol à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) et le Tamia rayé (*Tamias striatus*) de petits bois isolés dans la campagne canadienne des environs d'Ottawa. Les échanges d'individus entre sous-populations de même taille peuvent être symétriques (modèle d'archipel, C), cas auquel chaque population donne à l'autre autant qu'elle en reçoit. La métapopulation peut être déséquilibrée par défaut de colonisation, cas auquel elle est vouée à l'extinction (D) ou présenter un système intermédiaire qui combine B et C (E). Lorsque les échanges sont dissymétriques (F), les différentes sous-populations occupent habituellement des habitats de qualité différente et le système fonctionne en "source-puits" : les taux d'accroissement sont supérieurs à 1 dans la population-source et inférieurs à 1 dans la population-puits (Pulliam, 1988 ; Howe et Davis, 1991 ; Davis et Howe, 1992) de sorte que la persistance des populations dans les puits nécessite un réapprovisionnement à partir des sources voisines. Des exemples de tels systèmes ont été donnés par Stearns et Sage (1980) pour des Gambusies (*Gambusia affinis*) au Texas et par Blondel *et al.* (1993), Dias (1994) et Dias *et al.* (sous presse) pour des Mésanges bleues (*Parus caeruleus*) dans des mosaïques d'habitats méditerranéens. La réalité des populations subdivisées remet en cause bien des idées reçues sur la dynamique des populations, en particulier celle de capacité biologique qui suppose implicitement que les populations sont en équilibre avec les ressources. On imagine les enjeux de cette problématique en Biologie de

la Conservation car la connaissance du fonctionnement de tels systèmes devrait permettre de répondre à des questions aussi fondamentales que celles-ci : quelle est l'aire minimale nécessaire à la persistance d'une métapopulation ? Combien de sous-populations, elles-mêmes représentées sous quels effectifs, sont-elles nécessaires à la survie de l'ensemble ? Quel est le nombre de taches de biotope nécessaires au maintien du système, compte tenu des distances qui les séparent et de la configuration géographique de l'ensemble (Lomnicki, 1980) ? Quelles sont les conséquences démographiques et génétiques des populations spatialement structurées ? Les aspects théoriques et empiriques de ces questions sont actuellement l'objet de recherches très actives (cf. en particulier Olivieri *et al.*, 1990 ; Gilpin and Hanski, 1991).

Du point de vue de la diversité génétique, la fragmentation des habitats peut avoir des effets contradictoires dont l'analyse dépasserait le cadre de cet article. Le flux d'individus, donc de gènes, entre sous-populations d'un même voisinage peut entraîner une maladaptation locale quand un génotype façonné par un régime de sélection particulier à un environnement donné se disperse dans un environnement différent générateur d'un autre régime de sélection. Dans ce cas, la survie des populations peut être étroitement tributaire d'un flux plus ou moins permanent d'individus provenant de populations-sources. Le phénomène peut entraîner une altération des normes de réaction dans le paysage adaptatif de la population. La connaissance de telles situations est nécessaire pour la gestion des populations. Si, par méconnaissance du fonctionnement de tels systèmes, une mesure de conservation était appliquée dans un puits, la source ayant disparu, l'extinction de la population serait inévitable. Dans d'autres cas, la structuration en métapopulations peut favoriser la variabilité génétique d'ensemble de la population et garantir le maintien du polymorphisme (Levins et MacArthur, 1966 ; Levins, 1968 ; Maynard-Smith, 1970). Couvet *et al.* (1985) ont montré comment le dimorphisme

des akènes de deux espèces de *Carduus*, dont certains sont ailés et d'autres non, est maintenu par des pressions de sélection opposées qui s'exercent à l'échelle d'une métapopulation et qui correspondent à des stratégies de colonisation et de survie différentes selon l'hétérogénéité spatio-temporelle des milieux.

CONCLUSION

La Biologie de la Conservation, considérée par certains puristes comme une discipline parascientifique, voire une chimère parce qu'hybride entre deux pratiques qui n'auraient rien à voir l'une avec l'autre, la science et la gestion, ne se justifie que si elle contribue réellement à enrayer les processus d'érosion de la diversité biologique ou de dysfonctionnement des écosystèmes, donc qu'elle allie la théorie à la pratique. Face au foisonnement des problèmes soulevés, mais aussi des attitudes vis-à-vis de ces problèmes, la communauté scientifique paraît désorientée, ne sachant comment s'y prendre. Ces hésitations tiennent à plusieurs raisons. En voici trois :

- Une des grandes difficultés dans l'application concrète de mesures de conservation est le fossé entre l'urgence des mesures à prendre et la fragilité de l'assise scientifique. Cette difficulté apparaît clairement dans les interminables débats SLOSS et MVP mais elle ne doit jamais être un prétexte pour surseoir à l'action, même si l'action aurait pu être meilleure, parce que la science n'épuise jamais son sujet et n'a jamais réponse à tout. De nombreux exemples montrent que la recherche a déjà efficacement contribué à résoudre des problèmes concrets de protection d'espèces et d'habitats.

- Les défis auxquels nous sommes confrontés s'expriment à travers le mot magique mais nébuleux de biodiversité, introduit par Wilson (1988). La "biodiversité" n'est pas un concept, encore moins un paradigme, tout au plus une coquille vide où chacun y met ce qu'il veut. Le terme est tout à la fois purement descriptif et chargé de

complexité (la diversité signifie la pluralité mais aussi les relations entre éléments constitutifs de cette pluralité). Il faut faire une distinction entre le sens que chacun donne au mot, à savoir la nature des phénomènes biologiques qu'il prétend désigner, et son utilisation en tant qu'argument en faveur de l'urgence de mesures à prendre pour la conserver (Haila et Kouki, 1994). La popularité du terme comporte des dangers de confusion parce qu'il est utilisé dans des sens différents et ne se réfère à aucun phénomène nettement défini. Il ne s'agit pas seulement d'une question sémantique car le mot peut légitimement s'appliquer à une vaste gamme de domaines en écologie, biologie de la conservation, éthique de l'environnement, diversité des cultures humaines, diversité des services attendus de l'environnement, ressources génétiques, etc. Le mot biodiversité peut aussi, malheureusement, être un prétexte pour drainer des contrats et moyens de recherche, d'où la tendance à repeindre en "Biologie de la Conservation" et "Biodiversité" des recherches qui n'ont que peu de rapports avec elle, avec tout ce que cela comporte d'ambiguïtés, de dérives sur les objectifs et de gaspillage d'argent. D'où la nécessité d'une clarification, d'un langage commun et d'un cadre logique et opérationnel où le multiple doit être organisé de façon cohérente. On en est loin.

- Bien qu'il s'agisse de questions encore plus fondamentales qui sortent du cadre de cet article que j'ai limité à l'aspect biologique du problème, on ne peut éluder la question des choix puisqu'aussi bien les enjeux de la Biologie de la Conservation débordent de la seule sphère scientifique. Par qui et pour qui ces choix doivent-ils être formulés ? La question est redoutable car on attend beaucoup de la communauté scientifique et technique mais celle-ci n'a ni le monopole du savoir ni celui de l'action, ne représentant qu'une fraction de la diversité des perceptions sociales de la diversité biologique. Comme tout événement grave, catastrophe naturelle, épidémie ou guerre, la crise écologique est un analyseur de la société, notamment un analyseur de ses positions

éthiques. Comme on pouvait s'y attendre, la société occidentale réagit à cette crise selon ses valeurs dominantes qui sont techniques. Or les défis et les enjeux dépassent le technicisme, qu'il soit instrumental ou réglementaire, car il est probable, comme l'a inlassablement rappelé Hardin (1968, 1993), et malgré les réserves qu'on puisse faire sur ses prises de position, qu'il n'y a pas de solution technique à la crise. Il s'agit de bien autre chose qui touche à d'autres sphères des compétences et des interrogations humaines. L'ancienne éthique ne suffit plus car « la moralité d'un acte est fonction de l'état d'un système au temps où il est accompli » (Fletcher, 1966). L'éthique normative (traditionnelle) ne résoudra rien ou presque. La crise de l'environnement nécessite de nouveaux fondements éthiques qui ne ressortissent pas seulement de l'aptitude de la science à appréhender puis gérer la réalité. La pluralité des approches pose le problème de la légitimité d'une universalité de l'anthropocentrisme occidental par rapport à d'autres perspectives. Bien que ces problèmes relèvent d'un autre débat, la communauté scientifique est trop engagée, qu'elle le veuille ou non, pour pouvoir s'en détourner. ■

Références

- Abele L.G. et Connor, E.F. (1979). Application of island biogeography to refuge design : making the right decision for the wrong reasons, Pages 89-94 in R.M. Linn (ed.), *Proc. First Conf. on Scientific Research in the National Parks*, U.S. Dept. of Interior, National Park Service Transactions and Proceedings Series 5.
- Barrett S.C.H. et Kohn J.R. (1991). Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants : Implications for conservation, Pages 3-30 in D.A. Falk and K.E. Holsinger (eds.), *Genetics and Conservation of Rare Plants*, Oxford Univ. Press, New York.
- Beardmore J.A. (1983). Extinction, survival, and genetic variation, Pages 125-151 in C.M. Schoenewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde et W.L. Thomas (eds.), *Genetics and Conservation. A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Cal.
- Berger J. (1990). Persistence of different-sized populations : An empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep, *Conserv. Biol.*, 4, 91-98.
- Blondel J. (1986). *Biogéographie Évolutive*, Paris, Masson.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory : a multithematic approach, *J. Biogeogr.*, 14, 405-422.
- Blondel J. (1995). *Biogéographie. Approche Écologique et Évolutive*, Paris, Masson.
- Blondel J., Dias P.C., Maistre M. et Perret Ph. (1993). Habitat heterogeneity and life history variation of Mediterranean Tits, *Auk*, 110, 511-520.
- Boorman S.A. et Levitt P.P. (1973). Group selection on the boundary of a stable populations, *Theoret. Pop. Biol.*, 4, 85-128.
- Brussard P.F. (1985). The current status of conservation biology, *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 66, 9-11.
- Burgess R.L. et Sharpe D.M. (eds.) (1981). *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscape*, New York, Springer-verlag.
- Chambers S.M. (1983). Genetic principles for managers. Pages 15-46 in C.M. Schoenewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde et W.L. Thomas (eds.), *Genetics and Conservation. A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Ca., U.S.A.
- Cockburn A. (1991). *An Introduction to Evolutionary Ecology*, Oxford, Blackwell.
- Cody M.L. (1974). *Competition and the Structure of Bird Communities*, Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., U.S.A.
- Cody M.L. et Diamond J.M. (1975). *Ecology and Evolution of Communities*, Harvard Univ. Press, Harvard, U.S.A.
- Couvet D., Gouyon P.-H., Kjellberg F., Olivieri I, Pomete D. et Valdeyron G. (1985). De la métapopulation au voisinage : la génétique des populations en déséquilibre, *Gén. Sél. Evol.*, 17, 407-414.
- Davis G.J. et Howe R.W. (1992). Juvenile dispersal, limited breeding sites, and the dynamics of metapopulations, *Theor. Popul. Biol.*, 41, 184-207.
- Diamond J.M. (1975). The island dilemma : lessons of modern biogeographical studies for the design of natural reserves, *Biol. Conserv.*, 7, 129-146.
- Dias P.C. (1994). *Adaptation et Maladaptation des Mésanges Bleues dans les Mosaïques d'Habitats Méditerranéens : l'Hypothèse Source-Puits*, Thèse, Univ. Montpellier.
- Dias P.C., Verheyen G.R. et Raymond M., (sous presse). Testing the source-sink hypothesis in Mediterranean Blue tit populations using single-locus minisatellite probes.
- Fletcher J. (1966). *Situation Ethics*, Westminster, Philadelphia, U.S.A..
- Forman R.T., Galli A.E. et Leck Ch. F. (1976). Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some landuse implications, *Oecologia*, 26, 1-8.
- Foster R.B. (1980). Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation, Pages 75-92 in M.E. Soulé et B.A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective*, Sinauer, Sunderland, Mass., U.S.A.
- Franklin I.R. (1980). Evolutionary change in small populations, Pages 135-149 in M.E. Soulé et B.A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology : An Evolutionary-Ecological Perspective*, Sinauer, Sunderland, Mass., U.S.A.
- Galli A.E., Leck C.F. et Forman R.T. (1976). Avian distribution patterns within sized forest islands in central New Jersey, *Auk*, 93, 356-365.
- Gilpin M.E. et Soulé M.E. (1986). Minimum viable populations : Processes of species extinction, Pages 19-34 in M.E. Soulé (ed.), *Conservation Biology : The Science of Scarcity and Diversity*, Sinauer, Sunderland, Mass., U.S.A.
- Gilpin M.E. et Hanski I. (1991). Metapopulations Dynamics : Empirical and Theoretical Investigations, *Biol. J. Linn. Soc.*, 42, Academic Press, London.
- Haila Y. et Kouki J. (1994). The phenomenon of biodiversity in conservation biology, *Ann. Zool. Fenn.*, 31, 5-18.
- Hanski I. et Gyllenberg M. (1993). Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis, *Am. Nat.* 142, 17-41.
- Hardin G. (1968). The tragedy of the commons, *Science*, 162, 1243-1248.
- Hardin G. (1993). *Living within Limits. Ecology, Economics, and Population Taboos*, Oxford Univ. Press, New York.
- Harrison S. (1991). Local extinction in a metapopulation context : An empirical evaluation, Pages 73-88 in M. Gilpin et I. Hanski (eds.), *Metapopulation Dynamics : Empirical and*

Theoretical Investigations, *Biol. J. Linn. Soc.*, 42, Academic Press, London.

Hartshorn G.S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics, Pages 617-638 in P.B. Tomlinson et M.H. Zimmerman, (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K..

Howe R.W. et Davis G.J. (1991). The demographic significance of "sink" populations, *Biol. Conserv.*, 57, 239-255.

Hutchinson G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, 93, 145-159.

Järvinen O. (1979). Geographical gradients of stability in European land bird communities, *Oecologia*, 38, 51-69.

Järvinen O. et Haila Y. (1983). Assembly of land bird communities on northern islands : a quantitative analysis of insular impoverishment, In D.R. Strong, D.S. Simberloff et L. Abele (eds.), *Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*, Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., U.S.A.

Karr J.R. (1982). Avian extinction on Barro Colorado island, Panama : A reassessment, *Am. Nat.*, 119, 220-239.

Lande R. (1988). Genetics and demography in biological conservation, *Science*, 241, 1455-1460.

Levins R.A. (1968). *Evolution in Changing Environments*, Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., U.S.A.

Levins R.A. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Ent. Soc. America*, 15, 237-240.

Levins R. et MacArthur R.H. (1966). The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment : Variations on a theme by Howard Levene, *Am. Nat.*, 100, 585-589.

Lomnicki A. (1980). Regulation of population density due to individual difference and patchy environment, *Oikos*, 35, 185-193.

Longmire J.L., Gee G.F., Hardekopf C.L. et Mark G.A. (1992). Establishing paternity in Whooping cranes (*Grus americana*) by DNA analysis, *The Auk*, 109, 522-529.

Lynch J.F. et Whigham D.F. (1984). Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, U.S.A., *Biol. Conserv.*, 28, 287-324.

MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*, Harper and Row, New York.

MacArthur R.H. et Wilson E.O. (1967). *The theory of Island Biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., U.S.A.

Maynard-Smith J. (1970). Genetic polymorphism in a varied environment, *Am. Nat.*, 104, 487-490.

Merriam G. (1984). Connectivity : a fundamental ecological characteristic of landscape pattern, Pages 5-15 in J. Brandt and P.

Agger (eds.), *Methodology in Landscape Research and Planning*, Proc. 1st Int. Semin. Intern. Assoc. Landscape Ecol.

Myers N. (1987). The extinction spasm impending : Synergisms at work, *Conserv. Biol.*, 1, 14-21.

O'Brien S.J. et Evermann J.F. (1988). Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations, *Trends. Ecol. Evol.*, 3, 254-259.

O'Brien S.J., Wildt D.E., Goldman D., Meril C.R. et Bush M. (1983). The Cheetah is depauperate in genetic variation, *Science*, 221, 459-461.

Olivieri I., Couvet D. et Gouyon P.H. (1990). The genetics of transient populations : Research at the metapopulation level, *Trends Ecol. Evol.*, 5, 207-210.

Opdam P., Rijsdijk G. et Hustings F. (1985). Bird communities in small woods in an agricultural landscape : Effects of area and isolation, *Biol. Conserv.*, 34, 333-352.

Pickett S.T.A. et White P.S. (eds.) (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, New York.

Pimm S.L., Jones H.L. et Diamond J.M. (1988). On the risk of extinction, *Am. Nat.*, 132, 757-785.

Primack R.B. (1993). *Essentials of Conservation Biology*, Sinauer, Sunderland, Mass., U.S.A.

Pulliam H.R. (1988). Sources, sinks, and population regulation, *Am. Nat.*, 132, 652-661.

Robbins C.S. (1979). Effect of forest fragmentation on bird populations, *USDA Forest Service, General Technical report NC-51*, 198-212.

Robinson G.R., Holt R.D., Gaines M.S., Hamburg S.P., Johnson M.L., Fitch H.S. et Martinko E.A. (1992). Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation, *Science*, 257, 524-526.

Shaffer C.L. (1990). *Nature Reserves : Island Theory and Conservation Practice*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Shaffer M.L. et Samson F.B. (1985). Population size and extinction : A note on determining critical population sizes, *Am. Nat.*, 125, 144-152.

Simberloff D.S. (1980). Dynamic equilibrium island biogeography : The second stage, *Proc. Ornithol. Congr., Berlin, 1980*, 1289-1295.

Simberloff D. et Abele L.G. (1982). Refuge design and island biogeographic theory : Effects of fragmentation, *Am. Nat.*, 120, 41-50.

Simberloff D. et Gotelli N. (1984). Effects of insularization on plant species richness in the prairie - forest ecotone, *Biol. Conserv.*, 29, 27-46.

Soulé M.E. (1986). *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*, Sinauer, Sunderland, Mass., U.S.A.

Soulé M.E. et Kohn A. (1989). *Research Priorities for Conservation Biology*, Island Press, Washington D.C.

Soulé M. et Simberloff D. (1986). What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv.*, 35, 19-40.

Sousa W.P. (1984). The role of disturbance in natural communities, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 15, 353-391.

Stearns S.C. et Sage R.D. (1980). Maladaptation in a marginal population of mosquitofish, *Gambusia affinis*, *Evolution*, 34, 65-75.

Strong D.R. (1977). Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption : A mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals, *J. Biogeogr.*, 4, 215-218.

Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G. et Thistle (eds.) (1983). *Ecological Communities : Conceptual Issues and the Evidence*, Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., U.S.A.

Tegelström H. and Sjöberg G. (1995). Introduced Swedish Canada geese (*Branta canadensis*) have low levels of genetic variation as revealed by DNA fingerprinting, *J. Evol. Biol.*, 8, 195-207.

Terborgh J.W. (1976). Island biogeography and conservation : Strategy and limitations, *Science*, 193, 1029-1030.

Terborgh J.W. (1992). Maintenance of diversity in tropical forests, *Biotropica*, 24, 283-292.

Whitcomb R.F. (1977). Island biogeography and "habitat islands" of eastern forest, *Amer. Birds*, 31, 3-5.

Whitcomb R.F., Robbins C.S., Lynch J.F. et al. (1981). Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest, Pages 125-205 in R.L. Burgess et D.M. Sharpe (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscape*, Springer-Verlag, New York.

Wiens J.A. (1983). Avian community ecology : An iconoclastic view, Pages 355-403 in A.H. Brush and G.A. Clark, (eds.), *Perspectives in Ornithology*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.S.A.

Willis E.O. et Eisenmann E. (1979). A revised list of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Smithson. Contrib. Zool.*, 291, 1-31.

Wilson E.O. et Peter F.M. (eds.) (1988). *Biodiversity.*, Nat. Acad. Press, Washington, DC.

Wilson E.O. et Willis E.O. (1975). Applied biogeography. Pages 522-534 in M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., U.S.A.

Wright S. (1931). Evolution in Mendelian populations, *Genetics*, 16, 97-159.

ABSTRACT : From theory to practice : Biological Conservation

Concern in Biological Conservation strongly increased during the last twenty years or so as a consequence of the accelerating decline of biological diversity. This discipline stemmed as an applied by-product of the theory of island biogeography and has been widely used to design nature preserves. However, Biological Conservation evolved its own concepts and methods and is concerned with both biological and social sciences. Its aims are to investigate human impacts on biological diversity and to develop practical approaches to prevent extinction of species and restore natural systems. Community ecology is used to know

and predict to which extent species distributions and abundances are determined in relation to habitat structure, area size, and the geographical configuration of habitats. Conservation biology is very active in the field of small isolated populations, especially those that are subdivided in space. The aim is to predict the genetical and demographical consequences of small population sizes. However, the scientific and technical approaches of Biological Conservation will not suffice by themselves to stop and reverse the current ecological crisis.