Quelques histoires « amusantes » pour illustrer les débats sur « biodiversité et aménagement des territoires »

Rédigé à la suite des débats sur la biodiversité à l'Académie des technologies

> « *Les lois biologiques sont complexes, difficiles à énoncer ; leurs expressions mathématiques lourdes et peu maniables. Les exceptions aux règles sont nombreuses, au point parfois d'enlever à la "loi" son caractère général.* » (Pierre-Paul Grassé)[1]

Comme dans beaucoup de domaine et pour être la plus efficace possible, l'approche scientifique de la biodiversité demande d'avoir des évaluations fiables de la réalité, si possible des mesures ou des estimations et encore mieux de pouvoir expérimenter et de disposer d'un bon cadre théorique et de concepts bien énoncés. On s'aperçoit de plus en plus que ce domaine est d'une complexité inégalée et, a contrario, immédiatement perceptible, à notre échelle : nous sommes entourés de multiples êtres vivants, visibles pour la plupart et nous pouvons percevoir des variations, par exemple d'abondance. Tout un chacun peut avoir un avis. Les scientifiques ont tenté une approche la plus rigoureuse possible, pour comprendre et évaluer les conséquences d'actions humaines, directes ou indirectes, mais la tâche est rude[2]. Pour simplifier, du moins le croît-on, la mesure de la biodiversité est réduite à un nombre d'espèces dans un espace et dans un temps donnés, du tube à essai à la biosphère, de l'état instantané à l'histoire de la vie sur la planète, le concept d'espèce étant aussi délicat que celui même de biodiversité. On peut trouver nombre d'articles et d'ouvrages qui en parlent. Les difficultés et les confusions qui en résultent peuvent être concrétisées en prenant un exemple, celui de l'estimation de l'état de la biodiversité dans un espace donné et de ses variations.

Mais avant, quelques données globales à titre d'illustration :

- Nombre d'espèces sur la planète : 5 millions ± 3 millions[3] (on s'accorde aujourd'hui sur une valeur haute située dans cet intervalle : environ 7 millions)
- Nombre d'espèces identifiées : environ 1,9 million ± 0,2 million[4]
- Nombre d'espèces disparues depuis 500 ans (IUCN) : 784 (rapport 2007), 709 (Rapport 2013)[5]

Ces dernières données ne concernent que des espèces « visibles », notamment des animaux (vertébrés). On observe une diminution de cette évaluation, car il arrive que des individus d'espèces réputées disparues, non détectées pendant très longtemps (plus

---

[1] Introduction à l'ouvrage : Grassé P.P., Laviolette P., Hollande A., Nigon V., Wolf E. (1966) *Biologie générale*. Masson, Paris.

[2] Cf., par exemple, Cassetta, E. Delord J. (2014) *La biodiversité en question – Enjeux philosophiques, éthiques et scientifiques »*. Préface de Jean Gayon, Éditions Matériologiques, 2014.

[3] Costello M.J., May R.M., Stork N.E. (2013) Can We Name Earth's Species Before They Go Extinct ? *Science*, 339, 413-416.

[4] L'estimation de la précision est tirée de :
Lewinsohn T.M., Prado P.I. How many species are there in Brazil? *Conserv. Biology*, 19, 2005, 619-624

[5] http://www.lemonde.fr/planete/article/2006/05/22/l-erosion-de-la-diversite-biologique-de-la-planete-se-poursuit_774500_3244.html
http://www.petermaas.nl/extinct/lists/mostrecent.htm

de 50 ans), sont observés incidemment. Elles passent donc du statut d'espèce éteinte à celui d'espèce présente : l'absence de preuve n'est pas la preuve de l'absence.

L'apparition de nouvelles espèces est supposée très lente (de l'ordre de 100 000 ans[6]), des données récentes montrent qu'elle peut être beaucoup plus rapide (exemple du moustique du métro de Londres, cf., plus loin).

Apparitions, disparitions, évolution, tout cela bouge en permanence, ce qui rend périlleux l'évaluation d'un état de la biodiversité : l'idée d'équilibre est illusoire, si ce n'est parce que nous le maintenons artificiellement ou parce que notre observation est limitée dans le temps. Laissée à sa propre dynamique, elle varie, elle change, elle évolue. C'est de sa dynamique dont il faut se préoccuper.

On pourrait continuer. De fait, les nombreuses contradictions qu'on peut relever, ne serait-ce qu'avec une arithmétique simple, sont une illustration de la complexité du problème et des difficultés rencontrées. Nous allons détailler un exemple révélateur, celui de l'utilisation de la « loi aire-espèces », et cela pour deux raisons : d'abord parce qu'envisager la question de la biodiversité sous l'angle de l'aménagement des territoires fait évidemment références à des espaces géographiques et à leurs superficies, ensuite parce qu'une des explications de l'extinction des espèces est la disparition des habitats, ces derniers ayant, évidemment, une dimension dans l'espace. Lors d'un aménagement, il y a généralement disparition ou transformation des habitats, et donc modification de la biodiversité, souvent une réduction. On pourrait envisager des transformations sans perte et même avec des gains. En pratique, on observe ces trois situations : diminution, maintien et augmentation[7], mais avec une tendance vers les diminutions dont l'ampleur fait l'objet de débats[8].

A propos de la loi aire-espèces et de son utilisation

La loi aire-espèces, dont la première expression a été proposée par Olof Arrhenius en 1920[9] , reprise par Henry Gleason en 1922[10], est bien adaptée pour l'estimation du nombre d'espèces dans un écosystème, à partir d'échantillons de superficies limitées. Traitant de biodiversité et d'aménagement des territoires, la référence à cette loi est importante dans l'évaluation d'impacts, suite à un aménagement, c'est-à-dire à une modification et à un changement d'usage d'un espace géographique, conduisant, dans les cas les plus extrêmes, à une destruction partielle ou totale d'un écosystème.

---

[6] Cette donnée, citée communément, pose problème. En effet, si la référence (non précisée) est la biosphère, sachant que la Terre a 4,5 10^9 années, que la vie est sans doute apparue il y a 4 10^9 années (traces avérées datées à 3,8 10^9 années), on note alors que 4 $10^9/10^5$ = 4 10^4, à cette vitesse, il ne devrait y avoir au plus que 40 000 espèces sur la planète, résultat incompatible avec l'évaluation globale actuelle !

[7] Dornelas, M., Gotelli, Nicholas J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., Magurran, Ann E., 2014. Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science*, 344, 6181, 296-299.

[8] Monastersky R. (2014) Biodiversity: Life - a status report : Species are disappearing quickly — but researchers are struggling to assess how bad the problem is. *Nature*, 516, 158–161.

[9] Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95-99.

[10] Gleason H.A. (1922) On the Relation betweeen Species and Area. *Ecology*, 3 : 2, 158-162.

Intuitivement, cette loi dit que lorsque l'on compte des espèces dans un écosystème, plus la surface échantillonnée est grande, plus le nombre d'espèces identifiées va croitre. Au début, la croissance va être importante, mais va diminuer progressivement avec l'augmentation de la taille de l'échantillon, c'est-à-dire de la superficie explorée, car on va retrouver des individus d'espèces déjà identifiées. En extrapolant la courbe empirique du nombre d'espèces identifiées sur un espace limité à la superficie de l'écosystème, on obtiendra une estimation du nombre total d'espèces sans qu'il soit nécessaire de couvrir tout l'écosystème. Si l'on traduit sous forme mathématique ce qui vient d'être énoncé on obtient :

[1] $$dS = \gamma \frac{dA}{A}$$

Où S représente le nombre d'espèces et A l'aire de la zone considérée.

Dont la solution est $S = b + \gamma \ln A$, c'est le modèle proposé par Gleason, mais sur des bases empiriques. Le problème est que si $A = 0$ on devrait avoir $S = 0$, ce qui n'est pas le cas puisque cette fonction n'est pas définie pour $A = 0$. On peut alors supposer que la croissance de S est inversement proportionnelle à une puissance de A : $dS = \gamma \frac{dA}{A^{\alpha}}$ avec $0<\alpha<1$, alors :

[2] $$S = b + \frac{\gamma}{1-\alpha} A^{1-\alpha}$$

pour $A = 0$ on a $S = 0$, c'est-à-dire que $b = 0$, en posant $z = 1 - \alpha$ et $c = \frac{\gamma}{1-\alpha}$ il vient :

[3] $$S = cA^{z} \text{ avec } c > 0 \text{ et } 0 < z < 1$$

C'est la relation Aire-espèce (SAR : *Species-Area Relationship*) utilisée par MacArthur et Wilson[11] pour décrire la biodiversité insulaire, notamment celle des passereaux, et très largement adoptée par la suite pour tout type de biodiversité. Retenons l'interprétation de cette formule : cette équation exprime la relation entre la biodiversité, mesurée en nombre d'espèces S, et l'aire A d'une île donnée. Pour les écosystèmes continentaux, elle donne aussi de bons résultats. On peut aussi utiliser l'expression logarithmique quand on a trop peu de données pour estimer c et z.

Une remarque : l'aire, par exemple celle d'une île, est pratiquement limitée ainsi que le nombre d'espèces K présentes sur celle-ci (c'est précisément ce qu'on essaye d'estimer). Ce modèle n'en tient pas compte. On peut corriger ce biais en modifiant la première équation :

$$dS = \gamma (K - S) \frac{dA}{A^{\alpha}} \quad , \quad \text{toujours avec } 0<\alpha<1$$

Quand le nombre total d'espèces a été obtenu, alors $\frac{dS}{dA}$ est nulle même si l'aire maximale n'a pas été couverte (on ne retrouve que des espèces déjà recensées dans l'aire encore à explorer), mais c'est là où le suspens reste entier, on ne le sait pas a priori !

[11] MacArthur R, Wilson O.E. (1967) *Island Biogeography*. Princeton University Press.

On obtient alors : $S = K(1 - e^{-\frac{\gamma}{1-\alpha}A^{1-\alpha}})$, avec la condition initiale : A=0, S=0

Mais alors pourquoi garder la constante α qui dans le modèle précédent exprimait le ralentissement de S quand A augmente (courbe à concavité négative). Ce ralentissement est traduit par l'expression $K - S$. Au moins en première approximation, on peut faire l'économie d'un paramètre. Le modèle devient alors :

$$dS = \gamma(K - S)dA$$

dont la solution est

$$S = K(1 - \mathrm{e}^{-\gamma\,\mathrm{A}})$$

Ainsi, à partir des données expérimentales on n'a toujours que deux paramètres à estimer : K et γ. Ce modèle est habituellement appelé monomoléculaire, terme qui vient de la cinétique chimique. On a : $\lim_{A\to\infty} S = K$ (nombre d'espèces dans l'écosystème considéré), comme la convergence est rapide, on est très vite au voisinage de K, on pourra par exemple convenir que lorsque $|K - S| < 1$ on a atteint la limite concrète.

La fonction réciproque ou inverse est :

$$A = -\frac{1}{\gamma}\ln\,(K - S)$$

Elle représente l'aire couverte par un nombre d'espèces S.

Pour la suite, il est utile de savoir comment se fait l'estimation. On explore des zones de surface croissante et l'on ajoute une unité à chaque fois qu'on détecte un individu d'une espèce qui n'a pas été vue précédemment. C'est donc à la première occurrence qu'elle est recensée, les individus suivants de la même espèce ne sont pas comptabilisés dans ce type d'évaluation dite en présence-absence. À la fin d'un recensement, on obtient un tableau et un graphe du nombre d'espèces en fonction de l'aire échantillonnée. Il est alors possible d'estimer les paramètres c et z du modèle classique, utilisé habituellement, ou K et γ pour le modèle monomoléculaire, et alors de pouvoir évaluer le nombre d'espèces présentes sur une superficie plus grande du même écosystème. Les modèles sont s'autant plus fiable que la répartition des individus appartenant aux diverses espèces est aléatoire.

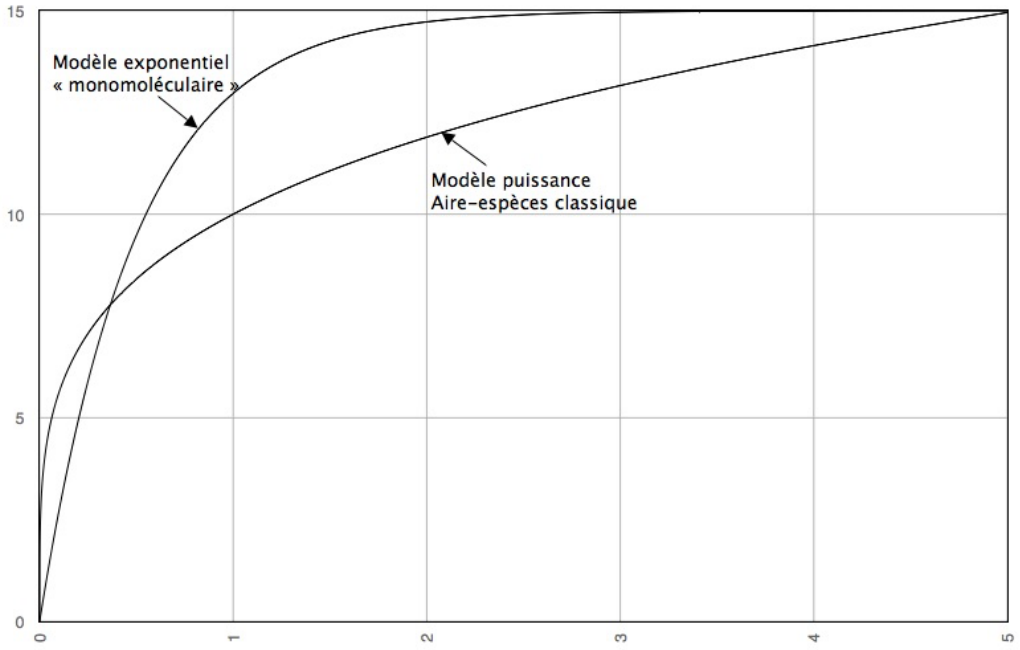

Figure 1. Allure graphique de relations aire-espèces : modèle « puissance » classique et modèle dit « monomoléculaire » (graphes établi pour les valeurs arbitraires $c = 10$, $z = 0{,}25$, pour le modèle classique et $K = 15$, $\gamma = 2$ pour le modèle monomoléculaire).

On note que le paramètre K du modèle monomoléculaire représente le nombre total d'espèces dans un écosystème. S'il s'agit maintenant d'estimer la disparition d'une espèce d'un écosystème, ce n'est que lorsque le dernier individu a disparu que l'espèce peut être déclarée éteinte dans l'écosystème considéré. La logique est donc différente, dans un cas c'est le premier rencontré qui indique la présence de l'espèce, dans l'autre c'est le dernier disparu qui prouve l'extinction de l'espèce. Bien qu'il y eut des antécédents, il a fallu attendre l'article de He et Hubbell, en 2011[12], pour que ce problème soit correctement énoncé et que soit alors montré la mauvaise utilisation du modèles aire-espèces pour estimer les extinctions. La surestimation qui en résulte est très importante. Les auteurs s'étonnent d'ailleurs que cette erreur se soit propagée en dépit des observations qui ne laissaient pas présager les désastres annoncés, sans pour autant minimiser l'urgence. Ainsi et comme ils le signalent, dans les années 1970-1980[13], il était prévu que 50% des espèces aurait disparu en l'an 2000. Ce qui à l'évidence n'a pas été le cas. Curieusement, le célèbre rapport « *Millennium Ecosystem*

[12] He F., Hubbell S. P. (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, 473, 368-371.
Voir aussi :
Pan X. (2013), Fundamental equations for species-area theory. *Nature : Scientific reports*, 1334, DOI:10:1038:srep01334
Dans ce cas, le modèle mathématique est moins simple que celui de la loi aire-espèce, mais c'est la rançon de la rigueur.
[13] Cf., par exemple : Ehrlich, P.R., Ehrlich, A.H. (1981). *The Causes and Consequences of The Disappearance of Speci*es. Random House, New York, 305 p.

Assessment »[14] reste sur des bases analogues : toujours un désastre annoncé, mais… plus tard. Dans l'article de He et Hubbell on trouve un modèle mathématique des extinctions (EAR : Extinction Area Relationship), et la comparaison avec le modèle traditionnel SAR (Species Area Relationship), exposé ci-dessus. Pan, en 2013, propose un raffinement de ce modèle et montre que pour un écosystème donné le modèle EAR est symétrique au modèle SAR par rapport à la première bissectrice[15]. La principale hypothèse est la répartition aléatoire des individus des différentes espèces représentées dans l'espace impacté. Les critiques portent sur les écarts par rapport à cette hypothèse, par exemple si les individus d'une ou de plusieurs espèces sont très localisées (fort endémisme) alors le taux d'extinction est plus élevé que celui prévu par le modèle de répartition aléatoire, mais ce taux reste *toujours inférieur* à celui prévu par l'application de la relation aire-espèce.

Nous allons illustrer les résultats avec un schéma simple déjà utilisé dans de précédentes publications pour illustrer le rôle du hasard dans la résilience d'écosystèmes naturels, facilitant notamment le maintien spontané de leur biodiversité (Pavé, 2007a et b, 2010[16].). On remarque que la prise en compte des structures spatiales est utile, sinon nécessaire, pour mieux comprendre la dynamique de la biodiversité. Or, une part importante des travaux ignorent ces structures ou les schématisent trop dans des statistiques globales.

Imaginons un petit système forestier ayant deux structures spatiales très différentes (figure 2).

---

[14] Millenium ecosystem assessment (2005). *Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis.* Island Press, Washington D.C.

[15] Pan X. (2013), Fundamental equations for species-area theory. *Nature : Scientific reports*, 1334, DOI:10:1038:srep01334

[16] Pavé A. (2007)[a] Necessity of chance: biological roulettes and biodiversity, *C.R. Biologies*, 330, 189-198.
Cf. un commentaire dans :
http://www.theguardian.com/society/2015/jan/18/scientists-wrong-luck-cancer-genes-alice-roberts
Pavé A. (2007)[b] *La nécessité du hasard – Vers une théorie générale de la biodiversité*. EDP Sciences.
Pavé A. (2010) *On the Origins and Dynamics of Biodiversity : the Role of Chance.* Spinger, New-York.
Pavé A. (2011) La course de la Gazelle. EDP Sciences.
Pavé A. (2015) Les cailloux du petit Poucet. EDP Sciences.
Pour les amateurs de modèles mathématiques (il y en a sûrement !) :
Pavé A. (2012) *Modélisation des systèmes vivants : de la cellule à l'écosystème.* Hermès/Lavoisier, Paris.
Et la traduction « simultanée » :
Pavé A. (2012) *Modeling living systems, from cell to ecosystem*. ISTE/Wiley, London.
Avec mes excuses pour ces auto-citations (et ce n'est pas fini !). Mais après tout…

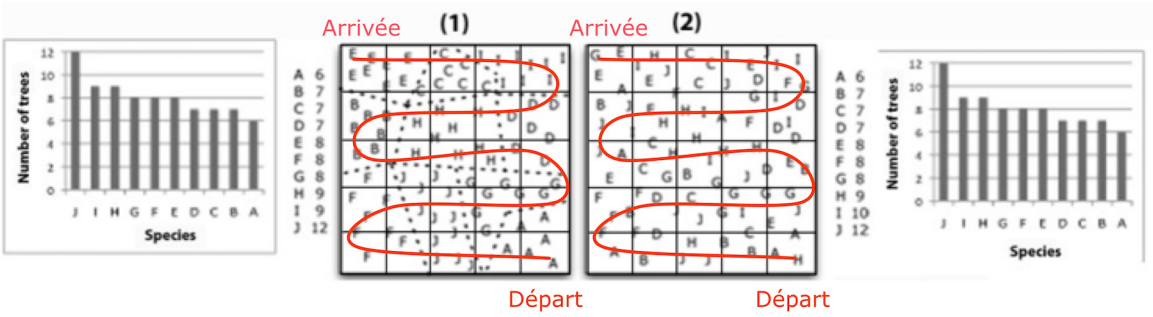

Figure 2. Cas d'école de micro-écosystèmes forestiers (les lettres représentes des individus d'espèces différentes, en l'occurrence des arbres, pour montrer la différence entre deux situations extrêmes, d'un côté (1) une répartition en parcelles homogènes, correspondant à un fort endémisme local et, de l'autre, (2) une distribution aléatoire des individus de différentes espèces. Statistiquement la composition spécifique est la même (graphes marginaux).

D'un côté une structure en parcelles homogènes (1) et de l'autre une distribution aléatoire (2). Les arbres sont représentés par une lettre caractérisant leur espèce. On peut simuler à la main d'une part le processus d'évaluation du nombre d'espèces et d'autre part le processus d'extinction. On suppose que l'exploration (resp. l'exploitation) se fait selon un schéma logique, par parcelles égales définies à partir d'une grille. Le point de départ importe peu. On convient, par exemple, de partir de la parcelle et bas à droite et d'aller en remontant ligne à ligne. Les résultats sont consignés dans le graphe de la figure 3.

Si le principe d'exclusion compétitive, très largement admis, mais critiquable en tant que loi générale, devait expliquer la structure à long terme, on devrait aboutir à une structure plutôt proche de (1). De plus, pour les arbres, s'il y avait une distribution aléatoire passive de type « diffusion » on pourrait s'attendre à des distributions locales, mélanges gaussiens, centrés sur les semenciers. Ce n'est généralement pas le cas. Il y a en fait des processus de brassage qui conduisent à des schémas plus proche de (2), plutôt aléatoires homogènes. Le système est alors beaucoup plus résilient et maintient spontanément sa biodiversité, comme nous l'avons montré précédemment dans les publications citées.

Imaginons, qu'on parcoure les micro-écosystèmes de la figure 2, en partant de la case en bas à droite, d'aller vers la gauche puis au bout de la ligne de passer à la ligne supérieure, d'aller de droite à gauche, et de réitérer jusqu'à la dernière case en haut à gauche, la 25e case. L'unité de superficie est celle des carrés de la grille.

(1) On dénombre les espèces en incrémentant de 1 la variable nombre d'espèces à la première rencontre d'un individu d'une espèce non observée auparavant. Au bout du compte on obtient les graphes « expérimentaux » SAR (1) et SAR (2)

(2) Suivant le même parcours on incrémente la variable extinction de 1 lorsqu'on rencontre le dernier individu d'une espèce. De la même façon, on obtient les graphes EAR(1) et EAR(2) des extinctions.

Tout cela est résumé dans la figure 3 (page suivante). Ce graphe parle de lui-même : si l'on utilise le modèle SAR(1), les espèces présentes seraient considérées comme éteintes à partir de la destruction de 7 unités de superficie, alors que le modèle EAR(1) montre, ce qui est quand même intuitif, que lorsque la totalité de l'écosystème est détruit.

Cet exemple, « papier-crayon », pourrait servir de base à des exercices plus sophistiqués, d'une part de simulation numérique, et, d'autre part, expérimentaux, pouvant être mis en œuvre dès le lycée ou même le collègue. Par exemple, pour la partie expérimentale de semer des parcelles avec des plantes herbacées de façon aléatoire (situation 2), en patch de géométries différentes (1) ou en patch de même superficie. Le reste de l'expérience est facile à mettre en œuvre si les élèves ont appris à identifier les espèces en cause. Enfin, les modèles mathématiques peuvent être présentés. Un autre intérêt serait de montrer que la réalité ne se plie pas exactement au modèle théorique et de là à réfléchir sur la modélisation…

Le risque est que ce type d'expérience mène à douter de l'ensemble des discours sur la biodiversité. Inversement, elle montre l'efficacité de la démarche scientifique et conduit à réfléchir sérieusement sur ce sujet de première importance qu'est la biodiversité.

De toute façon, la biodiversité en place est difficile à estimer et les disparitions encore plus pour des raisons logiques et pratique du même ordre que celle rencontrée ici. On se heurte à la proposition suivante, déjà évoquée : « l'absence de preuve n'est pas la preuve de l'absence », une espèce dont aucun spécimen n'a été vu pendant longtemps a-t-elle réellement disparus ? Il faut aussi tenir compte de l'échelle, une disparition locale n'est pas une extinction globale, sauf dans le cas d'un endémisme « extrême ».

Au passage, on notera qu'un même phénomène peut être représenté par des modèles différents, il revient au modélisateur et au biologiste de choisir celui qui paraît le plus pertinent, le mieux adapté. Dans le cas présent, quel sera le choix du lecteur sachant que le plus employé est le modèle « classique » ?

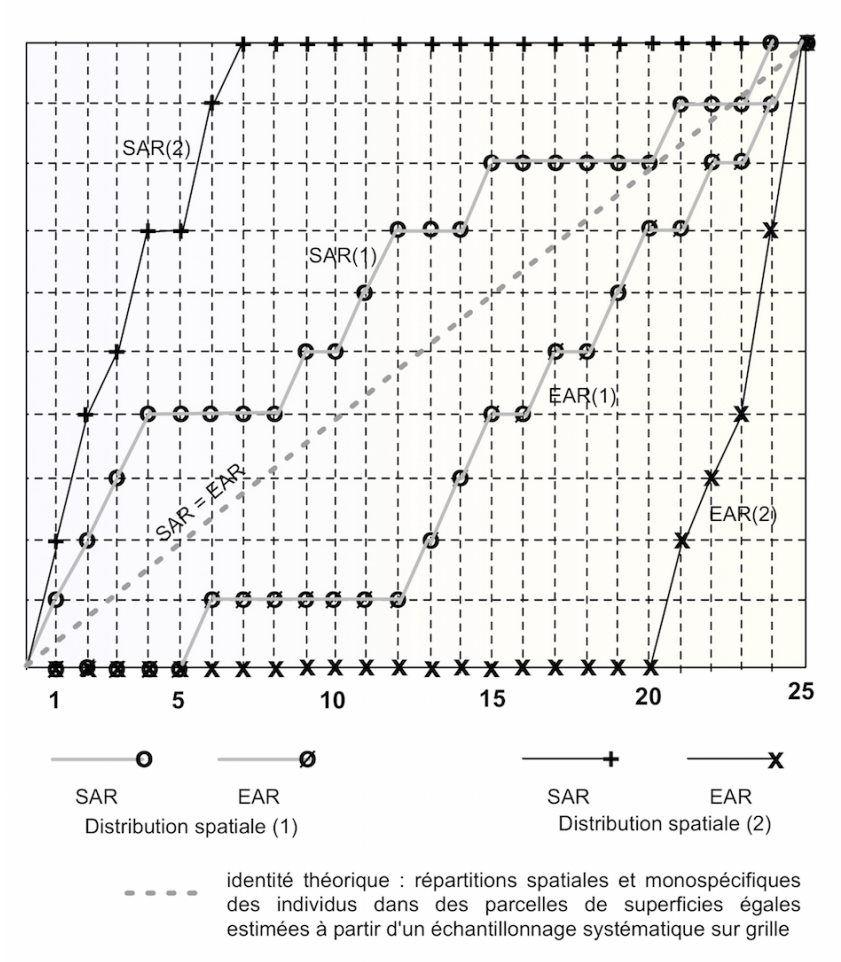

Figure 3. Résultats de l'expérience fictive permettant de présenter et de critiquer l'utilisation du. modèle « aire-espèce »

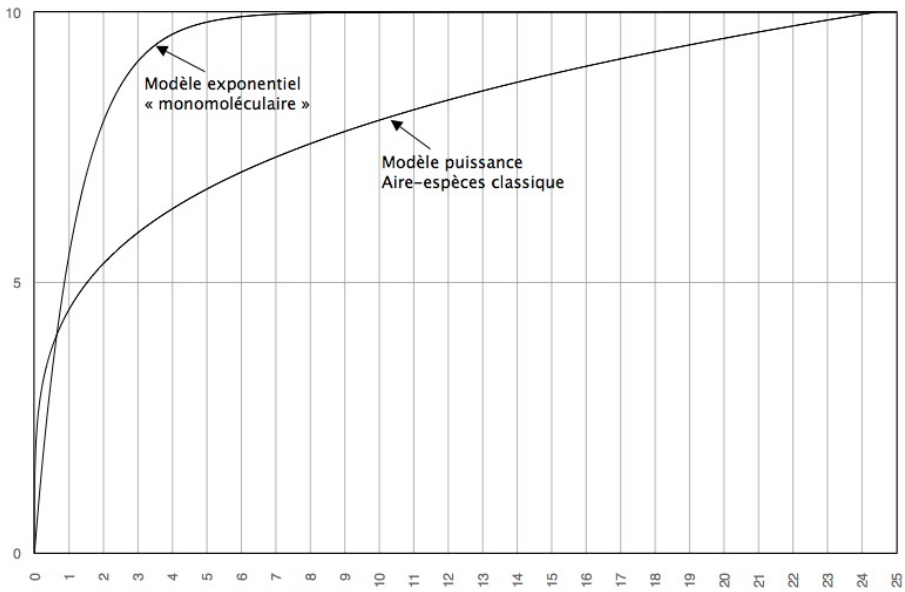

Figure 4. Les. modèles « aire-espèce » : $S = 10\ (1\text{-}e^{-0,8A})$ et $S = 4,5\ A^{0,25}$

Cela étant, en combinant des données on peut se faire une idée, notamment de l'érosion de la biodiversité. C'est, par exemple, ce qui vient d'être fait par une équipe (MNHN/CNRS/Univ. Hawaï) sur un taxon particulier, celui des mollusques terrestres, en récupérant des données issues de collections[17]. L'idée à la base de l'article est très originale, même excellente. Il est néanmoins dommage que les auteurs et les éditeurs, via les lecteurs référents, aient voulu trop en dire ou laisser dire. Sans entrer dans les détails, ils critiquent, d'une part, les estimations de taux de disparition basés sur la liste de l'IUCN (0,04 % des espèces identifiées, d'autres citent 1,3% en élargissant l'échantillonnage), incluant essentiellement des vertébrés et d'autre part, présentent le leur, plus catastrophiste, établi à partir de leurs résultats (7% des espèces identifiées). C'est un excellent exemple de biais statistique d'une estimation à partir d'un échantillon particulier : évaluer un taux d'extinction global à partir de celui d'un groupe spécifique est du même ordre qu'évaluer le revenu moyen des français à partir de celui des habitants de la ville de Neuilly-sur-Seine. Il est intéressant de noter l'emballement médiatique suite à celui des services de communication du CNRS et du MNHN à ce propos, largement repris par la grande presse.

Reste quelques compléments à inclure, notamment le modèle explicite de la relation « aire-extinction ».

L'histoire de la vie sur la terre

Si l'on regarde l'histoire de la vie sur la terre, celle que l'on peut reconstituer avec les archives paléontologiques, tout n'est que mouvement : extinctions, explosions, variations de la biodiversité.

On peut en dire un peu plus.

La biodiversité du passé peut être estimée à partir des collections de fossiles, comme l'ont fait Régnier et al. Des bases de données ont été et sont constituées, comme celle développée par Jack Sepkosky[18]. Les grandes extinctions sont précisément détectables et les données issues de cette base de données ont été utilisées pour modéliser la dynamique de la biodiversité à l'échelle géologique notamment par Michael Benton[19]. On peut en dire plus avec le graphe de la figure 5. A l'échelle géologique la dynamique moyenne et globale est de tendance exponentielle, une modélisation plus fine a été proposée en utilisant un modèle logistique[20]. Utilisation qui, de plus, peut être justifiée

---

[17] Régnier C., Achaz G., Lambert A., Cowle R. H., Bouchet P., Fontaine B. Mass extinction in poorly known taxa. PNAS, 2015, 112: doi:10.1073/pnas.1502350112.
http://www.pnas.org/content/early/2015/06/03/1502350112.abstract
http://www2.cnrs.fr/sites/communique/fichier/cp_museum_sixieme_extinction_pnas.pdf

[18] http://strata.geology.wisc.edu/jack/

[19] Benton montre ainsi qu'à l'échelle géologique, depuis le Cambrien et malgré les grandes extinctions, la croissance moyenne de la biodiversité est exponentielle : Benton M.J., 1995, Diversification and extinction in the history of life. *Science*, 268, 52–58.
On peut trouver d'autres références dans :
Pavé A. On the Origins and Dynamics of Biodiversity : the Role of Chance. Springer, New York, 2010.

[20] Courtillot V., Gaudemer Y., 1996, Effects of mass extinctions on biodiversity. *Nature*, 381, 146–148.

sur des bases théoriques en supposant que le nombre de taxons, en l'occurrence ici des familles, dépend du nombre de niches écologiques que les taxons peuvent occuper. Quand des familles disparaissent, elle libèrent des niches qui peuvent alors être occupées par des organismes appartenant à de nouvelles espèces, genres et familles et alors des sortes d'explosions de biodiversité se produisent après les grandes extinctions.

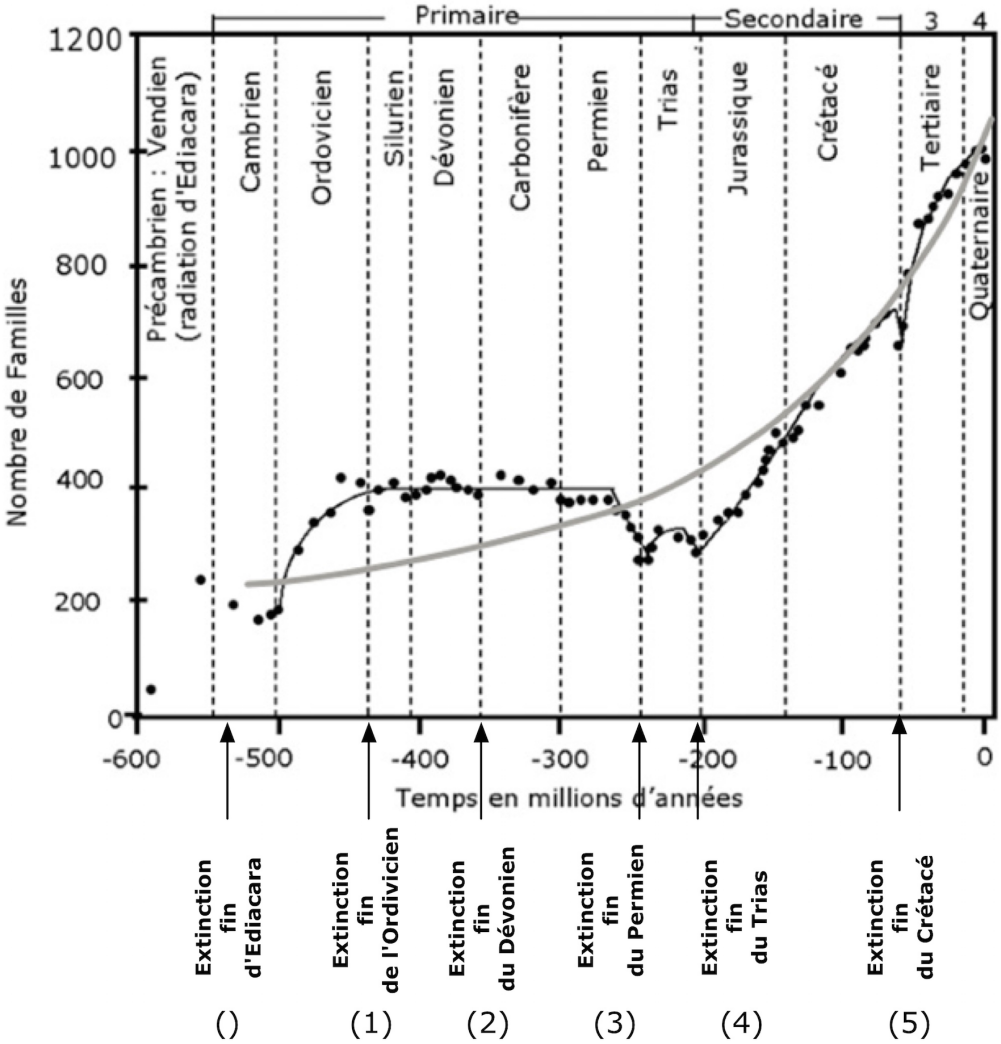

Figure 5. Evolution de la biodiversité à l'échelle géologique et la modélisation de cette dynamique. Les données sont issues de la base de données de Sepkoski, la courbe en gris montre la croissance exponentielle moyenne de celle-ci (proposée par Benton) la courbe noire représente un modèle logistique moyen que nous avons proposé (Pavé et al., 2002), prolongement d'une modélisation de Courtillot et Gaudemer (1996). De plus, nos avons justifié l'emploi du modèle logistique, sur des bases mécanistes, pour représenter l'ensemble de la dynamique.

On a pu noter que les taux de croissances calculés grâce au modèle sont les mêmes sauf pour la période Jurassique-Crétacé où il est plus faible. L'étude des variations autour du modèle dans cet intervalle nous a conduit à supposer que de mini-extinctions se sont produites épisodiquement, suivies pas des mini-explosions de biodiversité. Dans le

Pavé A., Hervé J.C., Schmidt-Lainé C. (2002) Mass extinctions, biodiversity explosions and ecological niches, *C.R. Biologies*, 325(7), 755-765.

même ordre d'idée, Rhode et Muller, sur la base d'une analyse des composantes oscillatoires de la dynamique résiduelle de la biodiversité après avoir soustrait la tendance logistique globale, ont détecté 2 signaux périodiques de 64 Ma et de 140 Ma[21], dont il reste à trouver l'explication.

On remarquera que le décompte des extinctions ignore celle de la fin de la période d'Ediacara puisqu'on nous annonce la 6e qui devrait en fait être la 7e. De plus, des fossiles de métazoaires très anciens ont été trouvés au Gabon qui complètent la chronologie. Ils ont été datés à 2,1 milliards d'années[22]. Ce sont des eucaryotes et ils semblent peu diversifiés, contrairement à ce qui a été observé pour Ediacara. Sous réserve d'inventaire, ces organismes auraient disparu[23]. On notera par ailleurs qu'à la période où les Trilobites se sont éteints, à savoir au Permien, leur diversité s'était considérablement réduite par rapport aux époques antérieures, comme au Cambrien (Webster, 2007)[24]. Nous avons interprété la disparition des Trilobites par la perte de leur capacité de diversification et donc d'efficacité de leurs processus de production de hasard, nécessaires à cette diversification. Ce fut peut-être aussi le cas pour ces premiers métazoaires et pour les organismes de la radiation d'Ediacara. Il est possible qu'au cours de âges des métazoaires soient apparus sporadiquement, mais faute d'efficacité de ces processus ils n'aient pu se maintenir face aux aléas environnementaux.

En fait, la variabilité à de multiples échelles caractérise les systèmes vivants. Néanmoins, il y a lieu de se préoccuper de ce qui se passe actuellement, dans notre intérêt collectif pendant… un certain temps[25] et peut-être aussi de modérer la communication scientifique pour éviter que la réitération de l'argument « 6e extinction », ne tienne lieu de preuve.

La vie peut évoluer plus vite et aller plus loin qu'on le pense généralement

Un impression répandue est que la vie est fragile. C'est vrai au niveau individuel et encore les organismes sont adaptables et peuvent se défendre contre des agressions pour vivre et survivre. C'est moins vrai collectivement et cela l'est encore moins pour les systèmes vivants dans leur ensemble comme le montre l'histoire de la vie sur la terre. Il est quelque part rassurant de constater, périodiquement, que nos craintes doivent être

---

[21] Rhode R.A., Muller R.A., « Cycles in fossil diversity », *Nature*, n° 434, p. 208–210, 2005.
On peut noter que la dernière grande extinction, à une époque où les humains n'étaient pas présents, date de 65 Ma, mais il faut se méfier des rapprochements trop rapides pour en tirer des conclusion sur l'actuel.

[22] El Albani A. et al. 2010. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr. *Nature* 466, 100-104.

[23] Il faut aussi compter avec le processus assez complexe de fossilisation qui ne touche des organismes morts que de façon exceptionnelle. Comme le disait un collègue paléontologue : à titre individuel c'est un grand et rare honneur que de finir fossilisé ! Néanmoins, plus les organismes d'une même espèce sont nombreux, plus grande est la chance d'en avoir au moins un qui soit fossilisé. Enfin, il faut compter avec la chance des paléontologues de trouver ces fossiles, même si on connaît les conditions de milieu propices à en contenir.

[24] Webster M. A Cambrian Peak in Morphological Variations within Trilobite Species. Science, 2007, 317, 499-502.

[25] Cf., par exemple : Patrick de Wever et Bruno David (2015) La biodiversité de crise en crise. Albin Michel.

relativisées, ce qui, encore une fois, n'est pas une raison pour faire n'importe quoi. C'est pour cette raison que quelques exemples ont été choisis.

1. Les moustiques du métro de Londres, une spéciation rapide

Cet exemple illustre l'étonnante conséquence d'un aménagement urbain. Il est possible que d'autres exemples du même type soient trouvés, s'ils sont recherchés…

L'histoire commence en 1863 lorsque la première ligne de métro londonienne est mise en service, ou peu de temps auparavant quand les tunnels ont été creusés. Quelques moustiques de l'espèce bien connue Culex Pipiens se faufilent dans ces tunnels. En surface, ils se nourrissent de sang d'oiseaux. En revanche, dans les tunnels du métro, les oiseaux sont plutôt rares, contrairement aux mammifères, dont l'homme, qui sont très présents et leur servent de source de nourriture. Petite population au départ, isolement géographique, changement de cible alimentaire, on observe en un temps évalué au plus à quelques dizaines d'année à l'émergence d'une nouvelle variété qui, aujourd'hui, ne peut plus se croiser avec l'espèce d'origine. De plus, les traites de vie ont changé, par exemple, ils ne présentent plus de diapause hivernale. On s'accorde à dire qu'il s'agit bien d'une nouvelle espèce, maintenant dénommée *Culex molestus*. La vitesse d'apparition de cette nouvelle espèce est sans commune mesure avec ce qu'on pensait et ce que beaucoup pensent encore.

Depuis, ces moustiques sont sortis du métro, ils ont employé les moyens de transport utilisés par les humains, notamment pendant la 2e guerre mondiale. On les retrouve à New-York et en Australie, où l'on commence à s'inquiéter du risque qu'ils deviennent des vecteurs de pathologies virales.

David Reznick. *Evolution Today: The Mosquitoes of the London Underground*. In "The 'Origin' Then and Now", (Chapter 12, 205-216). Princeton University Press, 2011.

http://ncse.com/files/pub/evolution/Excerpt--reznick.pdf

Katharine Burne, Richard A. Nichols. Culex Pipiens in London Underground tunnels: differentiation between surface and subterranean populations. *Heridity*, 82, 1999, 7-15.

Nur Faeza A Kassim, Cameron E Webb, Qinning Wang, Richard C Russell. Australian distribution, genetic status and seasonal abundance of the exotic mosquito Culex molestus (Forskal) (Diptera: Culicidae). *Australian Journal of Entomology*, 52 : 3,185–198, 2013.

2. Des bactéries dont le code génétique est changé

On sait depuis longtemps que les bactéries ont une capacité à évoluer rapidement, ce qui peut poser problème car certains pathogènes résistants à des antibiotiques ont été sélectionnés. On peut citer certains mécanismes mis en jeu comme la répression des gènes SOS, la transmission horizontale de gènes de résistance, etc. Mais nous restons dans un schéma classique, le code génétique n'est pas modifié. Or une expérience récente montre que ce code, quasiment universel peut lui même être touché. Nous savions cependant que dans certains cas il peut y avoir une distribution non uniforme des « codons synonymes » avec un enrichissement en CG dans certaines parties du

génome (1). Une expérience récente d'évolution expérimentale, menée au Genopole d'Evry, va beaucoup plus loin et montre que le « dogme » de l'universalité du code peut être bousculé (2). Une population d'E. Coli K12 déficiente en thymine (l'une des bases constitutive du code génétique avec A, l'adénine, C, la cytosine et G, la guanine). Pour vivre et croître il lui faut de cette base dans le milieu de culture. Un remarquable dispositif automatique a été conçu pour assurer une culture en milieu liquide pendant de très nombreuses générations (plus de 1000). Dans ce milieu des doses croissantes d'un xénobiotique analogue structural de la thymine a été progressivement introduit. A début à de faible dose car il est toxique, puis à des doses croissantes. Au bout d'un millier de génération, cette molécule, le 5 fluoro uracile, a remplacé la thymine dans l'ADN et la souche est devenue dépendante à cette molécule. Ce résultat a des incidences importante au niveau théorique, et montre que des solutions alternatives au code génétique « traditionnel » peuvent être trouvé : sans nul doute que les recherches sur l'origine de la vie et la xénobiologie vont être touchée par ce résultat.

(1) Grantham R., Gautier C., Mercier R. et Pavé A. Codon catalog usage and the genome hypothesis. Nucleic Acids Research, 8, 49-62, 1980.

(2) Marlière P., Patrouix J., Döring V., Herdewijn P., Tricot S., S. Cruveiller, Bouzon M, and Mutzel R. Chemical Evolution of a Bacterium's Genome . Angew. Chem. Int. ed. 2011 Jul 25;50(31):7109-14. doi: 10.1002/anie.201100535

3. L'Ours blanc et l'Ours brun s'hybrident : une adaptation au changement climatique

Ursus maritimus, ours blanc ou ours polaire, est considéré comme une espèce en danger suite au réchauffement climatique. On sait que ces deux types d'ours sont interféconds et s'hybrident à l'occasion. Des études récentes menées à partir de restes d'ours blancs et d'ours bruns, ont montré que ces croisements deviennent fréquents quand ces populations peuvent se mélanger. C'est le cas pendant les périodes de réchauffements climatiques. L'ours est un prédateur qui a avantage à ne pas être détecté précocement par la proie en se fondant dans le décor : pour l'ours brun dans les zones sans neige, pour le blanc dans les espaces enneigés. Les hybrides sont plutôt bruns. Une étude historique a montré que lors des périodes de réchauffement climatiques, l'hybride est majoritaire, et lors des refroidissements, la variété blanche se reconstitue à nouveau dans les zones couvertes de neiges et de glaces, et la variété brune se retrouve dans les autres non ou partiellement enneigées. Le réchauffement climatique n'est pas une épée de Damoclès au dessus de la tête *d'Ursus maritimus* qui a déjà utilisé sa capacité à subsister sous forme d'hybride.

Cet exemple illustre très bien la remarque du paléontologue Alan Grant dans le film Jurassic Park à propos des œufs de dinosaures qu'il vient de trouver alors que tout avait théoriquement été fait pour éviter toute reproduction : « La vie trouve toujours son chemin »…

Référence : Miller W. et al. Polar and brown bear genomes reveal ancient admixture and demographic footprints of past climate change. PNAS, 2012 : www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1210506109

4. Le cormoran protégé, devenant nuisible

Le cormoran, notamment l'espèce présente en France *Phalacrocorax carbo sinensis,* est un cas intéressant à examiner car il a donné lieu à des travaux proposant une gestion adaptative de cette population sauvage. En effet, cet oiseau est un grand consommateur de poisson et peu donc poser des problèmes, non seulement pour les pisciculteurs, mais aussi pour tous ceux qui se livrent à la pêche récréative. Tout d'abord, les hollandais décident de la protéger, en 1965, et la directive européenne « Oiseaux » du 2 avril 1979 institue une protection totale de cette espèce sur le territoire européen. Dans les années 1970 en France métropolitaine, les effectifs peuvent être évalués à quelques milliers d'individus, milieu des années 1990 c'est entre 60 000 et 100 000 individus. Un explosion démographique conséquence de la protection totale, qui se traduit concrètement par des impacts non négligeables sur les poissons d'eau douce, des fleuves, des lacs et des étangs (prélèvement annuel qu'on peut estimer à partir de ces données à 10-15 milles tonnes). Si bien qu'en 1992, le statut du cormoran a été dégradé en France afin de permettre une régulation par la chasse. Un travail scientifique précis et bien argumenté a été produit pour le ministère chargé de l'environnement proposant ce type de « gestion adaptative » de la population de cormorans grâce à la chasse[26]. Mais il semble que ce gibier n'intéresse pas beaucoup les chasseurs…

Le rapport sur le cormoran se conclut par une remarque fort pertinente, en forme de recommandation : « *Le problème est un conflit d'usages pour lequel la décision ne peut pas reposer sur la seule expertise scientifique* ». C'est le cas dans de nombreux conflits environnementaux pour lesquels on agite l'argument de la préservation de la biodiversité. Il faut donc bien évaluer les conséquences d'une politique de protection d'espèces pour éviter des nuisances, grâce à une régulation bien conçue. Aujourd'hui, il faut se préoccuper de ces espèces, par exemple du loup, bien évaluer la dangerosité pour les autres animaux, notamment d'élevage, mais aussi pour l'homme et… les petits de l'homme. On peut ajouter qu'en plus des usages il faut tenir compte des différences de perceptions, de représentations et les comportements induits des diverses personnes ou groupes de personnes impliqués. On imagine alors que la gestion de la biodiversité est très délicate… Il est important d'analyser les dimensions humaines et sociales. Il ne faut notamment pas se fonder uniquement sur les réactions émotives et affectives qui prennent trop souvent le pas sur le rationnel. Le biais alors est de résumer les problèmes, en affirmant sans démontrer, et de se livrer à des incantations qu'à des discours argumentés. Il ne faut cependant ni ignorer, ni mépriser mais comprendre les raisons implicites à ces discours.

Au total, la dynamique de la biodiversité s'avère toujours très active. Le schéma darwinien (variation/sélection) est d'une grande généralité. Il nous revient d'être attentif à son fonctionnement. Nous pouvons jouer un rôle déterminant et en cela rester très prudent dans nos actions aussi bien d'atteinte à la biodiversité que de protection.

---

[26] Lebreton Jean-Dominique et Gerdeaux Daniel, Gestion des populations de Grand Cormoran *Phalacrocorax carbo* séjournant en France. Rapport pour le ministère chargé de l'environnement, 1996 : http://www.naturessonne.fr/telechargements/Cormorans-1996.pdf

AP, le 19 juillet 2015