

---

# Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et changements globaux

Luc Abbadie & Éric Lateltin

# IV

La propriété fondamentale du monde vivant est la diversification continue de ses constituants. Elle résulte du processus de spéciation qui, par mutations aléatoires et sélection naturelle des mutations les plus avantageuses, conduit au remplacement de certaines espèces par d'autres, c'est-à-dire à l'apparition d'espèces qui n'existaient pas auparavant. Ces dernières présentent par conséquent plus de chances de survie dans le nouvel environnement. La théorie de la sélection naturelle renvoie donc au dialogue permanent qui existe entre chaque espèce, ou chaque variant génétique, avec son environnement, biotique ou physique ; ce qui permet au vivant de répondre aux variations de l'environnement en s'y adaptant, voire en le modifiant localement à son profit. Cette mécanique de l'évolution appelle deux commentaires. Le premier, c'est que l'environnement n'est jamais constant. Il varie dans l'espace, parfois sur de très petites distances, et dans le temps, à court et long termes. L'environnement fluctue donc autour d'une moyenne, générant des conditions d'existence pour les organismes qui peuvent être sensiblement différentes d'une génération à l'autre. Une espèce n'est donc pas adaptée à un environnement figé mais à une gamme plus ou moins large d'environnements. En d'autres termes, les espèces ont été éprouvées dans la durée et présentent, par conséquent, une certaine capacité de résistance, ou de réponse, à des environnements changeants. Le second commentaire, c'est que toutes les espèces dans un lieu donné sont soumises à des pressions de l'environnement communes, au moins en partie, et qu'elles sont toutes en interactions plus ou moins lâches avec les autres. Elles ont donc évolué conjointement, elles ont en quelque sorte co-évolué de manière plus ou moins étroite et forment, de ce fait, des ensembles biologiques cohérents, c'est-à-dire présentant une organisation et une dynamique qui permet le maintien de leurs constituants à long terme.

**1. La biodiversité, moteur de l'écosystème.** L'ensemble des espèces présentes dans un lieu donné, l'ensemble des interactions qu'elles entretiennent entre elles et avec le milieu physique, et l'ensemble des flux de matière et d'énergie qui parcourent les espèces et leur environnement, constituent ce qu'il est convenu d'appeler un écosystème. Un écosystème peut donc s'interpréter comme un ensemble biologique et physique dynamique, capable d'autorégulation, qui procède à la fois des lois de la thermodynamique et de l'évolution darwinienne. Chacune des espèces, ou des variants génétiques qui participent à l'écosystème, est incluse dans un réseau complexe d'interactions dynamiques vivant-vivant et vivant-physique que l'on peut définir par une structure (types d'espèces présentes, distribution spatiale des espèces, organisation spatiale des constituants physiques, organisation des réseaux trophiques entre espèces) et par un fonctionnement (variation à court terme de la structure, échanges de matière et d'énergie au sein de l'écosystème, échanges de matière et d'énergie avec l'atmosphère et l'hydrosphère).

L'écosystème n'est toutefois pas un ensemble figé puisque chaque espèce, en modifiant passivement ou activement l'environnement physique, crée les conditions de son maintien ou, au contraire, de sa propre exclusion à terme, et prépare également les conditions nécessaires à l'installation d'espèces exogènes. L'écosystème change donc perpétuellement, à un rythme qui lui est propre, dans un sens le plus souvent prévisible. Dès lors que le climat local (température et précipitation) demeure à peu près constant, l'écosystème suit une trajectoire relativement bien définie, c'est-à-dire qu'il passe par une succession d'états. Cette notion de trajectoire repose sur trois observations. La première montre que si l'écosystème subit de temps à autre une perturbation d'intensité faible ou moyenne, comme une sécheresse par exemple, ou un simple chablis, il change transitoirement et modérément de structure et de fonctionnement, puis revient rapidement à un état proche de l'état antérieur à la perturbation, rejoignant en quelque sorte sa trajectoire initiale. Cette capacité de l'écosystème à amortir les perturbations est nommée résilience. La seconde observation concerne une perturbation de forte intensité, même brève, comme un feu, un défrichement, une tempête, une épidémie. Dans ce cas, la structure et le fonctionnement de l'écosystème sont profondément altérés, mais l'écosystème enclenche un nouveau développement et passe par toute une succession d'états similaires ou peu s'en faut, à celle qu'il avait connu avant la perturbation. Enfin, dernière observation, si la répétition de la perturbation, quelle que soit son intensité, dépasse un certain seuil (incendie tous les deux ou trois ans par exemple), ou si le climat change de façon durable, alors l'écosystème peut dévier de sa trajectoire, au point d'aboutir, parfois, à un état totalement nouveau, c'est-à-dire à un écosystème différent.

La biodiversité change au fur et à mesure que l'écosystème décrit sa trajectoire. C'est tout d'abord la nature même des espèces qui se modifie sans cesse puisque la plupart des organismes sont inféodés plus ou moins étroitement à tel ou tel stade de développement de l'écosystème. C'est ensuite la richesse spécifique qui augmente avec le temps, même si les stades matures ne présentent pas toujours le nombre maximal d'espèces. C'est, enfin, la nature des interactions entre espèces et entre espèces et environnement physique qui se complexifie, engendrant une variation progressive des conditions d'existence des organismes, et de l'intensité et de l'organisation des flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème d'une part, et entre l'écosystème et l'extérieur d'autre part. On peut donc concevoir l'écosystème, à tous les stades de son développement, comme un ensemble d'éléments, vivants et non vivants, étroitement ajustés les uns aux autres, qui modifie progressivement l'environnement physique local au point de le différencier totalement de l'environnement général et qui tend à accroître ses performances, au moins en termes de productivité et d'efficacité dans l'utilisation des ressources souvent limitées que sont l'eau et les nutriments minéraux du sol. C'est pour cette raison

que les écosystèmes dits « naturels » sont d'excellents modèles d'étude pour l'écologie, non parce qu'ils sont « naturels », mais parce qu'ils sont sub-optimaux en termes d'adéquation avec les contraintes imposées par le climat, le sous-sol et l'histoire de la biodiversité, parce qu'ils sont, en d'autres termes durables, résilients et efficaces.

La crise actuelle de la biodiversité, c'est-à-dire la perte définitive d'espèces à un rythme accéléré, pose de nombreuses questions : Est-ce grave pour le fonctionnement des écosystèmes et pour ce que nous pouvons en tirer ? Cela peut-il affecter le fonctionnement de la biosphère dans son ensemble ? Existe-t-il un seuil, un nombre limite d'espèces, en dessous duquel il ne faut pas descendre au risque d'amoindrir la résilience de l'écosystème ? Toutes les espèces ont-elles la même importance pour les performances de l'écosystème, comme sa productivité par exemple ? Force est de constater que nos connaissances sont encore très fragmentaires et que ces questions demeurent très ouvertes (Loreau *et al.*, 2001). Toutefois, un consensus commence à se dégager dans la communauté internationale sur quelques points clés.

Le premier est qu'une richesse spécifique élevée procure à l'écosystème une capacité tampon vis-à-vis des variations de l'environnement physique et biologique et, par conséquent, une certaine stabilité de son fonctionnement. Cet effet, connu sous le nom de l'hypothèse de l'assurance biologique (Yachi & Loreau, 1999), repose sur un constat simple : toutes les espèces ne répondent pas de la même façon aux fluctuations de l'environnement, ce qui implique que les conditions de compétition entre espèces sont modifiées et que certaines espèces accèdent au statut de dominantes alors que d'autres passent à celui de dominées. En cas de perturbation, les diverses fonctions de l'écosystème sont donc *a priori* assurées au même niveau par des combinaisons d'espèces qui diffèrent, au moins en termes d'abondance relative. La conséquence concrète de cette mécanique, démontrée pour la production primaire de prairies et la respiration microbienne de sols, c'est que les changements de l'environnement entraînent des variations d'autant plus faibles du fonctionnement de l'écosystème que la richesse spécifique est plus élevée. Dans le même ordre d'idée, il existe une liaison positive entre biodiversité et stabilité de l'écosystème ou, plus exactement, entre biodiversité et résilience, entre biodiversité et capacité de l'écosystème à amortir les perturbations. Ceci a été démontré sans ambiguïté dans la prairie nord-américaine où la productivité primaire se maintient mieux en cas de sécheresse dans les couverts diversifiés que dans les couverts pauvres en espèces (Tilman & Downing, 1994).

Le deuxième point de consensus est qu'il existe une relation positive entre richesse spécifique et performance de l'écosystème. C'est à nouveau la prairie nord-américaine qui a permis d'en faire la démonstration au moyen d'une expérience de terrain qui consistait à faire varier le nombre d'espèces herbacées par tirage au hasard à partir d'un lot de graines de 32 espèces différentes, et à mesurer la production pri-

maire de l'ensemble du couvert. Cette dernière a augmenté rapidement avec le nombre d'espèces, mais ne répondait pratiquement plus à l'augmentation de richesse spécifique au-delà d'une douzaine d'espèces présentes (Tilman *et al.*, 1996). La conclusion s'imposait : la biodiversité est donc bien un facteur important de contrôle de la productivité primaire, mais peut-être pas toute la biodiversité, seule une partie de la biodiversité serait utile. Pour tirer au clair cette notion de « biodiversité minimale », il a fallu une seconde expérience réalisée par la même équipe (Tilman *et al.*, 1997), en tenant compte du nombre de groupes fonctionnels présents dans le couvert végétal. Par groupe fonctionnel, on entend un groupe d'espèces ayant le même impact sur l'écosystème, les mêmes caractéristiques physiologiques vis-à-vis de l'eau, des nutriments minéraux du sol, etc. Dans cette seconde expérience, les groupes fonctionnels se distinguaient par le type de photosynthèse (limitée ou non par la teneur actuelle en dioxyde de carbone), la capacité à fixer l'azote de l'air (plante légumineuse ou non) et par quelques autres caractéristiques physiologiques. Les résultats ont montré que la productivité primaire, mais aussi les conditions de l'environnement directement influencées par les plantes (luminosité dans le couvert végétal ou teneur en azote minéral dans le sol), dépendaient plus du nombre de groupes fonctionnels que du nombre total d'espèces. Ce qui compte, c'est finalement qu'un certain nombre de fonctions soient assurées, quelles que soient les espèces qui assurent ces fonctions.

C'est donc la redondance fonctionnelle entre espèces qui explique qu'il n'y a plus d'effet du nombre d'espèces sur la production primaire au-delà d'une certaine richesse spécifique. Il ne faudrait pas pour autant en conclure que ces espèces redondantes n'ont pas d'importance dans le fonctionnement de l'écosystème. Tout d'abord, dans la même étude, il a été montré que le nombre d'espèces au sein de chaque groupe fonctionnel avait un effet positif sur les processus mesurés. Ensuite, il faut garder à l'esprit que la situation étudiée l'était dans des conditions environnementales données ; dans d'autres conditions, certaines espèces auraient pu avoir un impact plus grand sur la production primaire ou la teneur en azote minéral du sol. Ce n'est donc pas parce qu'une espèce n'est pas importante aujourd'hui qu'elle ne jouera pas un rôle crucial demain, dans des conditions d'environnement légèrement différentes. On pourrait également faire remarquer que ce genre d'étude montre bien que la biodiversité peut avoir un impact positif sur le fonctionnement de l'écosystème, mais que cela ne prouve pas pour autant que c'est une règle générale. Un argument souvent évoqué à ce propos est que certaines formations herbacées, comme les savanes, sont des écosystèmes très productifs, très anciens, donc très résilients, alors que leur biodiversité végétale est faible. Cette observation est juste, mais elle suggère surtout que c'est le niveau d'observation de la biodiversité qui est en cause et pas la biodiversité elle-même. En effet, d'un point de vue strictement fonctionnel, une diversité génétique élevée au sein de diverses espèces peut parfaitement remplacer la diversité entre espèces.

D'autres expériences menées dans le monde ont confirmé l'importance de la biodiversité pour les performances de l'écosystème. L'une des plus intéressantes, dénommée Biodepth, a été menée en Europe, à nouveau sur des prairies, mais sur un gradient nord-sud, ce qui permettait de bénéficier d'une diversité de situations climatiques et d'utilisation agricole des sols avant l'expérience. Dans sept sites sur huit, la production primaire était positivement liée au nombre d'espèces et, à nouveau, au nombre de groupes fonctionnels herbacés présents (Hector *et al.*, 1999). Trois explications pouvaient rendre compte de cette observation. Tout d'abord la sélection au hasard d'espèces très productives qui aurait d'autant plus de chances de se produire que le nombre d'espèces semées est grand. Ensuite, la complémentarité entre espèces qui permettrait une utilisation des ressources de l'environnement plus complètes dans les communautés herbacées diversifiées que dans les communautés simples. Enfin, des relations mutualistes, de coopération entre espèces, qui sont évidemment d'autant plus élevées que la richesse spécifique est grande. Une analyse mathématique et statistique poussée des données recueillies sur le terrain a permis de trancher très clairement : dans les prairies européennes, c'est avant tout la complémentarité des espèces et la coopération entre espèces qui engendrent une productivité primaire forte dans les communautés à richesse spécifique élevée (Loreau & Hector, 2001), ce qui n'exclut pas l'impact d'espèces très productives dans d'autres situations.

Ces notions de complémentarité et de coopération entre espèces soulignent que l'approche fonctionnelle de la biodiversité ne saurait se limiter à des considérations sur le nombre d'espèces ou de groupes fonctionnels. Il y a aussi un consensus pour affirmer que la nature et l'intensité des interactions entre espèces ont un impact fort sur les performances et le maintien de l'écosystème. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner l'impact des réseaux trophiques (qui mange qui ?) sur le cycle des nutriments minéraux dans les systèmes aquatiques. Ainsi, dans les lacs, l'explosion du plancton végétal typique du phénomène d'eutrophisation, qui entraîne une désoxygénation de l'eau, dépend de la diversité des poissons. En rajoutant des supers prédateurs comme les poissons piscivores, il est possible de diminuer la densité des poissons consommateurs de plancton animal. Le plancton animal étant lui-même consommateur de plancton végétal, la croissance de ce dernier est alors fortement freinée : la manifestation indésirable de l'eutrophisation ne se produit donc plus (Hulot *et al.*, 2000). Dans le même ordre d'idée, il a été démontré que les mammifères herbivores de prairie ou de savane, à condition qu'ils ne soient pas trop nombreux, stimulent la production primaire malgré les dommages qu'ils causent aux plantes. En effet, en réduisant la hauteur du tapis végétal, ces animaux en facilitent la pénétration par la lumière et engendrent du même coup une activation de la photosynthèse. Il est clair que la densité des diverses populations animales et végétales qui participent à l'écosystème étant large-

ment sous le contrôle des processus de prédation, de parasitisme et de compétition pour l'accès aux ressources, tout changement dans l'intensité de ces interactions entre espèces modifie plus ou moins profondément la structure du réseau trophique et, partant, le fonctionnement de l'écosystème Encadré « Atmosphère et croissance végétale ». Ces processus peuvent parfois prendre une place particulière là où on ne les attendait pas, en expliquant par exemple pourquoi certains sols sont toujours pauvres en matière organique malgré des apports importants de résidus végétaux. Il semble en effet que la compétition pour l'énergie entre des groupes de micro-organismes à croissance rapide et d'autres à croissance lente, c'est-à-dire, respectivement, entre les consommateurs de résidus végétaux et les consommateurs de matière organique du sol, est un déterminant majeur de la capacité des sols à accumuler le carbone organique (Fontaine *et al.*, 2004).

Quatrième point de consensus : dans un lieu donné et à un moment donné toutes les espèces n'ont pas le même poids dans le fonctionnement de l'écosystème. Dans les expériences menées sur les prairies nord-américaine et européenne, la productivité de l'ensemble du couvert végétal était en partie dépendante de la présence de légumineuses fixatrices de l'azote de l'air et qui jouaient le rôle de source d'azote pour les autres plantes. De nombreuses caractéristiques biologiques, fort variées, confèrent à certaines espèces un rôle clé dans l'écosystème. Il peut s'agir, tout simplement, de la position dans le réseau trophique, comme dans le cas des supers prédateurs évoqués plus haut. Ce peut être aussi une capacité d'action sur les micro-organismes comme en Côte d'Ivoire où certaines populations de graminées sont capables de bloquer l'activité des micro-organismes nitrifiants. Dans ce cas, le sol est dépourvu de nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et les plantes assurent leur nutrition azotée à partir de l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), une forme d'azote qui est mieux conservée dans le sol que le nitrate. La conséquence concrète de ce phénomène est que les savanes comportant ces populations de graminées inhibitrices de la nitrification sont plus productives que celles où ces populations sont absentes (Lata *et al.*, 2004).

La dimension spatiale de l'organisation du vivant est également un point clé du fonctionnement de l'écosystème. L'architecture souterraine de certaines graminées tropicales en donne un bon exemple à l'échelle de l'espèce. Ces plantes présentent en effet des racines très peu étendues, très concentrées dans un petit volume de sol, ce qui engendre un recyclage très efficace des nutriments minéraux, comme l'azote. Du coup, la productivité primaire de certaines savanes est très élevée malgré des conditions de climat et de sol très défavorables (Abbadie *et al.*, 1992). À l'échelle de l'écosystème, c'est la distribution des individus dans le paysage qui influence de nombreux processus biogéochimiques et, singulièrement, les échanges de matière entre l'écosystème et l'atmosphère. En savane, par exemple, le regroupement des arbres en petits bosquets diminue la production primaire totale du couvert végétal, mais n'affecte pas sa transpiration (Simioni *et al.*, 2003).

2. **La biodiversité sous tension.** Deux grandes classes de phénomènes viennent aujourd'hui altérer la relation entre la biodiversité et la dynamique des écosystèmes. La première, c'est la modification drastique de l'environnement physique de la Terre, la composition chimique de l'atmosphère et le climat. Drastique, car elle se produit avec une amplitude et un rythme inconnus depuis des centaines de milliers d'années : le changement est véritablement d'ampleur géologique Encadré « Histoire des crises d'extinction de la biodiversité ». La seconde classe de phénomènes, totalement inédite dans l'histoire de la Terre, c'est la simplification et l'artificialisation de l'environnement du fait des activités humaines, concentrées sur les régions tempérées et tropicales qui accueillent ou accueillent encore la plus grande part de la biodiversité Encadré « Répartition planétaire de la biodiversité ». Cette disparition d'habitats pour la faune et la flore se produit à un rythme extrêmement rapide comparé à ce qui s'est passé pendant les fluctuations climatiques du Quaternaire ; la biodiversité est en réalité confrontée à une situation sans précédent. Bien entendu, le changement climatique n'est pas un problème en soi pour les organismes vivants qui peuvent s'y adapter à moyen et long termes via des processus de sélection naturelle, ou qui peuvent y répondre à court terme par des migrations ou des changements de comportement ou de physiologie (particulièrement rapides chez les micro-organismes). En revanche, le rythme et l'ampleur des variations du climat sont déterminants pour la survie de nombreuses espèces et le maintien de peuplements diversifiés, au moins aux échelles locale et régionale. C'est ainsi que dans le nord de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord, la succession rapide des périodes glaciaires et interglaciaires au cours du Quaternaire, entraînant des déplacements nord-sud tout aussi rapides des zones climatiques et de la calotte de glace, aurait conduit à la disparition de nombreuses espèces et expliquerait en partie la faiblesse relative de la biodiversité dans ces régions.

Le climat n'est pas la seule cause de variation de la biodiversité et des écosystèmes. Actuellement, le premier déterminant de la distribution et de l'organisation des organismes vivants, c'est bien évidemment l'homme à travers l'étendue et les modalités de son usage des terres. La modification de la forêt pour la production de bois et le défrichage pour l'établissement de prairies ou de champs sont des pratiques millénaires, qui ont connu des phases d'accélération et de régression, mais qui conduisent tendanciellement à une réduction extrême des milieux naturels. Bien entendu, tous les types de milieux, tous les biomes, ne sont pas atteints avec la même intensité (Gaston & Spicer, 2004). Si seulement 6 % de la surface des forêts tempérées échappent au contrôle direct de l'homme, 99 % de l'ensemble formé par la toundra et les zones polaires sont encore intacts. En ce qui concerne les systèmes herbacés, 27 % des prairies tempérées et 74 % des savanes peuvent toujours être considérées comme non modifiées par l'homme. Quant à la zone des forêts tropicales humides, environ 60 % de sa surface

continue à abriter des écosystèmes naturels bien qu'elle subisse actuellement un taux de déforestation particulièrement élevé, de l'ordre de 140 000 km<sup>2</sup> par an. Au total, il ne reste environ que la moitié de la surface des terres émergées à porter des écosystèmes où l'homme n'intervient pas directement et que l'on peut qualifier de « naturels » au sens où ils sont toujours gouvernés par des processus spontanés.

La responsabilité de l'homme dans la disparition des espèces, animales notamment, semble effective dès le début du Quaternaire. Plusieurs observations nourrissent cette suspicion : *Homo sapiens* arrive en Australie il y a 55 000 ans et tous les mammifères de grande taille disparaissent de ce continent 5 000 ans plus tard ; en Amérique du Nord, 70 espèces de grands mammifères disparaissent en 1 000 ans, aux alentours de 9 000 av. J.-C ; en Amérique du Sud, 80 % des genres de grands mammifères ont disparu en 11 000 ans, soit depuis la colonisation du continent par l'espèce humaine ; en Eurasie, enfin, beaucoup de grands mammifères, parmi lesquels le mammouth, l'ours des cavernes et le rhinocéros laineux, ont disparu entre 12 000 et 10 000 av. J.-C. Seule l'Afrique échappe à ce schéma puisque la grande faune de mammifères est toujours bien représentée en termes de nombre d'espèces, malgré une présence de l'homme fort ancienne, remontant à plusieurs millions d'années. Ce contre-exemple permet de penser que les extinctions du Pléistocène ne sont pas attribuables exclusivement à l'homme et que ses activités de chasse n'ont été probablement qu'un facteur aggravant des effets de changement de climat ou d'épidémies (Lévêque & Mounolou, 2003).

Les doutes ne sont en revanche pas permis pour la période récente. Les cas les plus extrêmes sont ceux des îles. En effet, la colonisation humaine des Fidji et des Tonga, de la Nouvelle-Zélande et d'Hawaï il y a, respectivement, 3500, 3 200 et 2 600 ans, celle des Galapagos en 1535 et de quelques autres îles de l'océan Pacifique, s'est traduite par la disparition d'un tiers à la moitié des oiseaux qui les peuplaient, soit l'équivalent d'au moins 10 % du nombre d'espèces d'oiseaux présentes aujourd'hui sur Terre. Les causes de ces extinctions sont multiples : la chasse bien sûr, la collecte des œufs, mais aussi l'introduction d'animaux domestiques (comme le chien) ou commensaux (comme le rat) qui se sont comportés comme des prédateurs auxquels les oiseaux de petite taille n'étaient pas adaptés, ou encore le défrichement et la modification de la couverture végétale (Lévêque & Mounolou 2003). Les disparitions d'espèces ne sont évidemment pas restreintes aux îles, elles affectent l'ensemble de la planète. Plus de 1 200 disparitions de plantes et d'animaux ont été enregistrées depuis le xvii<sup>e</sup> siècle, dont la moitié au cours du xx<sup>e</sup> siècle, sans parler des milliers d'espèces fortement menacées de disparition à court ou moyen terme. Bien entendu, ces chiffres portent sur les espèces les plus visibles et, surtout, sur les espèces dûment enregistrées et décrites dans les banques de données internationales, soit 1 750 000 espèces sur un total probable à l'échelle de la planète de 13 500 000 espèces (Gaston & Spicer, 2004). Le taux

apparent d'extinction, qui est de l'ordre de trois espèces par an, est donc notoirement sous-estimé. Des tentatives ont été réalisées en forêt tropicale pour approcher le taux réel d'extinction. Elles ont été basées sur la prise en compte de la relation qui existe entre la richesse spécifique d'un milieu et sa surface, ainsi que sur le taux moyen de déforestation dans cette zone. Elles aboutissent à une estimation de l'érosion de la biodiversité de plusieurs milliers d'espèces par an, ce qui conduit à constater que nous vivons une véritable crise mondiale de la biodiversité <sup>Chap. II</sup>.

**3. L'avenir de la biodiversité.** La biodiversité et les écosystèmes qu'elle constitue sont aujourd'hui confrontés à deux contraintes majeures, qui ont toujours existé. La première, c'est la mobilité géographique des zones climatiques, c'est-à-dire des zones compatibles avec la vie de telle ou telle espèce. Mais, cette mobilité cède actuellement la place à un véritable bouleversement de la géographie du climat en raison de la vitesse et de l'ampleur de la croissance de la température et des quantités de gaz à effet de serre, inconnues depuis des centaines de milliers d'années <sup>Encadré «Le Changement climatique»</sup>. La seconde contrainte, c'est la réduction et la fragmentation des surfaces habitables par les espèces compte tenu de l'extension des surfaces cultivées, de l'exploitation intensive des forêts, et de l'emprise toujours plus grande des villes, des espaces sub-urbains et des routes. La biodiversité a déjà connu des périodes de réduction de la surface des habitats, notamment au cours de l'ère Quaternaire mais, là encore, jamais à la vitesse actuelle et partout à la fois sur la planète. Pour survivre, les espèces disposent fondamentalement de deux moyens. À court terme, elles peuvent se déplacer dans l'espace afin de se maintenir dans des conditions d'environnement qui leur permettent de croître et de se reproduire. À long terme, elles peuvent évoluer, au sens darwinien du terme, ce qui leur permet de s'ajuster à un environnement modifié, au point, parfois, d'engendrer l'apparition d'une ou de plusieurs espèces nouvelles. Dans les deux cas, à deux échelles très différentes, c'est bien d'une question de temps qu'il s'agit. La grande inquiétude aujourd'hui, c'est que le temps du climat n'est plus le temps des espèces.

Un exercice de modélisation a été réalisé pour tenter d'estimer l'ampleur de l'érosion de la biodiversité d'ici à 2050 en se basant sur la relation classique qui existe entre surface d'un habitat et nombre d'espèces qui y résident. Deux causes d'extinction ont été prises en compte : le déplacement des zones d'habitats en fonction du déplacement des zones climatique, évidemment très critique pour les espèces à faibles capacités de dispersion, et la réduction de la surface des habitats en fonction de l'expansion des milieux modifiés par l'homme (Thomas *et al.*, 2004). Cette seconde cause pourrait conduire à une perte de 1 à 29 % des espèces selon les milieux, les steppes buissonnantes étant les plus touchées (29 % de pertes), suivies de près par les forêts de feuillus tempérées, déjà relativement pauvres en espèces (24 %), puis les écosystèmes herbacés

tels que les savanes, steppes, prairies (15 % de pertes environ). Mais, contrairement à ce qui a été observé jusqu'à présent, c'est le changement du climat qui constituerait la première cause d'extinction, entraînant la disparition de 18 à 35 % des espèces selon les scénarios climatiques retenus. Cette étude ne prenait en compte qu'un échantillon de régions qui couvrait 20 % de la surface du globe, de l'Europe à l'Afrique du Sud, en passant par le Mexique, le Brésil et le Queensland. Rapportées à l'ensemble du globe, ces projections laissent donc planer une menace sur des centaines de milliers d'espèces, peut-être un million ou plus, alors que la courbe de la température sera encore loin d'avoir atteint les sommets qu'on lui promet. Tout se résume donc à une course de vitesse entre zones d'habitat et espèces. Cette course est déjà très largement entamée. Au cours du siècle dernier, l'aire de distribution de 1700 espèces animales et végétales s'est ainsi déplacée en moyenne de 6 km par décennie vers le nord et de 6 m en altitude en réponse au réchauffement planétaire (Parmesan & Yohe, 2003). Mais, quelques études démontrent que la course est fréquemment perdue par les espèces. C'est par exemple le cas dans les montagnes tropicales du Monte-Verde au Costa Rica où vingt espèces de grenouilles et de crapauds se sont éteintes en raison d'un véritable bouleversement de la structure et de l'organisation de l'ensemble du peuplement animal suite à l'aridification relative du climat (Pounds *et al.*, 1999). Ce cas montre bien que ce ne sont pas les écosystèmes qui se déplacent en fonction du climat, mais bien les espèces. Or, toutes les espèces ne bougent pas à la même vitesse, ce qui signifie qu'on peut s'attendre à une modification extrêmement rapide de la composition et de l'identité même des écosystèmes.

Les espèces les plus lentes s'éteindront purement et simplement, soit à court terme en raison de la disparition de l'environnement auquel elles sont inféodées, soit à moyen terme en raison de la réduction et de la fragmentation excessive de leur habitat. Les autres courront après le changement climatique avec plus ou moins de bonheur. En France par exemple, elles auront à parcourir 180 km vers le nord et 150 m en altitude pour un réchauffement moyen de 1°C. Les espèces les moins rapides changeront leur calendrier (leur phénologie) en avançant ou en retardant tel ou tel événement physiologique ou comportemental. Cela a déjà été observé en Grande-Bretagne où les tritons ont d'ores et déjà avancé la date de leur reproduction. Ils sont du coup présents dans les étangs au même moment que les grenouilles qui, elles, n'ont rien changé ; les têtards de grenouilles sont par conséquent massivement consommés par les tritons, ce qui compromet à terme le maintien du peuplement de grenouilles. Les espèces les plus mobiles, quant à elles, se retrouveront dans un contexte biologique, dans un réseau d'interactions, fort différent de ce qu'elles connaissaient auparavant, même si elles gagnent sans difficulté la course avec le climat. Elles pourraient alors subir des pressions de prédation, de parasitisme ou de compétitions nouvelles, qui pourraient

remettre en cause leur maintien à moyen terme. Elles pourraient aussi ne rencontrer aucune limite importante à leur expansion, acquérant de fait le statut d'espèces envahissantes. Or, on sait aujourd'hui que les espèces invasives, singulièrement chez les plantes, constituent une cause fréquente d'extinction d'animaux et de végétaux indigènes. Enfin, certaines espèces pourraient profiter du réchauffement <sup>Encart (7), Chap. V.</sup>

Trop rapides, les changements de climat et d'usage des terres ne permettront donc pas une simple migration des écosystèmes existants. Au contraire, ce sont de nouveaux écosystèmes qui se mettront et se mettront déjà en place. Quelles seront leurs caractéristiques ? Ils présenteront tout d'abord une biodiversité amoindrie compte tenu du nombre d'espèces qui auront perdu définitivement la course de vitesse avec le climat ou qui n'auront pas supporté la réduction de la surface de leur habitat. Il est donc hautement probable que ces écosystèmes à la biodiversité réduite seront plus sensibles aux perturbations de toutes sortes, qu'ils auront perdu une partie de leur résilience et qu'ils seront moins productifs. C'est en tout cas ce que les travaux expérimentaux évoqués plus haut suggèrent fortement. Ensuite, les services rendus par les écosystèmes aux sociétés humaines et l'impact des écosystèmes sur les grands cycles biogéochimiques, carbone, azote et autres, seront évidemment modifiés, mais dans un sens qu'il est encore difficile de prévoir. De plus, en raison même de la réduction de la biodiversité, les assemblages d'espèces, constitutifs des écosystèmes, les réseaux trophiques et les caractéristiques spatiales des communautés animales et végétales seront transformés ou, plus exactement, bouleversés, ouvrant la porte à des périodes d'extinctions et d'invasions successives qui pourraient durer plusieurs siècles. Enfin, dans le même ordre d'idées, certaines espèces pathogènes animales, végétales ou microbiennes pourraient profiter à la fois du réchauffement général et de la dérégulation des écosystèmes pour s'étendre considérablement et, par conséquent, ajouter un niveau supplémentaire de perturbation.

L'importance fonctionnelle de la biodiversité n'est aujourd'hui plus discutable. Oui, la biodiversité sous toutes ses formes est une clé du fonctionnement et de l'évolution des écosystèmes. Oui, un système diversifié est plus productif et plus résistant aux perturbations qu'un système plus simple. Oui, la disparition rapide des espèces engendrée par le défrichement et le changement de climat modifiera en profondeur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Et derrière le changement des écosystèmes, c'est le changement du cadre de vie des humains qui est en cause. Chacun le sait, ce sont les écosystèmes, plus ou moins modifiés par l'homme, qui assurent notre alimentation et nous fournissent une partie des matériaux et de l'énergie dont nous avons besoin. Mais, ce que l'on sait moins, c'est que les écosystèmes nous rendent des services tout aussi vitaux que les précédents, difficiles à percevoir et, de ce fait, souvent négligés. Ces services écosystémiques concernent la com-

position chimique de l'atmosphère, le climat, la qualité et la quantité de la ressource en eau, la qualité des sols, la production végétale et animale, la régulation des maladies et beaucoup d'autres aspects du fonctionnement de la biosphère dont certains nous échappent encore très certainement.

L'activité biologique, par exemple, est un déterminant majeur de la teneur de l'atmosphère en dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) et joue, de ce fait, un rôle très important dans la régulation de l'effet de serre planétaire. Dans les océans, le plancton végétal fixe le dioxyde de carbone au cours du processus de photosynthèse puis, par sédimentation profonde des organismes morts, retire pour des millions d'années du carbone de l'atmosphère. Sur les continents, les plantes et, surtout, les sols contiennent trois fois plus de carbone que l'atmosphère, ce qui signifie que toute variation de la productivité et de la surface des couverts végétaux se répercute fortement sur la composition chimique de l'atmosphère. L'impact du vivant sur notre environnement physique est également très sensible à l'échelon local. Ainsi, dans les prairies nord-américaines, la quantité de nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) présente dans le sol profond, au-delà de la zone d'enracinement, décroît au fur et à mesure que le nombre d'espèces de graminées augmente (Tilman *et al.*, 1996). En d'autres termes, les risques de pollution des nappes d'eau par le nitrate sont partiellement sous la dépendance de la biodiversité végétale. En Afrique de l'Ouest semi-aride, les sols peuvent émettre vers l'atmosphère des oxydes d'azote (NO) et de l'hémioxyde d'azote ( $\text{N}_2\text{O}$ ), deux gaz à effet de serre qui interfèrent avec le cycle de l'ozone ( $\text{O}_3$ ). Or, l'intensité d'émission de ces deux composés est liée à la proportion relative de graminées annuelles et de graminées pérennes, elle-même dépendante de l'intensité du pâturage.

**4. Conclusion.** Aujourd'hui, l'importance quantitative et qualitative des interactions entre la biosphère et l'environnement physique, que ce soit l'atmosphère, l'hydrosphère ou la lithosphère, n'est pas encore perçue à sa juste mesure. Pourtant, la révision des pratiques agricoles, des techniques de gestion des forêts et des modalités d'aménagement du territoire est un moyen efficace, immédiatement disponible, de diminution de l'impact négatif des activités humaines sur les dynamiques planétaires ou sur les dynamiques locales. En réalité, le vivant constitue un formidable outil pour modifier ou restaurer certaines caractéristiques de l'environnement qui nous posent problème. Mais, l'ingénierie écologique, c'est-à-dire l'action sur le milieu via la manipulation de la biodiversité dans un contexte systémique explicite, modélisé, n'en est encore qu'à ses balbutiements, singulièrement en Europe. Elle pose d'ailleurs de nombreuses questions éthiques (manipuler les espèces et les écosystèmes pour qui et à quelle échéance ?); elle n'est opérationnelle que dans un nombre limité de cas et ne permet pas actuellement d'évaluer avec une sécurité suffisante les effets à long terme de la modification volontaire de la biodiversité.

Nous sommes pourtant confrontés à une crise planétaire d'ampleur inégalée, à une rupture profonde du lien qui unit le monde vivant au monde physique et, par conséquent, du lien qui unit les hommes à la nature. Jeter le moindre doute sur ce constat relève d'un aveuglement incurable. Les espèces et les écosystèmes que nous connaissons aujourd'hui pouvaient être considérés comme des réponses durables et éprouvées du vivant à la variabilité de l'environnement en raison de l'accord qui existait, jusqu'à présent, entre le rythme du changement de l'environnement physique et celui de l'évolution des espèces. Cet accord est désormais rompu, la réserve d'adaptabilité à court et long termes des espèces et des écosystèmes n'est plus suffisante. La vérité, c'est que nous devons faire face à un chaos encore difficile à imaginer qui va, au minimum, bouleverser en profondeur nos modes de vie. Nous sommes entrés sans le savoir, ou en faisant semblant de ne pas le savoir, dans une crise de la civilisation mondiale. Il faut de toute urgence mettre au point des stratégies techniques et politiques d'adaptation au changement climatique et à la déstabilisation des écosystèmes, et interrompre immédiatement la croissance de la consommation mondiale d'énergie et de ressources naturelles. Il s'agit finalement de réinventer, peut-être même d'inventer, la co-évolution homme-biosphère.

#### **Atmosphère et croissance végétale.**

La composition chimique de l'atmosphère joue très directement sur le monde végétal. En effet, les arbres, et plus généralement, les plantes à photosynthèse de type  $C_3$ , ne sont capables d'atteindre leur taux de photosynthèse maximal qu'en présence d'une concentration atmosphérique en dioxyde de carbone de 700 à 900 ppmv. En d'autres termes, elles répondront, et répondent déjà, positivement à la pollution par le dioxyde de carbone et elles augmenteront leur vitesse de croissance. Le dioxyde de carbone issu de la combustion des hydrocarbures fossiles aura donc un effet fertilisant sur les plantes de type  $C_3$  et engendrera un changement des conditions de compétition au sein du monde végétal, potentiellement avantageux pour les arbres vis-à-vis des plantes de type  $C_4$ . Ces dernières, comme de nombreuses graminées des zones arides et semi-arides et quelques plantes cultivées telles la canne à sucre et le maïs, présentent une photosynthèse maximale aux concentrations actuelles en dioxyde de carbone. Il ne faudrait pourtant pas en déduire que le XXI<sup>e</sup> siècle sera celui des arbres puisque, comme au cours des centaines d'années qui nous ont précédées, la surface de la forêt continuera très probablement à régresser au profit de l'élevage et des cultures alimentaires et énergétiques.

#### **Histoire des crises d'extinction de la**

**biodiversité.** Le nombre d'espèces peuplant la planète est la résultante de deux processus antagonistes, la spéciation d'une part, l'extinction d'autre part. On considère ainsi que 99 % des espèces ayant existé sur Terre ont aujourd'hui disparu (Lévêque & Mounolou, 2003). Mais, le premier processus l'a finalement emporté, conduisant à une augmentation tendancielle de la biodiversité. La quantification des faunes et des flores aux périodes reculées comporte à l'évidence une grande part d'incertitude, ce qui rend toujours discutables les conclusions que l'on peut en tirer sur la variation à long terme de la biodiversité. Nous disposons toutefois de données relativement convaincantes, soit au niveau de l'espèce pour certains organismes du zooplancton et les végétaux terrestres par exemple, soit au niveau de la famille dans le cas des insectes et des vertébrés, qui montrent que le nombre de taxons, animaux et végétaux, marins et continentaux, n'a certes pas cessé d'augmenter depuis au moins 400 millions d'années, mais qu'il a également subi de nombreuses périodes de régression (Gaston & Spicer, 2004).

On reconnaît ainsi cinq crises majeures d'extinction, à la fin de l'Ordovicien (il y a 435 millions d'années), du Dévonien (360 Ma), du Permien (251 Ma), du Trias (210 Ma) et du Crétacé

(64 Ma) (Sepkoski 1992). Les causes de ces extinctions massives demeurent très discutées. Les plus fréquemment évoquées relèvent du changement des conditions physico-chimiques dans l'océan et dans l'atmosphère, de l'explosion d'une supernova ou de la collision de la Terre avec un astéroïde ou encore, plus simplement, d'un changement rapide du climat. Ce dernier semble impliqué dans la crise du Permien qui a connu une augmentation de la température moyenne de l'air dans les basses couches de l'atmosphère de 6°C. Cet accroissement de la température se serait ajouté aux conséquences de l'impact d'un astéroïde, à une activité volcanique intense et à l'émission de méthane (CH<sub>4</sub>) originaire des gisements océaniques d'hydrates de gaz, pour changer drastiquement les conditions de vie sur les continents comme dans les océans. Environ 95 % de toutes les espèces se seraient alors éteintes en un peu plus de quatre millions d'années, et il aura fallu quelque 100 millions d'années pour que la biodiversité (estimée en nombre de familles) retrouve son niveau antérieur (Benton & Twitchett, 2003).

### Répartition planétaire de la biodiversité

La biodiversité n'est pas répartie de façon homogène sur la planète. Globalement, le nombre d'espèces présentes par unité de surface, ou richesse spécifique, augmente des pôles vers l'équateur dans la plupart des groupes d'animaux et de végétaux terrestres, et pour une partie d'entre eux dans les océans. On s'interroge beaucoup sur les raisons d'une biodiversité élevée dans les régions tropicales et singulièrement dans les forêts tropicales. Une des explications les plus souvent évoquées est l'ancienneté des forêts tropicales qui existent depuis des millions et des millions d'années, même si elles ont pu se contracter ou s'étendre à plusieurs reprises, au cours du Quaternaire notamment. Cette longévité des forêts aurait, d'une part, réduit le nombre de perturbations majeures (à l'échelle planétaire) pouvant conduire à l'extinction d'espèces et, d'autre part, permis au processus de spéciation de donner toute sa mesure, aboutissant en quelque sorte à une véritable accumulation d'espèces. C'est ainsi que l'on peut compter plus de 200 espèces d'arbres par hectare dans certaines forêts de Malaisie contre dix ou vingt dans une forêt de France.

L'autre grande tendance de l'organisation spatiale de la biodiversité, c'est la diminution de la richesse spécifique avec l'altitude sur les montagnes et avec la profondeur dans les océans. Dans ces derniers, les espèces sont concentrées dans ou à proximité des sédiments, y compris dans les zones profondes, et sur les côtes où elles subissent la double pression de la pêche et de la pollution.

### Le changement climatique

Les changements climatiques exercent une pression supplémentaire sur la diversité biologique via l'emballement de l'effet de serre qui trouve son origine dans l'évolution de la composition chimique de l'atmosphère.

L'effet de serre est un réchauffement de la Terre dû à la rétention par certains gaz d'une partie du rayonnement solaire. Le rayonnement émis par le soleil est absorbé par l'atmosphère et la Terre et est transformé en chaleur. La surface terrestre réémet vers l'atmosphère cette énergie sous la forme d'un rayonnement infrarouge qui est absorbé par les gaz à effet de serre. Ces gaz diffusent cette énergie, dont une partie est de nouveau absorbée par la surface terrestre qui se réchauffe. Ainsi, sans les gaz à effet de serre, en particulier la vapeur d'eau (H<sub>2</sub>O), le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) et le méthane (CH<sub>4</sub>), la température moyenne du globe serait de -20°C au lieu de +15°C. Ainsi l'analyse des bulles de gaz contenues dans des carottes glaciaires antarctiques montre une dépendance entre l'évolution des concentrations de dioxyde de carbone et de méthane et celle de la température, et ceci à quatre reprises pendant les 450 000 dernières années du Quaternaire (Petit *et al.*, 1999). L'explication la plus plausible est que l'alternance des âges glaciaires et des périodes plus chaudes est déclenchée par des phénomènes astronomiques et volcaniques, et que les variations des concentrations des gaz à effet de serre sont des accélérateurs de l'évolution de la température ambiante.

Depuis l'époque préindustrielle, les concentrations atmosphériques de certains gaz à effet de serre, ont augmenté en raison des activités humaines, principalement par l'usage des combustibles fossiles, source de dioxyde de carbone et les changements d'affectation des terres, sources de méthane. Les observations enseignent que leurs concentrations n'ont jamais

été aussi élevées au cours de l'ère Quaternaire, atteignant respectivement 365 ppmv et 1,6 ppmv actuellement contre 280 ppmv et 0,7 ppmv par le passé (partie par million de volume, ce qui équivaut à 1 cm<sup>3</sup> de gaz par m<sup>3</sup> d'air) (GIEC, 2001). De plus, l'échelle de temps caractéristique de cette évolution, de quelques millénaires au Quaternaire n'est que de quelques siècles actuellement. Dès lors, un emballement de l'effet de serre est envisagé dès la moitié de ce XXI<sup>e</sup> siècle.

La température moyenne de l'air dans la basse atmosphère a quant à elle fluctué sans cesse au cours des 450 000 dernières années, parfois à la vitesse de 0,5 à 1 °C par millénaire, atteignant à quatre reprises dans l'Antarctique une valeur de plus de 2 °C supérieure à la valeur actuelle (Petit *et al.*, 1999). Ces chiffres sont à comparer à ceux de la période actuelle. Pendant le dernier millénaire, la tendance était à la baisse dans l'hémisphère Nord. Mais, une brusque remontée de la température s'est enclenchée pendant la première décennie du vingtième siècle, conduisant à un gain de 0,7 °C sur cent ans (GIEC, 2001), soit un rythme de réchauffement dix à vingt fois plus élevé que pendant l'ère Quaternaire. Dans le futur, la température devrait croître encore plus rapidement, entre 2 et 4,5 °C d'ici 2100, et peut être même de près de 6 °C dans le scénario le plus pessimiste (GIEC, 2001). Quoi, qu'il en soit, ce rythme de plusieurs degrés par siècle est bien supérieur à tout ce qu'a connu la planète au cours du Quaternaire.

## Les impacts du réchauffement sur les communautés lacustres et le fonctionnement des lacs

*Daniel Gerdeaux*

Station d'hydrobiologie lacustre  
INRA, Thonon

{7}

Le Léman est suivi depuis plusieurs décennies dans le cadre des travaux de la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman, CIPEL et des recherches de la Station d'Hydrobiologie Lacustre INRA de Thonon.

La température du fond du lac montre une tendance générale à l'augmentation de l'ordre de 1 °C en 30 ans. En fin de printemps, le réchauffement des eaux superficielles crée une couche d'eau chaude plus légère dans laquelle se produit l'essentiel de la production primaire. La mise en place de cette stratification thermique a été avancée en 30 ans d'environ un mois.

La dynamique saisonnière du phytoplancton suit le décalage thermique. La production primaire débute dès fin mars. Le zooplancton herbivore (*Daphnies*) présente un maximum printanier avancé également d'un mois.

Le corégone (*féra*) et l'omble chevalier sont deux espèces endémiques pour lesquelles les eaux froides des lacs profonds périalpins constituent un refuge depuis la fin des glaciations. D'autres espèces plus communes, comme la perche, le brochet et le gardon complètent la communauté piscicole. Chaque espèce occupe une couche différente du lac en fonction de son optimum thermique. La perche, qui vit souvent à plus de 15 m de fond, n'a pas ou peu changé sa date de reproduction en fin de printemps. Le gardon, cyprinidé d'eau chaude qui vit dans les couches superficielles, a sa reproduction avancée d'un mois environ, en mai. Il se reproduit aujourd'hui peu de temps après la perche, alors qu'il y a 20 ans sa reproduction plus tardive permettait aux alevins de perche, nés plus tôt, de se nourrir de larves de gardon et de grandir plus vite. La reproduction du corégone et de l'omble chevalier a lieu en hiver quand la photopériode et la température des eaux diminuent. La reproduction du corégone est ainsi retardée en décembre de deux semaines environ. La durée du développement embryonnaire est raccourcie par les eaux un peu plus chaudes en hiver. L'éclosion des larves est ainsi seulement avancée de quelques jours alors que la dynamique du plancton est, elle, avancée d'un mois. Les larves se trouvent dans des eaux plus chaudes qu'il y a 30 ans avec une ressource nutritive dont la dynamique est anticipée. Leur survie est meilleure. Elle explique la très bonne dynamique de la population de corégone dont les captures sont passées de moins de 50 tonnes dans les années 1970 à plus de 300 tonnes depuis 1997. Cette espèce d'eaux froides est paradoxalement favorisée momentanément par le réchauffement. Quant à l'omble, si le réchauffement des eaux devait se poursuivre, il disparaîtra quand la

température des eaux du fond atteindra 7 °C, seuil au-dessus duquel l'ovogenèse de la femelle est bloquée. Il est en effet peu probable que cette espèce, en limite sud de son aire de répartition géographique, puisse s'adapter à ce changement rapide.

- ABBADIE L., MARIOTTI A. & MENAUT J.-C.**, 1992,  
« Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply », *Ecology*, n° 73,  
p. 608-613.
- ANNEVILLE O.**, 2001,  
*Diagnostic sur l'évolution de l'état de santé écologique du Léman par l'analyse des séries chronologiques  
du phytoplancton*, INRA, Thonon, 307 p. Th. Sci Université C. Bernard, p. 107-2001.
- ANNEVILLE O., SOUISSI S., IBANEZ F., GINOT V., DRUART J.-C., ANGELI N.**, 2002,  
« Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: Annual and interannual changes  
in their patterns of succession », *Limnol. Oceanogr.*, n° 47-5, p. 1355-1366
- ANNEVILLE O., SOUISSI S., GAMMETER S., STRAILE D.**, 2004.  
« Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of  
phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years », *Freshw. Biol.*, n° 49- 1,  
p. 98-115.
- BENTON M. J. & TWITCHETT R. J.**, 2003,  
« How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event », *Trends in Ecology and Evolution*, vol.  
18, n° 7, p. 358-365.
- CIPEL**, *Rapports annuels du conseil scientifique et autres documents*, <http://www.cipel.org>
- FONTAINE S., BARDOUX G., ABBADIE L. & MARIOTTI A.**, 2004,  
« Carbon input to soil may decrease soil carbon content », *Ecology Letters*, CNRS, ISSN 1461-023-X.
- GASTON K. J. & SPICER J. I.**, 2004 (2<sup>nd</sup> éd.),  
*Biodiversity. An Introduction*, Blackwell Science, Oxford, 191 p., ISBN 1-40-511857-1.
- GERDEAUX D.**, 2004,  
« The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: roles of stocking,  
reoligotrophication,  
and climate change », *Annales Zoologici Fennici*, n° 41, p. 181-189.
- GIEC** (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat), 2001,  
*Bilan 2001 des changements climatiques. Les éléments scientifiques.*
- HECTOR A., SCHMID B., BEIERKUHNLIN C., CALDEIRA M. C., DIEMER M.,  
DIMITRAKOPOULOS P. G., FINN J. A., FREITAS H., GILLER P.-S., GOOD J., HARRIS R.,  
HÖGBERG P., KUSS-DANELL K., JOSHI J., JUMPPONEN A., KÖRNER C., LEADLEY P. W., LOREAU M.,  
MINNS A., MULDER C. P. H., O'DONOVAN G., OTWAY S. J., PEREIRA J.-S., PRINZ A., READ D. J.,  
SCHERTER-LORENZEN M., SCHULZE E. D., SIAMANTZIOURAS A. S. D., SPEHN E. M., TERRY A. C.,  
TROUMBIS A. Y., WOODWARD F. I., YACHI S. & LAWTON J. H.**, 1999,  
« Plant diversity and productivity experiments in European grasslands », *Science*, n° 286, p. 1123-1127.
- HULOT F., LACROIX G., LESCHER-MOUTOUÉ F. & LOREAU M.**, 2000,  
« Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment », *Nature*, n° 405, p. 340-344.
- LATA J.-C., DEGRANGE V., RAYNAUD X., MARON P.A., LENS R. & ABBADIE L.**, 2004,  
« Grass populations control nitrification in savanna soils », *Functional Ecology*, British Ecological  
Society, ISSN 0269-8463.
- LÉVÊQUE C. & MOUNOLOU J.-C.**, 2003,  
*Biodiversité, dynamique biologique et conservation*, Dunod, Paris, 248 p., ISBN 2-10-005589-5.
- LOREAU M. & HECTOR A.**, 2001,  
« Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments », *Nature*, n° 412, p. 72-76.

- LOREAU M., NAEM S., INCHAUSTI P., BENGTSSON J., GRIME J.-P., HECTOR A., HOOPER D. U., HUSTON M. A., RAFFAELLI D., SCHMID B., TILMAN D. & WARDLE D. A.**, 2001,  
« Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges », *Science*, n° 294, p. 804-808.
- PARMESAN C. & YOHE G.**, 2003,  
« A globally coherent fingerprint of climate change impact across natural systems », *Nature*, n° 421, p. 37-42.
- PETIT J.-R., JOUZEL J., RAYNAUD D., BARKOV N.I., BARNOLA J.-M., BASILE I., BENDERS M., CHAPPELLAZ J., DAVIS M., DELAYGUE G., DELMOTTE M., KOTLYAKOV V. M., LIPENKOV V. Y., LORUS C., PÉPIN L., RITZ C., SALTZMAN E. & STIEVENARD M.**, 1999,  
« Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica », *Nature*, n° 399, p. 429-436.
- POUNDS J. A., FOGDEN M. P. L. & CAMPBELL J. H.**, 1999,  
« Biological response to climate change on a tropical mountain », *Nature*, n° 398, p. 611-615.
- SEPKOSKI JR J. J.**, 1992,  
« Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity », in **ELDRIDGE N.**, *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*, Columbia University Press, New York, p. 77-100.
- SIMIONI G., GIGNOUX J. & LE ROUX X.**, 2003,  
« Tree layer spatial structure can affect savanna production and water budget: results of a 3-D model », *Ecology*, n° 84, p. 1879-1894.
- THOMAS C. D., CAMERON A., GREEN R. H., BAKKENES M., BEAUMONT L. J., COLLINGHAM Y. C., ERASMUS B. F. N., DE SIQUEIRA M. F., GRAINGER A., HANNAH L., HUGHES L., HUNTLEY B., VAN JAARSVELD A. S., MIDGLEY G. F., MILES L., ORTEGA-HUERTAA M. A., TOWNSEND PETERSON A., PHILLIPS O. L. & WILLIAMS S. E.**, 2004,  
« Extinction risk from climate change », *Nature*, n° 427, p. 145-148.
- TILMAN D. & DOWNING J. A.**, 1994,  
« Biodiversity and stability in grasslands », *Nature*, n° 367, p. 363-365.
- TILMAN D., KNOPS J., WEDIN D., REICH P., RITCHIE M. & SIEMANN E.**, 1997,  
« The influence of functional diversity and composition of ecosystem processes », *Science*, n° 277, p. 1300-1302.
- TILMAN D., WEDIN D. & KNOPS J.**, 1996,  
« Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems », *Nature*, n° 379, p. 718-720.
- YACHI S. & LOREAU M.**, 1999,  
*Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis*, Proceedings of the national Academy of Sciences, USA, n° 96, p. 1463-1468.