

Comment estimer la Biodiversité ?

Introduction :

On s'accorde tous à se servir du terme "biodiversité" pour exprimer la richesse, la complexité et la variabilité du monde vivant. Ce néologisme a été proposé par le biologiste Walter George Rosen en 1985, c'est avec une grande facilité qu'il est depuis lors rentré dans les mœurs : il est aujourd'hui largement utilisé. Pour cause, il ne s'agit pas d'un mot obscur : il évoque quelque chose, porteur d'un concept facile à appréhender qui concerne l'hétérogénéité de la vie sur Terre et les interactions qui la régissent.

Pourtant, il résiste toujours à se satisfaire d'une définition nette et formelle. Est-ce un simple concept général ? Est-ce une propriété d'un lieu donné ? Il est aisé d'imaginer que la biodiversité d'un certain endroit puisse être moindre que celle d'un autre endroit, il faut donc bien qu'il s'agisse de quelque chose de graduel. Pourtant elle est difficilement mesurable. Comment se peut-ce ? D'ordinaire, en cherchant bien, on arrive toujours à donner une valeur numérique à une propriété graduelle d'un lieu donné (hauteur du relief, pluviométrie, composition de l'air, etc.), pourquoi celle-ci résisterait-elle ?

Y aurait-il plusieurs biodiversités ? Certains distinguent différents niveaux de diversité au sein d'un site donné, depuis la "diversité génétique" jusqu'à la "diversité communautaire" en passant par une "diversité spécifique". Mais chacun pose à son tour les mêmes problèmes dès qu'il s'agit de les définir plus précisément.

En réalité, si le terme de "biodiversité" est si difficile à définir, c'est parce que le concept qu'il soulève s'inscrit dans l'appréhension d'un système particulièrement complexe et dynamique : le monde vivant. Et il est particulièrement difficile pour nous de le décrire sans se retrouver confrontés à nos propres préjugés sur la question.

Pourtant, il serait précieux de pouvoir disposer d'une idée précise de ce qu'est vraiment la biodiversité, à l'heure où beaucoup s'accordent à dire qu'elle subit de par le monde beaucoup d'agressions qui la mettent en danger. Si l'on ne sait pas définir la diversité d'un écosystème donc la décrire, évaluer sa décroissance éventuelle, analyser son comportement, alors il est bien difficile de prévoir ce qu'il adviendra d'elle dans les années à venir, ce qu'elle nous apporte exactement aujourd'hui donc ce qui est menacé avec elle, ce qu'on pourrait faire éventuellement pour pallier sa régression, etc.

Dans cet article, en se posant l'objectif naïf de donner une valeur chiffrée, mathématique, à la biodiversité d'un site géographique, on essaye de faire comprendre en quoi il s'agit d'une opération furieusement difficile, pourquoi les propriétés du monde vivant vont sans cesse à l'encontre de cette formalisation, pourquoi la vision biaisée que l'on s'en fait nous entrave constamment. À la lumière de ces considérations, on en profitera pour proposer des visions nouvelles du problème, des pistes de réflexions alternatives qui permettront peut-être d'approcher de plus près ce qu'on entend exactement par "biodiversité", du moins de le faire comprendre à nos lecteurs.

D) À la découverte du problème du "continuum de diversité" :

A) Approche classique :

L'approche classique lorsque l'on étudie la biodiversité est de la quantifier en terme de nombre d'espèces. Par exemple, on estime la biodiversité de la forêt amazonienne à plusieurs millions d'espèces dont 40 000 espèces de plantes, 2 200 poissons, 1 294 oiseaux, 427 mammifères, 428 amphibiens et 378 reptiles⁽¹⁾. Les invertébrés quant à eux seraient plusieurs millions d'espèces.

On parle donc ici de biodiversité spécifique, estimée en nombre d'espèces. Un nombre grand d'espèces va refléter une grande richesse biologique et fera l'objet d'une plus grande attention de la part des sociétés de conservation. Cette approche nécessite cependant que l'on s'accorde sur une définition commune de l'espèce, ainsi résumée : les espèces sont des groupes de populations naturelles, effectivement ou potentiellement inter-fécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres groupes similaires. Cette espèce doit pouvoir engendrer une progéniture viable et féconde. Cependant cette définition doit être revue pour être appliquée à certains organismes comme les plantes. En effet, deux espèces de plantes peuvent aisément s'hybrider et donner une descendance fertile, par exemple.

B) Limites :

1) Les cas où ça marche pas vraiment :

Estimer la biodiversité en nombre d'espèces ne reflète souvent pas la réalité concernant la richesse biologique d'une région. Tout d'abord, la biodiversité spécifique est largement dépendante du système taxonomique que l'on utilise, et donc du concept d'espèce. Ce concept n'est pas le même en fonction du groupe d'organismes que l'on considère. Ainsi il n'est pas pertinent de comparer un nombre d'espèce entre deux groupes qui n'adoptent pas le même concept d'espèce. Par exemple, le nombre d'espèces d'insectes est d'environ 1 000 000 alors que seulement 250 000 angiospermes (plantes à fleurs) ont été actuellement décrites⁽²⁾. Beaucoup de scientifiques s'accordent pourtant à dire que la diversité des angiospermes ne se réduit pas au quart de celle des insectes, notamment de par leur grande variabilité intraspécifique et le grand nombre d'écotypes régionaux qu'elles présentent.

Le problème se pose aussi au sein d'un même groupe d'organismes, quand les taxonomistes ne peuvent s'accorder sur le concept d'espèce à utiliser. Par exemple, dans le genre *Haworthia* (Liliacées), le nombre d'espèces s'élève à 60 si on adopte un concept large d'espèce. Ce nombre est multiplié par dix dans certaines classification qui considèrent une autre définition de l'espèce !

Chez les micro-organismes, le problème est poussé encore plus loin car ils ne forment pas d'entités reconnaissables comme des espèces. Leur diversité est continue, c'est pourquoi on a défini les espèces procaryotes comme un groupe d'organismes ayant plus de 70% de génome commun. Ainsi le nombre d'espèces de ce groupe dépend largement de ce pourcentage arbitrairement choisi et n'en reflète la diversité que de façon très biaisée. Mais ce système de classification s'avère tout de même nécessaire à l'identification des bactéries et à l'établissement de relations de parenté qu'elles entretiennent.

Enfin, que dire des espèces de plantes apomictiques ? Ces plantes, qui se reproduisent en détournant le mécanisme de fécondation, forment des lignées clonales. En effet elles produisent, sans intervention du pollen, des graines au génotype identique à celui de la plante-mère et donnent naissance à un ensemble de clones. Une lignée apomictique sera donc représentée par un groupe d'individus identiques. Une telle lignée est aussi appelée micro-espèce – 'espèce' car elle est génétiquement isolée des autres organismes qui lui sont semblables, 'micro' car la différence qui la sépare des autres micro-espèces est minime. Ainsi les micro-espèces sont regroupées en "agrégats", un équivalent de l'"espèce" pour ces organismes, en quelque sorte. Par exemple la ronce (*Rubus fruticosus agg.*) est un agrégat de micro-espèces apomictiques. Ces "espèces" ont-elles vraiment la même signification, en terme de biodiversité, que des "espèces" animales ? Après tout, si un pré immense n'était rempli que de ronces, chaque individu variant grandement en écotype de ses congénères, oserait-on avancer que la biodiversité qu'il abrite est nulle sous prétexte qu'il ne s'agit que d'une seule espèce ?

Tout compte fait, définir une espèce peut s'avérer utile et nécessaire. Mais cela ne sera pas suffisant pour rendre compte de la diversité réelle du monde vivant. En effet, une espèce ne forme pas un groupe uniforme. La diversité intraspécifique peut amener à la description de sous-espèces,

variétés et écotypes. Par exemple, l'espèce *Haworthia mirabilis* comprend près de 400 écotypes issus de micro-adaptations sur des terrains variés. De plus, comme cette diversité intraspécifique varie selon les groupes considérés, toutes les "espèces" ne se valent pas en terme de biodiversité.

2) Les cas qui fâchent la définition de l'espèce :

Comme nous l'avons vu, différentes définitions de l'espèce sont nécessaires pour appréhender la diversité du vivant. Cette définition dépend du type d'organisme étudié et de son mode de reproduction. Cependant il arrive que le concept d'espèce lui-même ne puisse être appliqué à certains groupes ou populations, du moins que celui-ci soit sujet à débat.

Dans la nature, il est fréquent de se heurter à des populations difficilement assimilables à une espèce donnée, étant morphologiquement intermédiaires entre deux espèces. On y observe un réel continuum morphologique entre deux voire plusieurs espèces. De telles observations sont communes chez les populations végétales, et notamment dans le genre sud-africain *Haworthia* appartenant à la famille des Aloe. La présence récurrente de continuums interspécifiques dans ce genre rend la classification de ses espèces très difficile. En effet, deux espèces reliées géographiquement par un continuum morphologique sont-elles une ou deux espèces distinctes ? La réponse à cette question est d'autant plus délicate que ces deux espèces et leurs intermédiaires sont inter-féconds et peuvent s'hybrider aisément, conduisant à des hybrides fertiles. Deux alternatives sont possibles : 1/ Les deux espèces sont en fait une seule et unique espèce, et les nettes variations morphologiques observées entre les différentes populations traduisent une adaptation différentielle de chaque population à une pression sélective unique à chaque habitat. Ces formes, adaptations à un habitat particulier, sont appelées écotypes. 2/ Il s'agit de deux espèces distinctes A et B. Les populations morphologiquement intermédiaires seraient issues de phénomènes d'introgession qui prennent place lorsque, suite à de nombreuses hybridations, les gènes d'une espèce s'introduisent dans le génome d'une autre espèce, d'où en résultent des formes mixtes (*fig. 1*). Il se pourrait aussi que les populations intermédiaires, par le fait qu'elles sont isolées géographiquement, soient les reliques d'une population ancestrale ayant engendré, suite à des migrations, l'espèce A d'un côté et l'espèce B de l'autre.



Fig.1 : Gauche : *Haworthia pumila* Droite : *Haworthia marginata* Milieu : Population d'*Haworthia marginata* introgressée par *Haworthia pumila* (présence de tubercules sur les feuilles, un caractère de *Haworthia pumila*). Photos de J-A Audissou et Jakub Jilemicky.

Alors, on peut se poser la question suivante : les différences morphologiques entre deux populations sont-elles à interpréter par le fait qu'il s'agit de deux espèces différentes ou de deux écotypes différents ? L'**isolement reproductif** est un critère suffisant pour en déduire qu'il s'agit de deux espèces différentes. Cet isolement est appelé prézygotique lorsqu'un mécanisme empêche la formation du zygote (première cellule issue de la fécondation) : isolement géographique, isolement temporel (reproduction asynchrone), isolement sexuel (incompatibilité florale ou gamétique). Cet isolement peut aussi être postzygotique lorsqu'un mécanisme contre-sélectionne les hybrides ou les

rend stériles. Lorsque l'on veut démontrer la séparation de deux espèces et que l'isolement reproductif est difficile à prouver, on peut utiliser des caractères morphologiques. Ces caractères doivent être bien choisis : il doivent être des caractères dérivés propres à chaque embranchement et ne doivent pas refléter un polymorphisme ancestral partagé par les deux espèces.

Cependant, de nombreuses difficultés font face au taxonomiste : la présence d'écotypes régionaux, représentant des formes localement adaptées, mais aussi la présence d'**épi-espèces**. Les épi-espèces sont différents groupes appartenant à la même espèce mais qui diffèrent par l'organisation de leur épigénome, c'est à dire par l'ensemble des marques épigénétiques (méthylation de l'ADN, état de la chromatine) de leur ADN. Les marques épigénétiques peuvent modifier le niveau d'expression de certains gènes (épi-allèles) qui induisent souvent des modifications morphologiques. Par exemple, l'épi-allèle d'une Linaire (Scrophulariacée) engendre la formation de fleurs à symétrie radiale et non plus bilatérale. Pourtant, il s'agit toujours de la même espèce ! La biodiversité définie par un nombre d'espèce ne peut donc pas rendre compte de ce genre de variabilité !

Mais il existe des cas qui mettent à mal la définition de l'espèce de façon encore plus surprenante. En effet, une **espèce en anneau** peut être interprétée soit comme une seule espèce, soit comme deux espèces selon l'endroit où on se trouve ! La zone de distribution des espèces en anneau décrit souvent, comme son nom l'indique, un cercle plus ou moins régulier. Lorsque l'on parcourt ce cercle, la morphologie des individus évolue progressivement jusqu'à ce que le cercle se referme. À cet endroit la différence morphologique entre les deux populations en contact est trop grande et celles-ci ne sont plus interfécondes ! C'est donc un phénomène de continuité/discontinuité qui pose ici un sérieux problème. Ce cas illustre le fait que le critère d'interfécondité définissant une espèce n'est pas toujours opérationnel. En effet, parmi les n populations d'une espèce en anneau, toutes sont interfécondes sauf la population P_n qui ne peut se reproduire avec la population P_1 au niveau de la zone où le cercle se referme. L'espèce en anneau la plus célèbre est représentée par le Goéland argenté et le Goéland brun : deux formes d'une même espèce qui s'étend tout autour du cercle arctique. Leur point de discontinuité se situe entre l'Angleterre et la France.

Ainsi, dans la pratique, les critères permettant la délimitation entre deux espèces ne sont pas toujours opérationnels. Il arrive aussi que la différence entre deux espèces soit insignifiante et conduise à leur regroupement sous une seule et unique espèce. Cela résulte du fait que le système d'isolement reproductif entre ces deux espèces semblables n'a **évolué que récemment**. Alors, la fixation de caractères permettant de diagnostiquer les espèces n'étant pas un processus instantané, ces deux espèces fraîchement séparées partagent encore de nombreux caractères ancestraux que possédait leur ancêtre commun. C'est le cas de deux espèces de Drosophile, qui subissent actuellement une spéciation sympatrique au Canada car celles-ci ne pondent pas sur les mêmes fruits et sont donc isolées reproductivement, bien qu'elles partagent les mêmes vergers ! Cette spéciation a débuté il y a quelques siècles seulement lors de l'introduction du pommier au Canada, sur lequel l'une des drosophiles s'est spécialisée. Ces deux espèces, bien qu'elles soient distinctes, partagent encore de nombreux caractères morphologiques et sont donc difficiles à distinguer.⁽³⁾⁽⁵⁾ Ainsi, ces deux espèces isolées reproductivement ont encore de grandes ressemblances, mais la dérive génétique et la pression de sélection imposeront avec le temps la fixation de caractères dérivés permettant la distinction "à vue d'œil" de ces deux espèces. Une fois encore, il est très difficile de traduire proprement ces situations en termes taxonomiques bien définis, donc d'estimer par là la biodiversité qu'elles représentent.

Ainsi ces difficultés à appliquer une définition de l'espèce à certaines populations naturelles révèle que la vie est infiniment complexe. Elle ne se plie pas toujours aux exigences de nos schémas simplificateurs visant à emboîter les taxons et à regrouper les individus dans des unités homogènes appelées espèces. Il s'agit du plus grand problème qui se pose lorsqu'il s'agit de formaliser ce qu'on entend vraiment par "biodiversité". De plus, cette difficulté n'est pas du tout restreinte à ce niveau de l'espèce, toutes les échelles du monde vivant en sont affectées : comme on va le voir, même la notion d'individu peut se trouver mise à mal par cette complexité omniprésente.

C) Oh ! Même la notion d'individu pose problème :

On définit classiquement l'individu comme un système intègre, physiquement délimité de son environnement, qui ne peut être divisé sans être détruit.⁽⁶⁾ Mais même ce présupposé niveau de diversité ne résiste pas longtemps à certains cas plutôt étranges.

Par exemple, beaucoup de végétaux ne se reproduisent pas seulement de façon sexuée, mais aussi de façon **végétative**, comme par le phénomène bien connu du bouturage, ou de l'émission de stolons par les fraisiers. Le stolon est une longue tige qu'un fraisier peut envoyer jusqu'à un mètre de lui-même pour générer un nouveau pied de fraisier de même génome que lui.⁽⁷⁾ Les deux fraisiers ainsi reliés sont-ils un seul et unique individu ? Lorsque le stolon se rompt, aucun ne meurt, leur statut change-t-il ? Il existe en Utah une forêt gigantesque de peupliers faux-tremble, appelée Pando, développée toute entière de cette façon végétative : plus de 45 000 arbres y forment un clone immense, reliés par leurs racines drageonnantes. Si tous proviennent d'un même ancêtre, il est impossible d'affirmer que leurs génomes soient tout à fait identiques, dans la mesure où certains ont pu subir depuis des mutations sporadiques.⁽⁸⁾ S'agit-il de 45 000 individus, d'un seul ?

Les animaux ne sont pas en reste : les mâles de l'espèce *Cryptopsaras couesii*, un poisson des abysses, sont au mieux dix fois plus petits que leurs femelles. Peu capables de se nourrir, ils doivent chercher très tôt une femelle à laquelle ils s'accrochent, se soudent, puis vivent en **parasite** sur elle le restant de leur vie. Vus de loin, il ne sont plus que des appendices de la femelle énorme, des petites poches à sperme.⁽⁹⁾ Combien d'individus dans ce système autogame, les mâles ont-ils encore droit à ce titre ? D'une façon plus générale, les ménages obligatoires entre différents organismes posent problème : comment considérer un pied de lichen, constitué d'une partie mycélienne (champignon) et d'une partie chlorophyllienne (souvent une algue) ? Il s'agit d'une **symbiose**, on ne peut les séparer sans les détruire⁽¹⁰⁾, mais sont-ils vraiment un seul individu ? Plus anecdotique, mais tout aussi critique, la question des sœurs siamoises reste brûlante : si l'on ne peut les séparer sans les tuer, combien sont-elles ?

Le problème inverse existe aussi. Considérons par exemple ces colonies immenses de fourmis nomades brésiliennes, du genre *Eciton*, qui ne fond pas de nid mais bivouaquent, se déplacent en raids pouvant atteindre le million de légionnaires en détruisant tout sur leur passage, s'arrêtant de jour pour se reposer et s'occuper du couvain, reparties dès la nuit tombée.⁽¹¹⁾ Oui, chaque fourmi est génétiquement différente de ses sœurs, mais qui nous interdit, puisque cette cohérence et cette organisation rappellent furieusement celles de nos propres cellules, de nous demander si l'on a pas affaire ici à des **super-organismes** ? La colonie serait-elle unitaire de par son intégrité et sa compacité, ses propriétés qui émergent de celles des fourmis qui la constituent ? Où placer la barre de l'individu dans ce système ? Des amœbozoaires de la famille des myxomycètes poussent encore plus loin ce prodige : lorsqu'elle germe, une spore de *Physarum polycephalum* donne naissance à une seule cellule mobile de type amibe, mais elle ne reste pas longtemps solitaire. En effet, ces amibes tendent vite à retrouver leurs congénères, et fusionnent bientôt en un immense corps gélatineux appelé plasmode (jusqu'à plusieurs centimètres), doué d'une cohérence propre et d'étonnants comportements fourragers, capable de se déplacer en faisant preuve d'une certaine forme d'intelligence.⁽¹²⁾ Ce syncytium géant, unicellulaire par sa membrane unique et pluricellulaire par les noyaux multiples qu'il contient, doit-il être considéré comme un ou plusieurs organismes ? S'il est plusieurs, comment considérer l'évolution des noyaux qu'il contient, qui continuent de se diviser à l'intérieur de lui-même, chacun générant un clone différent ? S'il est unitaire, comment considérer le plasmode issu de la fusion de deux autres plasmodes, ou les plasmodes issus du repiquage de deux demi-plasmodes ? La définition classique de l'individu ne nous est ici d'aucun secours !

Bien évidemment, la réalité biologique de ces phénomènes ne s'embarrasse nullement des soucis lexicaux qu'elle nous pose. Mais tout ceci permet de nous rendre compte que la notion d'*individu*, même si elle nous est familière, n'est pas non plus assez robuste pour décrire la complexité et la diversité du monde vivant. Et puisqu'on s'intéresse ici à estimer cette diversité, ces

nouveaux "cas qui fâchent" dénoncent un fait gênant : l'individu, puisqu'il est encore difficile à définir, n'est pas le plus bas niveau d'organisation du monde vivant. Dès lors, on soupçonne qu'il existe une diversité infra-individuelle : pluralité des clones internes de *Physarum*, polymorphisme des fourmis voyageuses, polymorphisme et diversité génétique, épigénétique de nos propres cellules ? Un réseau "individuel" de mycélium, enchaînement de cellules semblables, est-il moins divers qu'un oiseau "individuel" et ses structures complexes de tissus variés ? Serait-il facile, utile, pertinent de considérer une biodiversité intra-individuelle afin de l'intégrer à la mesure d'une biodiversité globale ? Quoi qu'il en soit, ces questions rendent toujours le problème plus difficile.

D) Bilan : y'a un problème de fond :

Au fur et à mesure que toutes ces nouvelles questions se posent, il est de plus en plus difficile d'imaginer qu'il soit possible de donner à chacune une réponse pertinente. En fait, elles surgissent dès qu'on se penche un peu plus sur un aspect du problème de la diversité, et toutes de façons relativement similaire : un phénomène observé dans la nature ne trouve pas de sens au yeux de la définition formelle d'un niveau de diversité préalablement établi. Dès lors, mesurer formellement la biodiversité d'un site particulier semble tout à fait hors de portée dans la mesure où rien ne nous permet de baser solidement l'observation qu'on en fait : impossible de compter les espèces si elles sont mal définies et n'ont pas la même valeur au sein des différents groupes d'organismes considérés ; impossible de comparer les individus entre eux si on ne sait pas dire ce qu'est un individu et si tous les individus ne se valent pas en terme de diversité.

À y regarder de plus près, on se rend compte ici que les difficultés soulevées par les notions d'espèce et d'individu sont les mêmes. Seraient-elles issues d'un unique problème sous-jacent, qui brouillerait à lui seul toute la vision qu'on se fait de ces systèmes ? Il semblerait que oui. Chacun est conscient que le monde vivant est à la fois unitaire et diversifié, ce à chacune des échelles que l'on considère : deux chevaux sont semblables par leur nombre de membres antérieurs, mais différent par leurs robes ; un cheval diffère d'une araignée par le nombre de ses yeux, mais les deux sont semblables par leur symétrie bilatérale. Les approches classiques d'estimation de la biodiversité veulent se baser sur des niveaux prédéfinis de diversité, dont Linné avait proposé une hiérarchie au XVIII^{ème} siècle (individu < race < espèce < genre < famille < ordre < classe < embranchement < règne). En prenant appui sur l'un de ces niveaux, on pensait pouvoir apprécier la diversité du vivant sans être gêné par son unité. Mais chacun d'eux a perdu en pertinence depuis sa définition originelle, et l'on n'utilise aujourd'hui guère plus que les notions d'espèce et d'individu, probablement parce qu'elles sont les plus robustes. Or, on vient de voir que mêmes celles-ci ne résistent pas à un examen plus poussé. Se pourrait-il qu'il soit en fait impossible de plaquer de telles divisions formelles sur le monde biologique ? Il semblerait que oui. On est perpétuellement confrontés au maelström unité/diversité du vivant, depuis l'individu jusqu'à l'ensemble de la biosphère ! Ces deux aspects sont comme intriqués tout le long d'un continuum de diversité, qui fait la cohérence et la variété de tout le système. Dès lors, on comprend pourquoi il est difficile d'y définir proprement des niveaux fixistes de diversité.

Ceci dit, s'il s'agit d'un continuum, définir un niveau-butoir de diversité comme celui de l'espèce perd tout à coup en pertinence : on souhaiterait que la valeur de la biodiversité d'un système ne dépende pas de la définition d'un niveau-butoir arbitraire, d'autant plus que ce niveau n'aurait pas la même signification en terme de diversité dans tous les groupes vivants considérés (souvenons-nous qu'une "espèce" végétale semble regrouper plus de variété qu'une "espèce" d'insecte, par exemple).

Alors, on en vient à se demander s'il est possible d'estimer la biodiversité de façon tout à fait affranchie de ces niveaux-butoirs. Serait-il possible de définir une "bonne" biodiversité, "globale", qui intégrerait à la fois la diversité et l'unité d'un système sur tous les niveaux de dualité qu'il présente ?

II) Pourquoi ce problème est difficile à contourner :

A) Données disponibles :

La biodiversité, de par sa complexité, est difficile à appréhender. Les nombreux modèles taxonomiques proposés tentent de mettre de l'ordre dans l'apparent "chaos" du monde vivant et, bien qu'il s'y prêtent plus ou moins bien, aucune solution miracle n'a encore été trouvée. Pourtant, les scientifiques ne manquent pas de matériel d'étude ni de données numériques.

Les nombreuses techniques de mesure de la biodiversité ont permis l'accumulation de données précieuses aux taxonomistes et au champ de la phylogénétique. Tout d'abord, la connaissance approfondie des habitats naturels et des communautés d'êtres vivants a amélioré notre compréhension de la diversité du vivant et des relations entre espèces. De nombreuses expéditions scientifiques ont été organisées pour faire l'inventaire de la biodiversité d'habitats entiers (eg. mission Santo, 2006, un projet fou qui a permis le recensement massif de tout ce qui vivait sur une petite île du Pacifique). Le travail des naturalistes fournit encore aujourd'hui de précieuses informations sur la biodiversité. Ce travail est primordial lorsque l'on étudie le vivant car il fournit par exemple des informations sur le comportement reproducteur des espèces, sur les interactions entre les différentes populations...

Au travail du naturaliste se superpose l'étude en laboratoire des caractères microscopiques des organismes, non décelables sur le terrain : nature biochimique des organismes, séquençage ADN, etc. Le séquençage peut fournir des informations précieuses sur chaque population et chaque espèce. Il est aussi la base de nombreuses classifications phylogénétiques. La technologie du séquençage évolue à grande vitesse et le nombre d'organismes au génome séquencé explose. L'ensemble de ces informations est regroupé dans des banques communes (banque de génomes, de métylomes, de métabolomes...) et se trouve à la disposition de ceux qui cherchent à organiser la diversité du vivant à l'aide de systèmes de classification.

Pourtant, on échoue toujours à trouver des systèmes infaillibles d'organisation, de modélisation et de description du monde vivant. Si ce n'est pas par manque de données, c'est que le problème reste bien de nature théorique. Comment, en ce qui nous concerne, définir la biodiversité dans un fouillis si informe ?

B) Une représentation (très) théorique de la diversité d'un système et des problèmes conceptuels qu'elle pose :

Comme nous l'avons vu précédemment, la classification du vivant en espèces pose des problèmes, car cette définition est floue et ne peut pas s'appliquer de manière généraliste. Il s'agit ici de proposer et de discuter une approche qui permettrait de quantifier la biodiversité de la manière la plus neutre possible, c'est à dire en s'affranchissant à la fois des choix arbitraires et des niveaux prédéfinis de diversité comme l'espèce.

1) Un hyperespace des caractères :

La biodiversité englobe l'ensemble des diversités entre les individus qui composent la vie. Pour quantifier cette biodiversité il faudrait donc prendre en compte l'ensemble des caractères physiques, physiologique et génétiques des individus.

Théoriquement il est possible de mesurer chacun de ces caractères pour chaque individu. Si l'on choisissait de s'appuyer sur une définition artificiellement formelle de l'individu, par exemple une définition physique dans laquelle il serait un morceau de vivant détaché du reste, mécaniquement désolidarisé, alors on pourrait envisager de construire une représentation dans laquelle chacun trouverait une place particulière. Un individu pourrait par exemple être représenté par l'ensemble des valeurs de ses propres caractères (taille, poids, etc.). Cet ensemble de valeurs trouverait sa place dans un "hyperespace" à N dimensions (où N est le nombre de caractères

mesurés sur un individu). Assurément, pour prendre en compte la biodiversité dans sa globalité, N devrait être très grand, d'où la difficulté de réaliser cette mesure. Mais continuons quand même l'exposé afin de comprendre ce que cette représentation, même théorique et spéculative, pourrait nous apprendre sur la biodiversité.

Deux individus proches l'un de l'autre dans cet hyperespace seraient plus ressemblant entre eux, biologiquement, que des individus éloignés. La distance entre deux individus dans cet espace représenterait donc le degré de différence biologique entre eux, et prendrait en compte tous les paramètres considérés.

2) Prendre en compte la diversité générale ?

S'il est ainsi possible de mesurer la différence biologique générale entre deux individus, il serait donc possible de généraliser le calcul avec un grand nombre d'individus. En sommant les distances entre toutes les paires d'individus d'un échantillon, on obtiendrait un nombre représentant la diversité biologique totale de l'échantillon. Nous aurions donc là une méthode de mesure de la biodiversité générale d'un échantillon d'individus.

Quelles propriétés pourrait-on trouver à ce nombre ? Il dépendrait à la fois de la variabilité totale du système (inter-espèces comme intra-espèces) et du nombre d'individus échantillonnés, donc permettrait de prendre en compte ces deux critères de diversité. Plus la distance cumulée serait grande, plus notre échantillon présenterait de diversité biologique, et inversement.

Par exemple, cela pourrait nous mener à estimer que la biodiversité d'une grande forêt clonale comme Pando (45 000 points très rapprochés) et celle d'un tout petit carré de quartz peuplé d'une unique puce, d'un babouin et d'un conophyte (3 points très éloignés) seraient sensiblement égales. Ce qui, à défaut d'être intuitif, pourrait paraître envisageable !

3) Que s'attend-on à voir ?

D'un point de vue qualitatif et plus analytique, la construction de cet hyperespace donnerait aussi de nombreuses indications sur *nature* de la biodiversité d'un échantillon. En effet, la forme du nuage de points obtenu serait très différente suivant le type de système étudié, elle permettrait de visualiser les problèmes auxquels était confrontée plus haut la notion d'espèce, par exemple.

(Afin d'améliorer la lisibilité, les plans utilisés ci-dessous sont des projections 2D de cet hyperespace spéculatif de mesure.)

a) Le cas d'espèces bien définies qui ne fâche pas :

On pourrait s'attendre d'abord à retrouver dans le nuage une organisation similaire à celle utilisée par la classification traditionnelle (emboîtement de genres, espèces, sous-espèces, variétés). La figure 2 permet de comprendre ce qu'on attendrait de la projection d'un "genre" dans l'hyperespace de mesure, comme le genre *Conophytum* par exemple.

Les individus devraient se répartir dans des sous-nuages plus ou moins étendus, à l'intérieur desquels se trouveraient d'autres sous-nuages. Ce grand nuage de points pourrait être réutilisé pour définir la notion d'espèce, de genre, de classe etc. Un individu se trouvant trop "loin", en terme de diversité, d'un sous-nuage considéré n'appartiendrait pas au groupe correspondant.

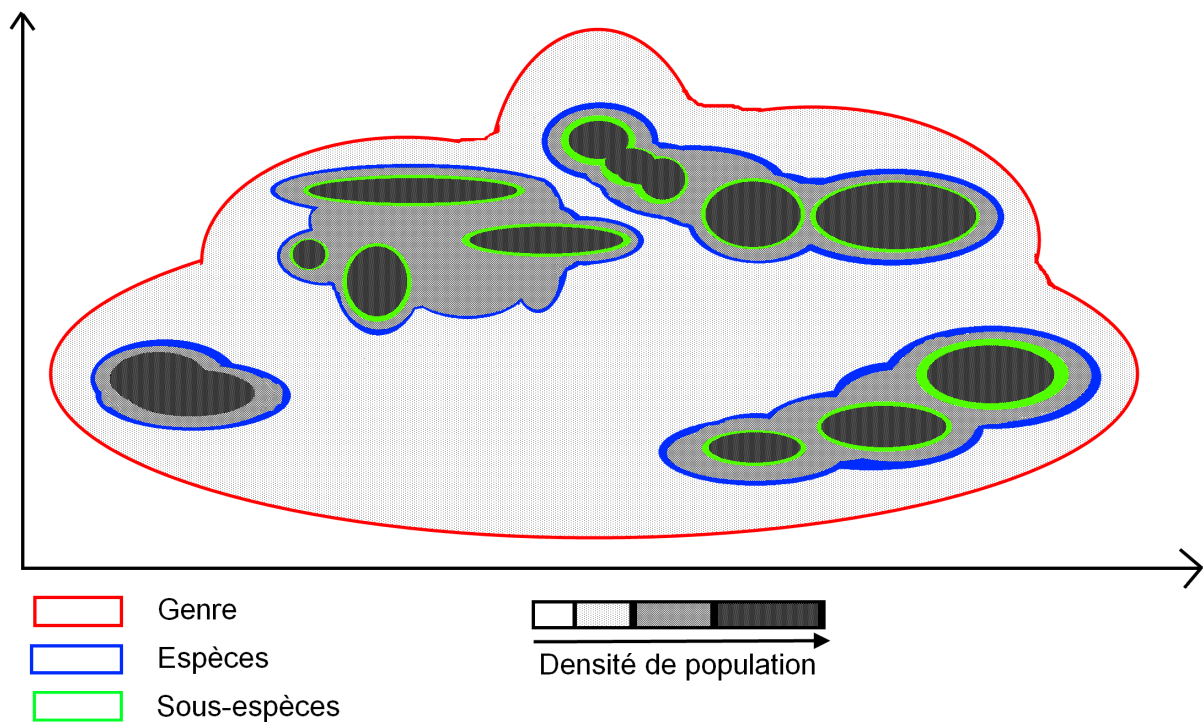


Fig.2 : Caractérisation de plusieurs espèces d'un même genre

Dans le graphique les contours bleus délimitent les espèces, toutes les espèces considérées sont incluses dans un genre (en rouge). Quelques individus peuvent se situer entre les espèces sans appartenir à une seule d'entre elles, il s'agit de mutation rares ou de croisement. Entre les espèces une zone moins peuplée permettrait leur distinction, ainsi que la définition d'une distance de spéciation.

Cette distance de spéciation se retrouve aussi dans les travaux concernant le "barcoding gap" de l'ADN. On peut s'attendre donc à trouver des distances de spéciation, pour les espèces, mais aussi pour les genres, les classes...

b) Le cas d'une espèce qui fâche :

Nous avons vu précédemment le cas de quelques espèces pour lesquelles il était justement difficile de définir la notion d'espèce. On pourrait imaginer qu'elles s'étaleraient sur la figure 2 en des réseaux complexes, reliés et étirés de forte densité difficiles à détourner par ces couleurs du système taxonomique classique. Nous présentons ici aussi ce que pourrait donner la projection dans cet hyperespace théorique des population de Goélands argentés et de Goélands bruns, afin de visualiser cette intrication de continuité/discontinuité dont nous avons parlé.

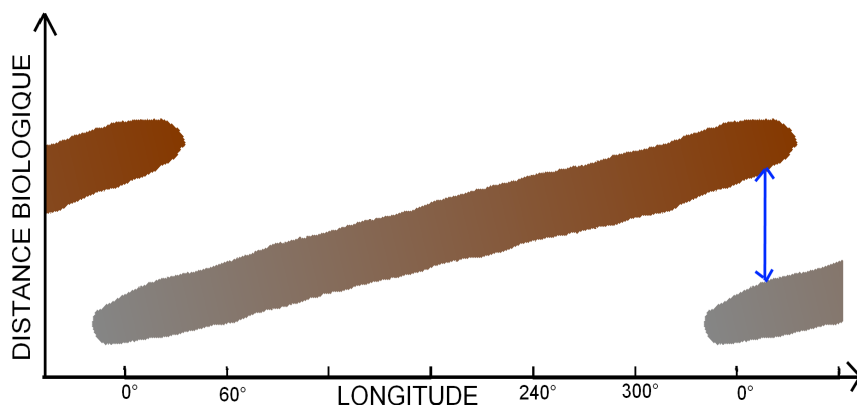


Fig.3 : Caractérisation d'une espèce en anneau à fort gradient

Sur la figure 3, nous commençons avec les goéland de type argenté (en gris) à la latitude 0. Quand nous changeons de latitude, les autres goélands observés sont toujours assez semblables pour que la distance entre eux reste assez proche. Ils font donc toujours partie de la même espèce. En continuant par sauts de puce de goéland à goéland de la même espèce tout autour de la Terre (de gauche à droite sur le graphique), nous revenons à la latitude 0 (car la terre est ronde (aux dernières nouvelles)), et nous nous trouvons avec un goéland de type brun. Si nous avons toujours évolué à l'intérieur du même nuage donc de la même espèce, à la latitude 0 on observe nos deux types de goélands. La distance biologique (indiquée en bleu) entre les deux goélands est alors bien trop grande pour permettre une reproduction. Difficile en effet dans ce cas de décider à combien d'espèces on a affaire !

Cette projection permet donc de bien visualiser ce qui rend difficile la définition et la délimitation des espèces dans les "cas qui fâchent". En nous présentant les individus projetés non pas selon un schéma établi au préalable, mais tels qu'ils semblent nous apparaître dans le monde vivant, intriqués et désordonnés, elle nous permet de remettre facilement en question les notions avec lesquelles on l'abordait d'habitude, voire d'en élaborer de nouvelles, plus adaptées. De plus, la distance cumulée qu'on se propose de calculer entre chaque paire de points mis dans cet espace, en guise de biodiversité, a cela de séduisant qu'elle ne dépend pas du tout du découpage que l'on peut faire *a priori* ni *a posteriori* du nuage observé, mais uniquement de sa forme brute, donc qu'en cela elle semble bien mieux coller à la "forme réelle" de la biodiversité.

C) Quand bien même, il reste des problèmes :

1) Comment construire cet espace :

Pour réaliser cet hyperespace il faudrait trouver comment décrire un individu par des paramètres quantifiables, pour pouvoir lui associer un vecteur de valeurs. Les paramètres choisis devraient rendre compte de toute la complexité de chaque individu, et de toutes les différences possibles entre les individus. Un individu se caractérise par l'ensemble de son phénotype, on peut donner aujourd'hui trois facteurs qui le construisent : ses séquences nucléotidiques (ADN, ARN), les régulation épigénétiques de son expression si elles existent, et les conditions de son environnement.

a) Mesurer des paramètres génétiques :

L'ADN d'un individu est principalement issu de son ascendance, c'est donc un marqueur de son appartenance à un groupe biologique, dans la mesure où (on y reviendra plus tard), ces groupes sont principalement des groupes de parenté. Du fait des mutations qui s'y accumulent, il permet de caractériser aussi bien l'éloignement du groupe par rapport à d'autres que l'éloignement d'un individu par rapport au reste du groupe. De nos jours l'ADN est déjà utilisé pour comparer des espèces entre elles, principalement pour la phylogénie moléculaire ou l'utilisation de barcoding moléculaire.

Cependant, l'ensemble de l'ADN ne s'exprime pas toujours. En effet ses parties non codantes ne donnent *a priori* pas d'information sur les caractéristiques phénotypiques d'un individu, par exemple. Quant aux parties codantes, chacune recèle des informations d'ordres différents, sur les caractéristiques de l'individu où sur l'échelle de son ascendance. L'utilisation de tel ou tel type d'ADN peut impacter le résultat de façon importante. Par exemple, les individus projetés seront beaucoup plus proches en distance si l'on considère des séquences ribosomales que si l'on considère des parties non-codantes, auquel cas un phénomène gênant de plafonnement de la distance génétique entre deux séquences très éloignées risque aussi de poser problème.

Ceci mène très vite à la découverte de nombreux obstacles auxquels se heurte l'utilisation de l'ADN pour comparer des individus variés. Parmi eux, le problème de l'**alignement** est crucial : il

faut pouvoir aligner les séquences afin d'établir une distance entre des gènes. Or, si l'on décide que les séquences analysées doivent permettre de projeter dans le même espace un babouin et une salmonelle, il faudra choisir des séquences tellement conservées qu'il sera impossible d'y distinguer différentes variétés de salmonelles. Inversement, obtenir une résolution suffisante pour distinguer deux familles de babouins nécessiterait d'utiliser un gène très variable qui leur soit spécifique, comme celui de la couleur du poil, et donc de construire un espace dans lequel aucune salmonelle ne trouverait sa place. Faudrait-il alors se résigner à ce que chaque individu projeté dans l'hyperespace trouve une valeur sur certains axes mais pas sur d'autres ? Comment y définir alors proprement la notion de distance ?

D'une façon plus générale, et même malgré les récents progrès du séquençage à haut débit, le séquençage systématique de tout un ADN reste un obstacle : de nombreux marqueurs de gènes existent, mais il est impensable d'entreprendre le séquençage complet de chaque organisme supposé se projeter dans cette représentation de la biodiversité.

b) Mesurer de l'épigénétique :

Un individu est aussi caractérisé par son épigénome : c'est-à-dire l'ensemble des altérations moléculaires de la machinerie génétique qui régule l'expression de ses gènes. Prendre en compte ces altérations pour en construire des axes de cet hyperespace représente aussi un défi aujourd'hui insurmontable, tant parce qu'on en sait encore peu sur ces phénomènes que parce qu'ils sont dynamiques et très variables d'une espèce à l'autre, donc qu'ils poseraient les mêmes problèmes que ceux posés par les séquences ADN, à des niveaux encore plus difficiles à gérer.

c) Mesurer des caractéristiques environnementales ?

Si l'environnement lui-même ne correspond pas à un marqueur de la biodiversité, celui-ci joue un rôle dans la formation des individus. On peut donc se demander s'il est tout à fait impensable de prendre en compte des caractéristiques du biotope dans l'estimation d'une biodiversité. Un milieu est-il plus divers si le climat y est très variable ? Si son substrat minéral y est plus riche ? Doit-on prendre directement ces propriétés en compte ou se contenter des effets qu'elles ont sur le vivant ?

d) Mesurer des caractéristiques phénotypiques :

Les caractéristiques phénotypiques d'un individu sont aussi profondément marquées par son environnement, présent et passé, ses habitudes alimentaires, son apprentissage de ses pairs, autant d'influences dont l'estimation la plus facile repose sur la mesure directe de leurs effets. Si certains caractères ne s'avèrent pas jouer un rôle important dans l'évolution des espèces, d'autres peuvent être déterminant dans les phénomènes de spéciation. Il s'agit principalement des caractéristiques qui impactent la reproduction, par exemple la période reproductrice, les lieux de reproduction, la couleur des collerettes nuptiales, l'aptitude à au chimiotactisme attirant les mycéliums les uns vers les autres, la taille, etc.

Ceci dit, et bien évidemment, rien ne permet *a priori* de dire si tel ou tel caractère va jouer un rôle dans les spéciations futures ou non. Et quand il s'agit d'estimer la biodiversité globale d'un site, pourquoi devrait-on se concentrer plutôt sur les caractères impactant l'évolution ? Les autres diversités "silencieuses" à l'égard de l'évolution ne sont-elles pas tout aussi considérables ?

Au delà de ce souci, tous les caractères phénotypiques ne sont pas facilement mesurables de façon quantitative. Comment mesurer la forme de mandibules, un cycle de vie, la couleur et le motif d'un pelage, l'aptitude à la chasse, le mouvement d'un flagelle ?

2) Comment tout mesurer ? C'est un travail de TITAN :

En fait, l'analyse de tout l'ensemble des caractères qui nous seraient utiles pour évaluer la diversité du vivant est loin d'être facilement réalisable. La taille des individus est un élément limitant dans certains cas. Par exemple, l'étude des communautés bactériennes du sol n'est pas aisée car on y trouve de nombreuses espèces et une grande variabilité intraspécifique. L'isolement de chacune de ces formes, si on veut les séquencer, est assez complexe. Il apparaît vite inconcevable d'isoler chaque bactérie d'un cube de sol et de toutes les séquencer dans l'idée les projeter sur cet hyperespace !

D'autres paramètres peuvent échapper aux mains des scientifiques. Par exemple, lorsque l'on étudie une population il est difficile d'estimer les flux entrants et sortants par migration. La biodiversité est dynamique et n'agit pas toujours en système fermé. Dès lors, si l'on s'attelle à mesurer la biodiversité d'un hectare de forêt, comment considérer les allées et venues des espèces motiles en dedans et en dehors de cet hectare ? Comment savoir si ce renard est plus souvent dans le système considéré qu'en dehors ? En ce qui concerne ce qu'on entend ici par "individu", quand bien même on aurait choisi de considérer comme "individu" un morceau de vivant désolidarisé et physiquement séparé des autres, comment vérifier que ce mycélium qu'on analyse ici est physiquement séparé de celui qu'on analysait plus loin ? D'une façon plus générale, c'est l'exhaustivité de l'analyse, de laquelle dépend la qualité de la projection, qui s'avère tout à fait impossible à assurer : quand bien même on aurait enregistré tous les paramètres susceptibles de décrire ce tilleul, qui nous dira s'il est infecté par un virus ? Lequel ? Comment le projeter à son tour dans le nuage ? Chacune de ses occurrences ? Bref.

Tout cela paraît bien sûr irréalisable, seule l'idée sous-jacente garde un intérêt théorique : pour décrire le monde vivant le plus fidèlement possible et sans s'embarrasser de schémas artificiels, il s'agirait de balayer le plus largement possible tout le champ du vivant. En ce qui concerne la mesure de la biodiversité, il s'agirait de *tout* intégrer dans l'estimation d'une diversité générale, sans *a priori* sur les niveaux existants de diversité.

3) Et comment s'affranchir vraiment de tout *a priori* ?

D'un point de vue plus théorique, même si cette approche limite le biais qu'on peut générer en estimant la diversité sur la base de niveaux prédéfinis arbitraires, on n'est pas du tout assuré qu'elle permet de s'affranchir de tout biais humain.

Tout d'abord, ne serait-ce que pour simplifier ce travail de titan qu'elle représente, on serait obligés de prendre des décisions qui biaiserait fatalement la mesure de diversité qu'on ferait. Par exemple, choisir de ne pas inclure les bactéries du sol dans le nuage diminuerait grandement la mesure et interdirait la comparaison entre deux écosystèmes très différents de par leur flore édaphique.

En ce qui concerne les mesures quantitatives supposées représenter chaque individu sur un jeu d'axes, les possibilités sont nombreuses, incohérentes et irrémédiablement anthropiques. De plus, et par exemple, on ne peut pas *tout* mesurer d'un sanglier. Et comme il s'avère que certaines "catégories de mesures", comme les taux physiologiques de différentes substances ou les distances entre séquences génétiques et protéiques, sont beaucoup plus riches et plus accessibles que d'autres, comme les traits d'histoire de vie, sans être nécessairement porteuses de plus de sens en termes de diversité, la question pourrait se poser de savoir quel poids accorder à telle ou telle mesure. Dès lors, on serait sous la menace d'un biais énorme et évident : qui peut nous dire si certains paramètres sont plus importants que d'autres en termes de diversité ? Comment connaître le crédit à apporter à telle ou telle mesure, dont dépendra fortement la forme du nuage donc la biodiversité globale ainsi définie ?

Enfin, le plus gros écueil théorique qui menace cette prise en compte globale de la diversité n'est autre que la définition arbitraire de l'individu sur lequel elle repose. Il s'agissait par cette

approche de mesurer la diversité du système sans se soucier de niveaux prédéfinis de biodiversité, en cela on a essayé d'embrasser tous les paramètres imaginables et de considérer non pas ces niveaux tels qu'on les imaginait *a priori* mais tels qu'ils apparaissaient dans cet hyperespace, donc avec leurs incohérences et leurs déformations. Cependant, ne serait-ce que pour savoir ce que représente un point dans cet espace, il aura fallu choisir un niveau basal formel et arbitraire : ici l'individu au sens physique, délimité du reste. Ce niveau-là, comme on l'a vu plus haut, n'a pas plus de sens ni de pertinence que les autres. En fait, le monde vivant ne semble pas structuré par des entités assimilables à des points : pas de briques élémentaires. Dès lors, même si elle permet de s'en faire une vision plus fidèle, cette projection de la biodiversité souffrira toujours de ce biais fondamental.

En fait, un schéma récurrent semble ressortir de tous ces essais infructueux : dès lors qu'on souhaite établir une mesure formelle de la biodiversité, une définition objective, l'on se heurte à des choix dont les issues influenceront sa valeur, mais que rien d'objectif ne nous permet de faire. Un problème sous-jacent à toutes ces questions mériterait-il aussi d'être déterré ? Il semblerait que oui. Et si, quoi qu'il arrive, dans la mesure où unité et diversité sont toujours intriquées, il était impossible de mesurer la diversité d'un système sans l'entacher d'une considération arbitraire ? Autrement dit, la biodiversité serait une notion hautement relative. On ne pourrait pas en donner une valeur "pure", détachée de tout contexte ni de toute intention humaine. L'altitude aussi est une valeur relative, dirons-nous, et il suffit d'en fixer une référence arbitraire pour en faire des mesures sensées et objectivement comparables. Mais fixer une telle référence pour la biodiversité semble hors de portée, d'une part parce qu'elle repose sur une quantité astronomique de paramètres, d'autre part parce que la nature même de ces paramètres à considérer est relative, et enfin parce qu'ils varient d'un système à l'autre de façon difficilement contrôlable : soit qu'il s'agisse de variations hautement non-linéaires, soit qu'ils varient même en nature et en nombre ! En effet, un paramètre permettant de considérer la variabilité en coloration des écailles d'une population de lézards, par exemple, perdra tout son sens en population bactérienne. Alors une fois encore des choix arbitraires, comme celui de ne pas considérer ce paramètre dans une population de référence, devront être faits, et la mesure de la diversité en sera altérée.

Ainsi, tout se passe comme si mesurer la biodiversité n'était pas faisable autrement qu'en la déformant par le prisme du regard qu'on lui porte. Il en découle d'importantes considérations pratiques et théoriques, sur lesquelles on reviendra plus tard. Mais on peut d'abord se demander ce qui fait cette inextricable complexité du monde vivant, et pourquoi la place qu'on y occupe nous interdirait d'en rendre compte de façon objective.

III) À la découverte de la dynamique de la biodiversité :

A) Ce que nous apprend l'étude des cas qui fâchent :

Comme nous l'avons vu, de nombreux cas fâchent la définition de l'espèce ainsi que notre volonté de canaliser le vivant dans un simple système taxonomique. Cela vient tout simplement du fait que la vie s'inscrit dans une dynamique. Elle ne peut être figée, ni formalisée à travers la nomenclature homogène que nous lui imposons, bien que celle-ci ait une réelle utilité pratique.

Ainsi, il ne faut pas oublier de prendre en compte le fait que la vie est en constante évolution. Certains cas où deux espèces divergentes sont isolées reproductivement mais toujours semblables morphologiquement seront sans doute plus facile à traiter si nous revenions dans 10 000, 100 000 ans voire 1 000 000 d'années, quand la divergence morphologique aura mené son travail. En fait chacun des "cas qui fâchent" fâche parce qu'il est l'instantané d'un processus dynamique d'évolution des espèces.

L'évolution fonctionne par des processus aujourd'hui bien connus. Elle se fait par l'action

conjuguée de la descendance avec modification, de la sélection naturelle, de la dérive génétique et des flux migratoires. Lorsqu'un mécanisme d'isolement reproductif se met en place entre deux groupes d'une population, leur divergence va débuter et à terme aboutir à la formation de deux espèces distinctes morphologiquement. En effet, la reproduction sexuée permet le brassage des gènes au sein de la population. Un isolement reproductif empêche ce brassage et chaque population va alors évoluer indépendamment, sous l'effet d'une dérive génétique et/ou de pressions sélectives différentes. C'est ce qu'on appelle la **spéciation**. C'est principalement pendant ce phénomène qu'il est difficile d'appréhender les systèmes vivants donc leur diversité !

Il existe différents modes de spéciation. La spéciation allopatrique intervient lorsque deux populations sont isolées géographiquement. Chacune va donc évoluer indépendamment de l'autre et acquérir de nouveaux caractères dérivés. La spéciation sympatrique quant à elle suppose la divergence de deux populations alors qu'elles ne sont pas isolées géographiquement. Ce type de spéciation a lieu par exemple suite à l'adoption d'un comportement reproducteur isolant un ensemble d'organismes du reste. Par exemple, la divergence de deux espèces d'orques du Pacifique est attribuée au fait qu'ils n'ont pas les mêmes émissions vocales et donc ne peuvent se reconnaître lors de la période de reproduction.⁽⁴⁾ Il existe d'autres types de spéciation comme la spéciation péripatrique, parapatrique ou hybridogène. Ces nombreux phénomènes ancrent la biodiversité dans un processus dynamique et expliquent de nombreux cas de mésentente lorsqu'il s'agit de déterminer la position taxonomique de deux ou plusieurs groupes en cours de divergence.

Ainsi, la biodiversité se trouve bien loin du système fixiste de Linné. Les espèces naissent, se transforment, et s'éteignent. Il s'agit donc d'un système dynamique. L'ensemble des êtres vivants dériverait d'un unique ancêtre commun joliment nommé Luca (pour *Last Universal Common Ancestor*) et la diversité du monde vivant résulterait du jeu combiné de la spéciation et des extinctions spécifiques. La connaissance de ces phénomènes doit éclairer l'idée qu'on se fait de la biodiversité, donc les définitions et les représentations qu'on en propose.

B) Une représentation théorique de la dynamique de la diversité et des problèmes conceptuels qu'elle pose :

1) Un arbre phylogénétique :

De la même manière qu'on a essayé plus tôt de construire une représentation de la biodiversité qui rendrait compte de l'emboîtement de ses différents niveaux d'organisation sans leur imposer une rigidité artificielle, un nuage en N dimensions, on peut ici essayer de construire une représentation de la dynamique de la biodiversité, qui aurait la même propriété. En fait, c'est précisément ce qu'on fait chaque fois qu'on dessine un arbre phylogénétique, un arbre d'évolution des espèces...

On peut trouver d'ailleurs quelques similarités notables entre ces deux approches. Tout d'abord, là où nous basions notre nuage de points sur un niveau arbitraire de diversité (l'individu) les phylogénies sont basées sur le niveau de l'espèce, dont elles essaient de retrouver la structure de parenté. D'ailleurs, de la même manière qu'on pourrait projeter dans notre hyperespace des points représentant autre chose que des "individus", ou des "individus" autrement définis, on peut aussi chercher, avec les méthodes phylogénétiques, les relations de parentés qu'entretiennent des groupes d'êtres vivants ne constituant pas forcément des espèces. Ensuite, les paramètres dont on choisit de faire nos axes de projection pour le nuage sont choisis de façon contingente, il en existe presque une infinité et ils ne diffèrent que par la quantité d'information qu'ils procurent, jamais par leur signification profonde ; il en est de même des paramètres utilisés pour construire les phylogénies : là où l'on peut utiliser des matrices de caractères phénotypiques pour proposer une histoire évolutive, on peut aussi se servir de séquences génétiques, pas forcément plus pertinentes mais bien plus riches en information. La forme du nuage comme la topologie de l'arbre restent ainsi toutes les deux dépendantes des critères choisis ; les arbres basés uniquement sur des séquences ADN

pourront être biaisés par le phénomène d'attraction des longues branches, ou bien l'on pourra obtenir deux arbres de parenté différents à l'étude de deux protéines bactériennes différentes si un évènement de transfert horizontal de gène a eu lieu lors de l'évolution des bactéries considérées. Enfin, la lecture d'un arbre phylogénétique, comme celle du nuage, permet d'envisager des niveaux très multiples et déformés d'emboîtement du monde vivant : un arbre d'évolution n'est pas gentiment structuré selon la hiérarchie de Linné, depuis le rang des groupes "règnes" jusqu'au rang de l'"espèce" ; autrement dit on ne compte pas toujours le même nombre de nœuds en partant d'une espèce et en remontant jusqu'à un ancêtre commun. Ainsi, l'arbre des espèces constitue en soi une très bonne représentation de la biodiversité, car il permet non seulement de visualiser ce continuum unité/diversité du vivant, mais aussi de l'appréhender dans sa dynamique ! Les relations de parenté ne font pas que décrire la diversité, mais elles contribuent aussi à l'expliquer en la racontant.

La représentation théorique la plus simple et la plus à même de supporter ces considérations a été proposée par Charles Darwin dans son célèbre ouvrage (*fig. 4*). Elle est plus complète qu'un arbre phylogénétique dans la mesure où l'on y voit aussi les espèces disparues, donc qu'elle nous permet d'imaginer facilement que le monde vivant est riche et complexe non pas seulement aujourd'hui, mais à chaque instant de son histoire.

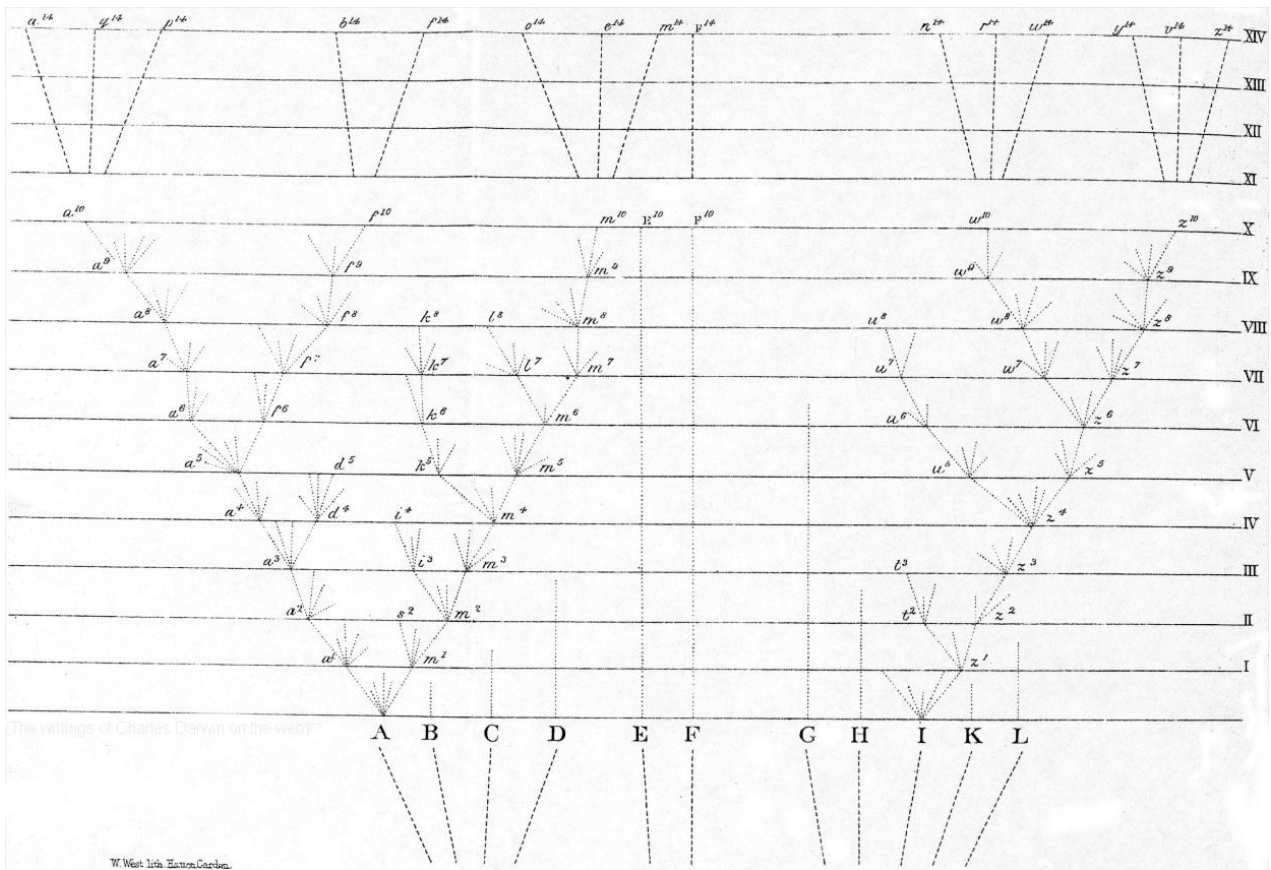


Fig.4 : la biodiversité selon Darwin

En fait, les "cas qui fâchent" la définition de l'espèce, c'est-à-dire tous les cas de spéciation, correspondent pour la plupart aux nœuds de l'arbre. Un nœud représente la période où, justement parce qu'elle n'est pas absolument unitaire, une espèce peut se scinder en plusieurs autres espèces, un moment critique auquel il est bien sûr tout à fait difficile de définir ce qu'est une espèce, de savoir si l'on en distingue une ou plusieurs. Cette scission, un changement dans la topologie de la diversité définie de façon rigide, en quelque sorte : le passage schématique d'une "diversité à 2 espèces" vers une "diversité à 3 espèces", peut être appelée une bifurcation, au sens mathématique du terme. C'est un phénomène que certains modèles de population structurées en taille peuvent reproduire.⁽¹³⁾ Il s'agit en fait du principal obstacle rencontré tout au long de cet article.

2) Estimer la diversité d'une tranche d'arbre ?

Disposant de cette nouvelle représentation de la biodiversité, intégrée dans sa dynamique, on peut essayer de reposer la question de l'estimation de la biodiversité. La biodiversité "actuelle" correspondrait-elle à une simple "tranche d'arbre" ? Peut-on placer le curseur du présent quelque part dans ce processus immense et lui associer une valeur de biodiversité ? L'approche classique consiste bien sûr à compter les branches ainsi "tranchées", c'est à dire les espèces présentes aujourd'hui. Mais on a vu que cette approche souffrait de graves lacunes et de graves incohérences. En effet : les branches représentées sur cet arbre sont en réalité constituées d'arbres généalogiques, eux-mêmes comportant d'autres arbres comme des arbres de lignées cellulaires, des arbres d'apparement de séquences, des arbres de transmissions d'habitudes de vie, autant de diversité négligée ; et puis, pour les raisons qu'on a évoquées plus haut, chaque branche n'a pas tout à fait la même valeur ni la même intégrité que ses voisines, toutes ces branches "espèces" ne sont pas forcément bien définies en tant que telles, ce qui laisse toujours à penser qu'un tel comptage n'a pas vraiment de sens. Sur ce support de l'arbre, on peut donc retrouver tous les problèmes précédemment rencontrés, voire illustrer chacun des "cas qui fâchent", en représentant leur dynamique.

La bifurcation est un phénomène critique car c'est lors de son déroulement que les niveaux négligés de biodiversité (inférieurs ou infiniment intermédiaires) expriment leur importance, c'est donc à ce moment-là que les limites de nos définitions pèchent le plus. Serait-il possible, en traitant les nœuds de façon particulière, de "corriger" cette "erreur" qu'ils semblent introduire dans l'estimation de la biodiversité ? Compter une espèce et demie pour le cas du goéland argenté par exemple ? Ce n'est pas si évident. Tout d'abord, si un nœud est facile à repérer sur un arbre théorique, rien ne le caractérise en situation réelle : décider si tel ou tel fouillis d'organismes variés constitue une section de branche ou une section de nœud nécessite à la fois un énorme travail pratique et la définition préalable de ce qu'on entend par "branche", par exemple une "espèce". Autrement dit, l'état de "nœud" ou de "branche" dépend une fois encore du niveau de diversité sur lequel on a choisi de baser la représentation de l'arbre. Ensuite, comme on l'a vu, cette bifurcation est sous-tendue par des mécanismes très variables dans lesquels il peut être indispensable d'intégrer des paramètres spatiaux (spéciations allopatriques), génétiques (incompatibilités gamétiques), écologiques (lieux de reproduction), de considérer des métapopulations ou des occurrences clonales, etc. En terme de diversité, traiter tous les nœuds de la même manière semble donc impossible. Enfin, la bifurcation est un processus à propos duquel, puisqu'on s'y intéresse *aujourd'hui*, on a très peu d'information. Par exemple, si de lourds travaux peuvent éventuellement donner une idée de quand elle a commencé, on n'en connaît pas l'issue ! Ce qui se trame sous une bifurcation est un chaos dynamique qu'il est terriblement difficile d'analyser à la lumière d'un arbre. Et il s'avère en fait que tout ce qui vit à un instant donné, même les "branches les plus propres", est grisé de ce perpétuel flou artistique, dont seule l'*évolution* permettra d'y voir plus clair, parce que tout ce qui y était possible ne se sera pas produit. Tout se passe comme si le présent du monde vivant était un véritable continuum de petits nœuds à l'issue plus ou moins certaine, comme si chaque tranche d'arbre était toute noircie d'une infinité de radiations minuscules et avortées, qu'on ne pourrait organiser, c'est à dire découper en chemins plus conséquents que d'autres, qu'en les mettant en relation avec les tranches en amont et en aval. En ce sens, la biodiversité prend le statut d'un *processus*.

C) Pertinence de cette prise de tête :

Mais alors, peut-on quantifier un processus dynamique ? À ce stade, il convient de se demander s'il est vraiment pertinent de chercher la valeur d'une tranche d'arbre : a-t-elle une valeur ? Si l'on ne peut considérer la biodiversité que dans sa dynamique, doit-on plutôt chercher à quantifier la biodiversité d'un arbre entier ? On perdrait alors cette impression intuitive que la biodiversité est une propriété graduelle d'un lieu donné. S'il s'agit d'un simple processus, alors tous

les sites se valent, du moment qu'un organisme vit dessus ? Séduisant d'une part, difficile à admettre de l'autre, en tous cas pas très utile.

Ceci dit, cette idée nous permet d'envisager encore un autre aspect de ce qu'on entend par "biodiversité" : elle évoque aussi, au delà de toutes les variabilités qu'on peut décrire dans un système, tous les processus qui s'y déroulent : spéciations, relations fonctionnelles entre espèces, interactions réciproques entre les organismes et leur environnement, qui font que ce système évolue. Une valeur de biodiversité pourrait-elle prendre en compte à la fois tous ces aspects du problème ? Et si regrouper tous ces concepts sous une seule valeur était finalement un exercice trop ardu et trop artificiel ? Toutes ces questions restent largement ouvertes.

Conclusions :

Ainsi, on a pu voir que le problème de la définition formelle de la biodiversité est bien loin d'être facile à résoudre, parce que ce qu'on entend par ce terme est à la fois quelque chose de flou, de compliqué, de relatif et de dynamique.

En fait, comme on n'arrive jamais à s'affranchir totalement de la part d'arbitraire qu'on injecte dans chaque définition que l'on propose, la question peut se poser de savoir s'il existe vraiment une solution absolue, affranchie de tout choix humain. Autrement dit : la valeur de la biodiversité dépendrait inévitablement du regard que l'homme lui porte. Dès lors il semblerait tout à fait inutile de chercher à donner à tout prix une valeur pertinente à la diversité d'un endroit.

Ceci dit, si cette valeur manquerait de pertinence, elle nous serait grandement utile. La géopolitique environnementale, par exemple, serait gourmande de pouvoir comparer les valeurs de deux écosystèmes. Les biologistes de la conservation seraient soucieux de savoir de quelles régions s'occuper en premier. Mais après tout, il s'agit là de problèmes humains !

L'évidence qui semble émaner de ces considérations est la suivante : conscients que l'idée de biodiversité ne sera jamais manipulable autrement que déformée par le regard qu'on lui porte, et que ce besoin de définition repose finalement sur des besoins humains, il s'agirait de définir la biodiversité toujours en accord avec une intention sous-jacente. De fait, cela nous mènerait en effet à définir plusieurs biodiversités de façons différentes : seuls les problèmes que l'on se pose nous diraient s'il s'agit de considérer une diversité brute, une diversité dynamique, une diversité résiliente, une diversité radiative, une diversité patrimoniale, une diversité fonctionnelle, une diversité remplaçable, etc. Considérer tel ou tel type de diversité influence bien évidemment les stratégies de conservation qu'on adopte : ainsi la découverte récente qu'une Astéragée protégée de la région de Montpellier n'est en réalité qu'un écotype d'une autre espèce voisine très abondante mériterait d'être tue sous peine de voir levée la mention légale qui la protège, parce qu'elle est protégée non pas en tant qu'élément de la diversité patrimoniale, mais élément de la diversité spécifique de la région⁽¹⁴⁾ ; ainsi aussi on remarque que les mesures visant la protection d'une diversité patrimoniale peuvent souvent entrer en compétition avec les mesures cherchant à conserver une biodiversité fonctionnelle, parce que les ressources en termes d'activité de conservation sont toujours limitées. Autrement dit, une fois les objectifs posés, il faudra choisir de biaiser la définition de la biodiversité de telle ou telle manière, et c'est de *ce choix-là* dont la pertinence sera vraiment cruciale.

Finalement, au travers des problèmes que l'on rencontre lorsqu'on essaye de formaliser le concept de biodiversité, on découvre beaucoup de ses propriétés. Celles-ci encouragent encore sa protection selon plusieurs plans.

Tout d'abord, d'un point de vue presque métaphysique, on a pu voir qu'il nous était impossible de définir la biodiversité de façon neutre parce qu'elle nous concerne de trop près. Étant nous-même partie de cet ensemble gigantesque, dynamique et robuste, on ne peut décemment lui

porter atteinte sans nuire à nous-mêmes, soit qu'il s'agisse en fait d'une part de nous-même, soit qu'en l'amointrissant on la force, pour survivre, à se débarrasser d'un grand nombre d'espèces dont on pourrait faire partie. Si l'on ne peut pas prétendre arriver un jour à détruire tout le monde vivant, il convient d'éviter d'en être rayé net comme l'ont été bien des espèces lors des grandes crises passées.

Ensuite, d'un point de vue plus théorique, on pourrait opposer que ces considérations ont dévoilé que tout n'était pas si important en terme de diversité, que des espèces isolées très spécialisées sans grand potentiel adaptatifs pouvaient finalement disparaître sans grand retentissement sur le reste de la trame vivante, par exemple. Mais ce qu'on a de plus important à dégager de ce point de vue sur la biodiversité, c'est qu'elle nous est encore largement inconnue et incomprise. En la perdant, on perdrait d'abord la mine de curiosité, d'exotismes intellectuels et de champs de recherche qu'elle constitue. Mais surtout, puisqu'on est loin de tout savoir sur sa dynamique et les mécaniques qui la sous-tendent, rien ne nous dit que n'en perdre qu'une partie ne conduirait pas à terme à son effondrement de toutes part. Si l'on ne la connaît pas, l'on risque en la rognant d'en perdre bien plus que ce qu'on craignait !

Enfin, d'un point de vue plus pratique, on a vu que le caractère hautement relatif de ce qu'on entend par "biodiversité" nous suggérait de la définir non pas d'un bloc comme un concept pur et éthéré, mais de plusieurs façons différentes selon l'intention qu'on mettait dans sa formalisation. Ceci nous montre à quel point, puisque ces intentions sont réelles, cette intrication de l'homme et de la biodiversité joue un rôle important dans la vie qu'il mène. Principalement, on peut le voir dans tous les aspects fonctionnels de la biodiversité : importance de la diversité agricole dans la pérennité des cultures et la sécurité alimentaire, importance économique de la biodiversité des destinations touristiques... On peut aussi citer l'exemple de la biodiversité résiliente : on serait bien en peine de reconstituer, sans cette propriété du monde vivant, les milieux saccagés par des catastrophes écologiques. Enfin, dans la mesure où certains s'inquiètent des répercussions sociales qu'aurait la disparition d'espèces d'image forte comme l'éléphant d'Afrique, la nécessité de définir en ce sens une biodiversité patrimoniale montre aussi par exemple à quel point cette intrication de l'homme à la diversité du vivant dont il fait partie s'insinue dans ses moindres traits.

Ainsi, principalement parce que ces soucis de définition montrent qu'elle nous concerne, et de près, tâchons d'éviter de mettre à mal ce qu'on entend par "biodiversité".

⁽¹⁾ *The Fate of the Amazonian Areas of Endemism* Da Silva et al. 2005

⁽²⁾ Liste rouge de l'UICN

⁽³⁾ *Biologie évolutive*, Thomas et al.

⁽⁴⁾ *Resident and Transient-Type Killer Whales*, Burden et al.

⁽⁵⁾ Feder JL, Roethel JB, Filchak K, Niedbalski J, Romero-Severson J (1 March 2003). *Evidence for inversion polymorphism related to sympatric host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella**. *Genetics* 163 (3): 939-953. PMC 1462491. PMID 12663534.

⁽⁶⁾ Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales, portail lexical, <http://www.cnrtl.fr> (01/12)

⁽⁷⁾ *Strawberry plant relationship through the stolon*. Savini G, Giorgi V, Scarano E, Neri D. Grant, Michael C. (1993-10-01).

⁽⁸⁾ *The Trembling Giant*. Discover Magazine. Retrieved 2008-05-08.

⁽⁹⁾ *Cryptopsaras couesii* in FishBase. Froese, Rainer, and Daniel Pauly, eds. (2006). March 2006 version.

⁽¹⁰⁾ <http://www2.ac-lille.fr/myconord/afl.htm> (01/12)

⁽¹¹⁾ *La véritable histoire des fourmis*, Luc Passera, Fayard

⁽¹²⁾ <http://www.educationalassistance.org/Physarum/PhysarumPlus.html> (01/12)

⁽¹³⁾ *La biodiversité en équations*, conférence CERES de Régis Ferrière, 17/10/11, ENS.

⁽¹⁴⁾ *Biodiversité, sciences et société*, conférence CERES de Pierre-Henri Gouyon, 10/10/11, ENS.