

Annuaire du Collège de France

121^e année

2020
2021

Résumé des cours et travaux



COLLÈGE
DE FRANCE
— 1530 —



Annuaire du Collège de France

Cours et travaux du Collège de France

121 | 2024
2020-2021

Biodiversité et écosystèmes (chaire annuelle 2020-2021)

Chris Bowler



Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/annuaire-cdf/19423>
DOI : 10.4000/12ku2
ISBN : 978-2-7226-0778-1
ISSN : 2109-9227

Éditeur

Collège de France

Édition imprimée

Date de publication : 18 novembre 2024
Pagination : 239-264
ISBN : 978-2-7226-0777-4
ISSN : 0069-5580

Ce document vous est fourni par Collège de France



Référence électronique

Chris Bowler, « Biodiversité et écosystèmes (chaire annuelle 2020-2021) », *L'annuaire du Collège de France* [En ligne], 121 | 2024, mis en ligne le 01 octobre 2024, consulté le 28 novembre 2024. URL : <http://journals.openedition.org/annuaire-cdf/19423> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/12ku2>

Le texte et les autres éléments (illustrations, fichiers annexes importés), sont « Tous droits réservés », sauf mention contraire.

BIODIVERSITÉ ET ÉCOSYSTÈMES*
(CHAIRE ANNUELLE 2020-2021)

Chris Bowler

Directeur de recherche au CNRS,
directeur du laboratoire de génomique des plantes et des algues
à l'Institut de biologie de l'École normale supérieure à Paris,
professeur invité au Collège de France

La série de cours et de séminaires « La biodiversité et les écosystèmes à travers le temps et l'espace », est disponible, en audio et vidéo, sur le site internet du Collège de France (<https://www.college-de-france.fr/fr/agenda/cours/la-biodiversite-et-les-ecosystemes-travers-le-temps-et-espace>), ainsi que le colloque « Ecological principles underlying ecosystem function on land and in the ocean » (<https://www.college-de-france.fr/fr/agenda/colloque/ecological-principles-underlying-ecosystem-function-on-land-and-in-the-ocean>). La leçon inaugurale, prononcée le 4 février 2021, est également disponible, en audio et vidéo, sur le site internet du Collège de France (<https://www.college-de-france.fr/fr/agenda/lecon-inaugurale/la-biodiversite-et-les-ecosystemes-travers-le-temps-et-espace/la-biodiversite-et-les-ecosystemes-travers-le-temps-et-espace>). Elle a fait l'objet d'une publication : C. Bowler, *La Biodiversité et les écosystèmes à travers le temps et l'espace*, Paris, Collège de France/Fayard, coll. « Leçons inaugurales du Collège de France », n° 302, 2021 ; édition numérique : Collège de France, 2022, <https://books.openedition.org/cdf/13911>).

* Chaire créée avec le soutien de la fondation Jean-François et Marie-Laure de Clermont-Tonnerre.

| C. Bowler, « Biodiversité et écosystèmes », *Annuaire du Collège de France 2020-2021. Résumé des cours et travaux*, 121^e année, Paris, Collège de France, 2024, p. 239-264, <https://doi.org/10.4000/annuaire-cdf.19423>.

COURS - LA BIODIVERSITÉ ET LES ÉCOSYSTÈMES À TRAVERS LE TEMPS ET L'ESPACE

COURS 1 – INTRODUCTION À LA BIODIVERSITÉ

Ce cours, centré autour de la thématique de la « biodiversité et des écosystèmes à travers le temps et l'espace », commence par les variations de la biodiversité dans l'espace, sur terre et dans l'océan, que nous avons illustrées par des exemples issus de recherches menées dans le cadre du projet « *Tara Oceans* ». Dans un deuxième temps, nous avons examiné ces mêmes variations au fil du temps. Enfin, nous avons parlé des liens entre la vie et le climat de notre planète. Ainsi, nous avons découvert l'ampleur et les causes de la crise actuelle de la biodiversité, et vu comment les scientifiques tentent de prédire son évolution future.

La biodiversité correspond au degré de variation de la vie dans une aire donnée et à un temps donné. Et puisque l'objet fondamental de ce concept est le vivant, le concept de biodiversité encapsule donc tous les niveaux d'organisation biologique en allant des gènes à la biosphère en passant par les organelles, cellules, tissus, individus, populations, communautés et écosystèmes.

En écologie, on différencie traditionnellement trois de ces niveaux d'organisation :

- 1) la diversité intraspécifique, c'est à dire à l'échelle des individus ou des populations, qui sous-entend la diversité génétique et la diversité phénotypique. Elles peuvent aussi être induites *via* l'expression des gènes (dans ce cas, pas de variation du génome). Ces variations liées à l'environnement peuvent même être transmises verticalement dans la population, via des mécanismes épigénétiques ;
- 2) la diversité à l'échelle d'une communauté (ou de la biocénose), l'ensemble des organismes à un endroit et moment donné, elle est celle à laquelle nous pensons le plus souvent quand on parle de biodiversité ;
- 3) le niveau des écosystèmes – la variation des écosystèmes d'une région donnée ou sur l'ensemble du globe, on l'appelle aussi diversité « écologique ».

À travers ces définitions, une dualité dans la définition de la biodiversité devient évidente. D'une part, c'est une propriété quantifiable des écosystèmes et, de l'autre, c'est une ressource précieuse pour la croissance et le bien-être des sociétés humaines, par le biais de son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes. On parle alors d'un « service écologique » ou « service écosystémique », c'est à dire la suite de bénéfices que les écosystèmes apportent à l'humanité.

Les premières estimations du nombre d'espèces sur Terre ont été proposées dans les années 1990, avec environ 1 400 000 espèces décrites, tous organismes confondus, avec les insectes étant supposés être les plus diversifiés. Ce chiffre d'espèces décrites est très loin du nombre total estimé de > 10 000 000 espèces. Mais il y a de grandes incertitudes. Nous connaissons en effet beaucoup moins les milieux marins car la majorité des organismes sont microscopiques – et donc difficile à étudier.

Décrire la biodiversité à un endroit et un moment donné revient à considérer au moins trois différents aspects : un aspect « compositionnel », un aspect « fonctionnel » et un aspect « structurel ». Ils reflètent tous les trois des propriétés de la biodiversité sur l'ensemble des niveaux d'organisation biologique. La variété reflète les caractéristiques compositionnelles de la diversité de gènes, de populations, d'espèces, d'écosystèmes, ou de paysages. La qualité et la quantité traduisent des processus écologiques, qui varient dans le temps. Enfin, l'aspect structurel de la biodiversité est une propriété émergente des aspects compositionnel et fonctionnel. Il correspond à la distribution spatiale ou temporelle des gènes, des populations, des communautés et des paysages. Décrire la biodiversité, sa distribution dans l'espace ou le temps ne peut pas se faire sans définir des unités. En écologie, les deux unités traditionnellement utilisées pour décrire la biodiversité sont le nombre d'espèces dans une communauté donnée et le nombre d'individus appartenant à chaque espèce. On s'intéresse donc à des aspects compositionnels et fonctionnels de la biodiversité. De fait, les écologues utilisent souvent en parallèle plusieurs indices de diversité. Le premier est la richesse spécifique, le nombre d'espèces dans la communauté. Le second est l'équitabilité des espèces, c'est à dire le degré d'égalité des espèces en termes d'abondance. Et on considère traditionnellement aussi un troisième indice, la diversité spécifique, qui est en fait une mesure composite de la richesse et de l'équitabilité. On peut enfin utiliser la distribution des abondances d'espèces pour comparer des communautés.

La dernière partie de ce cours concerne l'approche fonctionnelle de la biodiversité. Ce constat permet de faire le lien avec l'écologie fonctionnelle. En écologie fonctionnelle, on oublie les noms binomiaux et les classifications taxinomiques ; la biodiversité est quantifiée ici sur la base des caractéristiques morphologiques ou physiologiques des individus ou des espèces, qu'on appelle des « traits », et qui devrait refléter leur réponse ou leur effet sur l'écosystème. C'est important car cela concerne la durabilité des écosystèmes. L'équilibre d'un écosystème terrestre classique est dépendant des organismes en interaction qui brassent des quantités phénoménales de matière et d'énergie. Les producteurs primaires, *via* la photosynthèse, alimentent l'ensemble des réseaux alimentaires, que ce soit les animaux dans le compartiment aérien ou la méiofaune et les microorganismes hétérotrophes dans le système sous-terrain, qui, par le biais de leur activité, relâchent du dioxyde de carbone dans l'atmosphère par respiration. Dans cette optique de fonction écosystémique, la biodiversité est moins importante par rapport au transfert d'énergie et de la matière au sein de la communauté. C'est tout le but de la recherche sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (souvent indiqué plus simplement par son acronyme « BEF »).

COURS 2 – LA FAÇON DONT LA BIODIVERSITÉ EST MESURÉE

La façon dont la biodiversité est mesurée nécessite d'incorporer la modélisation, qui est en fait omniprésente dans les études de biodiversité et les écosystèmes. Par exemple, pour ce qui concerne le rapport entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, les impacts biogéochimiques et les interdépendances entre la vie et le système Terre, les indicateurs pour le suivi de la biodiversité (compositionnel/structurel/fonctionnel), et les définitions des espèces indicatrices, phares, clés de voûte, parapluie. L'expérimentation en écologie et les sites de recherche écologique à long terme (LTER) sont également très importants.

Nous disposons de plusieurs mesures pour évaluer la biodiversité. Outre le nombre et la biomasse des espèces, nous pouvons considérer le nombre d'individus de chaque espèce et leurs abondances relatives, par exemple pour voir s'il existe des lois universelles dans les courbes d'abondance des rangs et pour voir si la rare biosphère des organismes présente des propriétés mathématiques universelles. Plutôt que de collectionner la biodiversité comme on le ferait pour des timbres, nous pouvons examiner la fonction des différents organismes dans un écosystème, comme celle, par exemple, des producteurs primaires (générant de la matière organique à partir du CO₂, de l'eau et de la lumière du soleil à partir de la photosynthèse), des herbivores, des carnivores, etc. Nous pouvons examiner les schémas spatiaux pour voir s'il existe des principes universels de répartition biogéographique. Et surtout, à partir de l'observation d'un seul écosystème, il nous est possible de faire des extrapolations et des modélisations pour envisager la découverte des lois universelles, la prédiction des modèles et la projection des changements futurs.

La biogéographie et l'écologie cherchent à comprendre les processus qui déterminent les modèles dans la nature, mais le font à des échelles spatiales et temporelles différentes. L'interface entre les deux est la macroécologie. Deux exemples de modèles macroécologiques concernent la relation entre les espèces et les zones, et le gradient latitudinal de la diversité.

La richesse en espèces d'un même groupe (par exemple, reptiles, prédateurs) augmente avec la superficie de l'habitat. Un motif de biodiversité à très grande échelle concerne la biogéographie, décrit pour la première fois par Alexander von Humboldt, il y a plus de 200 ans :

Plus nous nous approchons des tropiques, plus la variété des structures, la grâce des formes et le mélange des couleurs augmentent, ainsi que la jeunesse perpétuelle et la vigueur de la vie organique.

Il a également constaté la même perte de biodiversité lors de l'ascension d'une montagne, et le changement que cela impliquait également en fonction de la latitude à laquelle se trouvait la montagne qu'il escaladait. C'est ce que nous appelons maintenant « le gradient de biodiversité latitudinal » – la diversité des espèces augmente des pôles à l'équateur, et est maximale dans les tropiques. Il s'agit d'une caractéristique universelle sur la Terre, ayant été trouvée pour les animaux, les

plantes, et même pour les microbes dans le sol et dans les océans. Il y a en fait une multitude d'explications non exclusives pour ces motifs à grande échelle, qui ne sont pas nécessairement les mêmes pour tous les taxons et les habitats.

Au-delà des approches pour estimer quantitativement la biodiversité, la diversité et la santé d'un système peuvent être caractérisées en se basant sur la présence ou l'abondance d'un ensemble d'espèces qui résumant l'état de la biocénose et de l'écosystème. Ces indicateurs ont des objectifs de conservation de la biodiversité, d'évaluation du système et de communication avec les collectivités territoriales et le public. Ils doivent donc être robustes et avoir fait l'objet d'études poussées et avoir donc des fondements proximaux et clairs. Ils doivent être aussi faciles à comprendre et à utiliser. Il y a plusieurs types d'indicateurs selon l'information qu'on veut retirer du système – les espèces indicatrices, les espèces clé de voûte (*keystone*), les espèces porte-drapeau, et enfin les espèces parapluie.

Ce cours a abordé aussi le rapport entre la biodiversité et la fonction des écosystèmes. L'équilibre d'un écosystème terrestre classique est dépendant des organismes en interactions qui brassent des quantités phénoménales de matière et d'énergie. Les producteurs primaires, via la photosynthèse, alimentent l'ensemble du réseau alimentaire, que ce soit les animaux dans le compartiment aérien ou la méiofaune et les microorganismes hétérotrophes dans le système sous-terrain, qui, par le biais de leur activité, relâchent du dioxyde de carbone dans l'atmosphère par respiration. Dans ce scénario, l'accent est mis sur la fonction d'un écosystème plutôt que sur la biodiversité de l'écosystème. Ces questions sont à l'intersection de deux disciplines différentes en écologie :

- 1) d'une part, l'écologie des écosystèmes, qui vise à comprendre le fonctionnement des écosystèmes à travers les flux de matière et d'énergie, ainsi que des contraintes physiques et géochimiques qui régulent ces flux. L'écosystème est donc étudié sous une perspective macroscopique *via* des processus réguliers et prévisibles ;
- 2) d'autre part, l'écologie des populations ou des communautés, qui vise à comprendre l'abondance et la diversité des espèces dans le système, leur structure et leur dynamique, ainsi que les contraintes abiotiques et biologiques qui les régulent. Le système est donc considéré ici sous un angle microscopique, difficilement prévisible.

Une grande question sous-jacente au BEF regarde la stabilité de l'écosystème, à savoir comprendre et prédire les dynamiques de taux de flux ou de stockage dans le temps. Dans cette dynamique, il faut essayer de comprendre :

- la résistance, ou capacité de ces fonctions de résister à une perturbation ;
- la résilience, ou capacité de la fonction à recouvrer son état initial après une perturbation.

Trois hypothèses concernant la stabilité d'un écosystème et la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes :

- 1) la complémentarité de niche : la plus intuitive car fortement ancrée dans une vision darwinienne ;
- 2) la redondance fonctionnelle : fortement liée à la théorie neutre de la biodiversité ;
- 3) l'impact des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes : dépendant du contexte.

La première expérimentation en vue d'étudier cette relation biodiversité/écosystèmes a été conduite en 1817 en Angleterre par George Sinclair. Elle visait à manipuler le nombre d'espèces de plantes et les types de sols pour en voir les effets sur la productivité primaire du système. Les premières hypothèses de BEF, bien évidemment, ont été formulées beaucoup plus tard, dans les années 1990. Des moyens importants ont été mis en place pour la construction d'infrastructures permettant de tester ces hypothèses. L'une des structures les plus connues est le Cedar Creek Biodiversity Experiment, initié en 1994 et toujours en cours d'utilisation. Il s'agit d'écosystèmes de prairies comportant des espèces herbacées pérennes. Ce projet a été initié par David Tilman, un éminent écologiste dont les travaux sur la compétition entre espèces pour l'utilisation des ressources et le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes ont été fondateurs dans ces domaines. BIODDEPTH est un autre exemple d'expérimentation à l'échelle européenne, initiée en 1996 et achevée en 2009. Ce travail a regroupé une cinquantaine de scientifiques issus de onze universités de huit pays européens.

La question de la relation entre biodiversité et stabilité de l'écosystème a elle aussi fait beaucoup de débats. Pendant longtemps en écologie, on a souvent pensé que des communautés pauvres en espèces étaient moins stables. Elton, l'un des pionniers de l'écologie des réseaux trophiques et de la définition de la niche écologique, avait observé que les communautés pauvres avaient des fluctuations de densité de populations plus marquées.

De la même manière, McArthur, un autre père fondateur de l'écologie moderne, notamment *via* la théorie de la biogéographie insulaire, avait observé que dans les systèmes insulaires ou dans les systèmes agricoles, les communautés pauvres en espèces étaient plus sujettes à l'invasion par de nouvelles espèces, de pestes, contrairement à des écosystèmes naturels et plus diversifiés. Ces visions sont en contradiction avec celle de Robert May, un écologue théoricien : son modèle théorique sur la dynamique des populations au sein d'une communauté suggère que des communautés plus diverses tendent en fait à être moins stables parce qu'une diversité plus grande déstabilise chaque espèce individuellement. Pour résoudre ce débat, Michel Loreau a proposé que le problème ici venait de l'échelle d'observation : ce n'est pas la densité de la population mais de la communauté qu'il faut considérer.

Pour rappel, la biodiversité augmente l'efficacité avec laquelle les communautés écologiques capturent les ressources, produisent la biomasse, décomposent et recyclent les nutriments biologiquement essentiels. Les communautés diversifiées sont plus productives parce qu'elles contiennent des espèces clés ayant une grande influence sur la productivité, et les différences de caractéristiques fonctionnelles entre les organismes augmentent la capture totale des ressources. La biodiversité augmente la stabilité des fonctions des écosystèmes au fil du temps. La relation du BEF est non linéaire et saturante, de sorte que le changement devrait s'accélérer à mesure que la perte de biodiversité augmente. La perte de diversité à travers les niveaux trophiques a le potentiel d'influencer les fonctions des écosystèmes plus fortement que la perte de diversité à l'intérieur des niveaux trophiques. Les caractéristiques fonctionnelles des organismes ont une grande incidence sur l'ampleur des fonctions des écosystèmes : large gamme d'impacts plausibles de l'extinction sur la fonction des écosystèmes.

La question de l'existence du lien entre biodiversité et fonctionnement n'est plus débattue aujourd'hui, mais il reste encore à savoir :

- comment lier les fonctions avec les services ;
- comment étendre le champs de recherche, notamment *via* la considération plus précise des réseaux trophiques ;
- et comment améliorer les prédictions qui restent pour l'instant insatisfaisantes.

COURS 3 – HISTOIRE DE LA RECHERCHE SUR LA BIODIVERSITÉ ET LES ÉCOSYSTÈMES

Notre vision d'un monde ancien, qui a connu d'importantes transformations au cours de son histoire, est le résultat d'une découverte du temps de la nature. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer comment la dimension « temps » a été ajoutée à notre vision du monde physique et biologique. Une première considération concerne le catalogage des espèces. L'inventaire du monde implique le catalogage précis de la nature. C'est l'entreprise à laquelle se livrent les érudits de la première moitié du XVII^e siècle dans les cabinets de curiosités, qui est reconduite de nos jours dans les musées d'histoire naturelle. L'un des cabinets les plus connus se trouve à Naples, construit par Ferrante Imperato à la toute fin du XVI^e siècle. Les grandes expéditions vers des terres lointaines concernaient aussi la collecte de spécimens qui pouvaient remplir les cabinets de curiosités. Ce n'était pas une compétition scientifique, mais plutôt une commercialisation de la nature. L'importation et la commercialisation du caoutchouc, du sucre de canne et du cacao sont trois cas bien célèbres. Un exemple moins notoire est l'importance de la commercialisation des plantes dans la construction des empires, à l'instar du thé et de l'opium. Beaucoup moins triste est la fascination pour l'océan inspirée par les voyages d'exploration scientifique. Je dois

citer l'expédition du *Challenger* à la fin du XIX^e siècle, et le lien évident avec les livres de Jules Verne et l'*aquarium mania* à la même époque.

À travers l'histoire de la recherche sur la biodiversité et les écosystèmes abordée dans ce cours, nous avons commencé par la classification de la nature. Se posent en effet les questions de l'origine et de l'intérêt de cette volonté de classer le monde vivant qui nous entoure. Les motivations envisagées tiennent à l'inclination spontanée de l'humain à classer les systèmes, à l'utilisation possible de la nature comme réservoir pharmacologique, mais surtout à la volonté de tirer profit des espèces vivantes, de les « commercialiser ». Les efforts pour considérer le monde biologique comme un système ordonné remontent au moins à Aristote, au IV^e siècle avant notre ère. Mais c'est au XVIII^e siècle que le grand spécialiste des sciences naturelles Carl von Linné, en Suède, a entrepris de répertorier, nommer et surtout classer systématiquement les espèces. Il crée ainsi une nouvelle discipline, la systématique. Au cœur de son système se trouve une classification fondée sur les caractères sexuels. C. von Linné croyait qu'un système naturel de classification pouvait dériver de la création originale immuable de Dieu, un système qui pouvait placer les plantes dans leur véritable relation les unes avec les autres, plutôt qu'un système fondé sur des propriétés médicinales ou des perceptions humaines superficielles. Au cœur de sa méthode se trouve le binôme genre/espèce. Par la suite, la hiérarchie complète de classification de von Linné comprenait cinq niveaux (royaume, classe, ordre, genre et espèce).

Un autre personnage qu'il faut nommer est l'Allemand Alexander von Humboldt, un naturaliste et géographe qui a beaucoup voyagé, à la fin du XVIII^e siècle et au début du XIX^e siècle. C'est l'un des plus grands savants de son temps. Toute l'étude de von Humboldt repose sur sa vision du monde naturel comme un tout organique – une unité vivante de formes de vie diverses et interdépendantes plutôt qu'une structure mécanique. Il a développé ce concept universel de la nature au-delà de tout ce qui était professé à l'époque, annonçant l'étude de l'écologie et de l'environnementalisme. Comme Darwin après lui, il était fasciné par la relation entre la géologie et le monde naturel. Ses premiers voyages ont eu lieu en Amérique du Sud avec Aimé Bonpland de 1799 à 1804. Le résultat le plus significatif des recherches de von Humboldt est probablement ce qu'il en est venu à appeler « la géographie des plantes », démontrant les effets de l'altitude, de la température, du climat et de la géographie comme facteurs déterminants de l'endroit où poussent les plantes.

Considérant la dimension du temps dans la nature, les premières tentatives de chronologie globale sont compilées à partir des données contenues dans les livres de la Bible, conjuguées à la datation des grands événements des civilisations humaines. Selon l'interprétation de l'archevêque irlandais James Ussher (1648), la Terre avait été créée le 26 octobre 4004 avant J.-C. En 1778, Georges-Louis Leclerc, au Jardin du Roi, fait le parallèle, dans ses *Époques de la nature*, entre histoire naturelle et histoire civile. Buffon estimait que le monde est âgé d'environ 750 000 ans. Le géologue écossais James Hutton rejetait l'idée de Buffon, et doutait que Dieu ait créé les

humains dans un monde « qui se gaspillerait ». Sa théorie était plutôt que Dieu avait créé la Terre comme une machine bien entretenue, constamment reformée par des cycles répétés d'érosion, et, comme chaque cycle successif effaçait le précédent, il disait que « nous ne trouvons aucun vestige d'un début – aucune perspective de fin ». En d'autres termes, il comprenait que l'âge de la Terre était immense mais indéfini. Charles Lyell a, par la suite, rompu les fondements religieux de la géologie et en a établi les principes fondamentaux. Après de nombreuses observations sur le terrain, il a réalisé qu'aucune cause spéciale ou catastrophique n'est nécessaire pour expliquer la nature de la Terre. Les processus que l'on peut observer aujourd'hui ont toujours agi sur une vaste période de temps. Selon lui, ces processus sont « l'alphabet et la grammaire de la géologie... la clé de l'interprétation de tous les phénomènes géologiques ». Le principe selon lequel le présent est la clé du passé a ensuite été appelé « uniformitarisme ». Lyell rejette l'idée de la transmutation des espèces et ne donne pas son avis sur leur origine. Jean-Baptiste de Lamarck, autre géant du Jardin des plantes à la même époque, questionnait, quant à lui, leur immuabilité. En 1800, ce naturaliste français a été à l'origine de la théorie du transformisme. Selon lui, l'environnement pouvait provoquer une transformation des espèces. Mais ses idées sur le transformisme le rendirent impopulaire auprès de ses collègues du musée. En particulier, cette idée fut réfutée par son contemporain et collègue au Muséum national d'histoire naturelle, Georges Cuvier, également professeur d'histoire naturelle au Collège de France. En lieu et place de la théorie de Lamarck, Cuvier proposa que la composition des écosystèmes ne changeât qu'à la suite de catastrophes. Il croyait fermement que de tels bouleversements pouvaient expliquer les changements dans l'anatomie animale qui ont été trouvés dans les fossiles et a rejeté les idées de Lamarck et d'autres sur le transformisme. Il refusait d'admettre la possibilité d'une évolution des espèces. Quelques décennies plus tard, Charles Darwin réconciliera ces idées dans sa « théorie formelle de la sélection naturelle », ou théorie de l'évolution. Selon la fameuse théorie du génial Darwin, les caractéristiques morphologiques ou fonctionnelles des espèces peuvent changer sous l'effet de la sélection des caractères (ou « phénotypes ») les mieux adaptés à un environnement donné. Aujourd'hui, le nom de Lamarck est reconnu à sa juste valeur dans le contexte de l'adaptation des organismes à leur environnement, notamment dans le cadre de l'épigénétique.

Il est difficile de se maintenir au même niveau que ces géants de la science des XVIII^e et XIX^e siècles, mais trois noms plus récents doivent être mentionnés. Le premier est Ernst Haeckel, un biologiste allemand du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle. Le second est Eugen Warming, un botaniste danois et, avec Haeckel, une des principales figures fondatrices de la discipline scientifique de l'écologie. Le troisième et dernier pionnier de la science de l'écologie que je dois mentionner est le scientifique anglais Arthur Tansley. Il a été fortement influencé par les travaux d'Eugenius Warming, et a introduit le concept d'écosystème en biologie.

COURS 4 ET 5 – LA BIODIVERSITÉ AU FIL DU TEMPS

Le but des cours 4 et 5 était d'examiner de plus près les changements au fil du temps et suivre comment le monde naturel est arrivé à contenir les organismes qui existent actuellement. Après avoir rappelé l'évolution de notre perception de l'environnement au fil du temps que j'avais explicitée au cours précédent, à travers les travaux et théories de scientifiques occidentaux, géologues et naturalistes pour la plupart, de la fin du XVIII^e-début du XIX^e siècle, nous avons envisagé le thème de la coévolution de la Terre et de la vie. Les organismes et les environnements ont tous deux changé de manière spectaculaire au fil du temps et, le plus souvent, ont évolué de concert. Les changements de climat, de géographie et même de composition de l'atmosphère et des océans ont influencé le cours de l'évolution, et les innovations biologiques ont, à leur tour, influencé l'histoire de l'environnement. En effet, l'image globale qui se dégage de la longue histoire de notre planète est celle d'une interaction entre les organismes et les environnements. L'histoire de l'évolution enregistrée par les fossiles reflète, autant qu'autre chose, l'interaction continue entre la possibilité génétique et l'opportunité écologique.

Nous avons ensuite brièvement évoqué l'histoire de la vie sur Terre : l'apparition initiale des procaryotes, en particulier des cyanobactéries, suivie des premiers eucaryotes unicellulaires ; la vie multicellulaire apparue ensuite, d'abord dans l'océan lors de l'explosion cambrienne, puis sur terre – en commençant par les plantes, puis les insectes et les animaux. Ces changements ont été accompagnés de modifications des concentrations d'oxygène dans l'atmosphère, ainsi que de changements tout aussi importants du CO₂ atmosphérique.

Les preuves des origines de la photosynthèse sont des microfossiles et des stromatolites, et des signaux chimiques caractéristiques du métabolisme microbien. L'autre preuve est celle de l'oxygénation de l'atmosphère pendant cette première période de vie sur Terre. L'oxygène généré par ce processus s'est ensuite accumulé dans l'atmosphère et constitue l'une des caractéristiques distinctives de la Terre, car l'oxygène moléculaire est extrêmement rare dans l'Univers. L'utilisation de l'énergie lumineuse pour casser l'eau dans la photosynthèse oxygénée permet également la fixation du CO₂ dans la matière organique qui alimente la chaîne alimentaire.

La photosynthèse oxygénée a d'abord évolué dans les cyanobactéries, qui restent les seuls procaryotes capables de la réaliser. Suite à l'évolution des cyanobactéries oxygénées, il a fallu environ 2 milliards d'années avant que la vie animale multicellulaire complexe n'évolue. Pendant cette période, les organismes eucaryotes sont apparus, portant les premières mitochondries, les sites de respiration compartimentés des cellules eucaryotes, dérivées de l'endosymbiose d'une protéobactérie dans une cellule ancienne. Il a fallu plus d'un milliard d'années entre la première apparition documentée des eucaryotes et leur montée en puissance avant le Cambrien et l'augmentation de l'oxygène. Selon le concept d'endosymbiose, les organelles, en particulier les mitochondries et les chloroplastes, sont dérivées de

bactéries. Le Russe Konstantin Sergeevich Merezhkovsky a émis cette hypothèse en 1905, en se fondant principalement sur ses observations des diatomées. Plus précisément, Merezhkovsky a proposé que le chloroplaste – le siège de la photosynthèse dans les cellules eucaryotes – était à l'origine une cyanobactérie qui a envahi ou a été reprise par un ancien eucaryote. À peu près à la même époque, le biologiste français Paul Portier travaillait sur les mitochondries. Il ne pensait pas que les mitochondries avaient évolué à partir de bactéries ; il pensait que les mitochondries étaient des bactéries. Son livre, *Les Symbiotes*, a suscité une controverse en France et a été particulièrement critiqué par les pasteuriens de l'institut Pasteur. Finalement, l'hypothèse de l'endosymbiose avancée par Merezhkovsky et Portier a été oubliée jusqu'en 1967, lorsque Lynn Margulis, une jeune biologiste cellulaire américaine aux idées radicales, a réinventé l'hypothèse de l'endosymbiose pour les origines des cellules eucaryotes. Elle a proposé non seulement que les chloroplastes étaient issus de cyanobactéries endosymbiotiques, mais aussi que les mitochondries descendaient de bactéries vivant en liberté et douées de la capacité de respiration.

Le moment où les événements d'endosymbioses se sont produits n'est pas bien défini, mais il est certainement antérieur à l'apparition des formes de vie multicellulaires lors de l'explosion cambrienne et a précédé une augmentation importante de l'oxygène atmosphérique à des niveaux similaires à ceux que l'on trouve aujourd'hui, d'environ 1-5 % à environ 20 %. La raison pour laquelle la montée des eucaryotes photosynthétiques a stimulé une augmentation aussi spectaculaire de l'oxygène pourrait être une conséquence de l'exportation de carbone vers le fond des océans, car leurs cellules plus grandes étaient plus fortement lestées et donc plus susceptibles de couler que les cyanobactéries. L'enfouissement du carbone qui en a résulté l'a éloigné du cycle du carbone et il ne pouvait donc pas être reminéralisé en CO₂ par respiration oxydative. Par ailleurs (ou en plus), l'activité photosynthétique peut avoir augmenté de manière significative suite à l'évolution des écosystèmes planctoniques étendus, par exemple alimentée par une disponibilité accrue de nutriments pendant cette période. Quelle qu'en soit la cause, les niveaux de CO₂ atmosphérique ont chuté de manière significative au cours de cette période, ce qui peut avoir contribué à un ou plusieurs des événements « boule de neige » dont on a pu établir l'existence, car le CO₂ est un puissant gaz à effet de serre. De plus, l'augmentation de l'oxygène moléculaire a probablement contribué à permettre à la vie multicellulaire d'évoluer pendant des périodes plus tempérées, car elle a permis le développement d'organismes plus complexes, moins contraints par l'acquisition d'oxygène dans un environnement à faible teneur en oxygène.

Dans les dernières roches du Protérozoïque, vieilles d'environ 600 millions d'années, on trouve enfin ce que Charles Darwin avait prédit il y a longtemps : les empreintes fossilisées des premiers animaux. Nous connaissons ces organismes sous le nom d'Édiacariens (*Ediacarans* en anglais), d'après les collines d'Ediacara en Australie du Sud où ils ont été le mieux caractérisés. Les formes complexes des animaux modernes n'ont émergé qu'à l'époque cambrienne, prenant forme sur une

période d'au moins 10 à 30 millions d'années, et nous ne devrions donc pas vraiment considérer cela comme une « explosion » de vie. Les nouvelles connaissances sur la génétique du développement nous aident à comprendre le rythme et le mode de l'évolution cambrienne, mais nous devons également intégrer l'écologie. Par exemple, bien que des animaux multicellulaires puissent déjà être observés dans les roches édiacariennes, ils n'étaient que de simples filtreurs, un peu comme les éponges aujourd'hui. Mais beaucoup d'animaux apparaissant au Cambrien étaient clairement des prédateurs. La prédation a changé radicalement l'écosystème cambrien. D'autres animaux ont dû éviter d'être capturés, et les algues et les micro-organismes ont dû faire face au pâturage. Cela a mis en place une course aux armements entre le prédateur et la proie, qui se poursuit encore aujourd'hui. Les schistes de Burgess dans les Rocheuses canadiennes sont les fossiles les plus célèbres de la paléontologie et mettent en lumière l'évolution du Cambrien. Dans les schistes de Burgess et ailleurs, les espèces apparaissent généralement dans le registre « fossile » complètement formées, persistent sans grand changement pendant des millions d'années, puis disparaissent. Reconnaisant ce schéma, Stephen Jay Gould et Niles Eldredge ont proposé en 1972 que ce profil de stabilité interrompue par les grands changements abrupts reflète un « équilibre ponctué ». Pour trouver des explications à l'émergence de la physionomie animale moderne au cours du Cambrien, les paléontologues se sont associés à des biologistes du développement, qui partagent un intérêt commun pour comprendre l'évolution du plan corporel. Par exemple, les gènes *Hox* qui sont impliqués dans la segmentation sont développés chez tous les animaux bilatéraux, et puisque nous pouvons trouver des fossiles bilatéraux dans les roches édiacariennes, alors ils doivent déjà avoir été développés de la même manière.

Il faut également considérer les événements environnementaux qui auraient pu stimuler l'évolution des animaux. L'analyse des roches entre les couches du Protérozoïque et du Cambrien indique au moins quatre cycles alternés de froid extrême, représentant peut-être même des événements terrestres « boule de neige » à l'échelle mondiale, et de périodes extrêmement chaudes, résultant de l'altération des niveaux de CO₂. Ces événements extrêmes ont probablement créé un paysage permissif où de nouvelles formes de vie auraient pu évoluer. Un facteur supplémentaire et probablement décisif est que les niveaux d'oxygène dans l'atmosphère s'étaient déjà accumulés jusqu'aux niveaux actuels, grâce aux microbes photosynthétiques (rappelons qu'il n'y avait pas encore de plantes sur Terre). Avec cette nouvelle injection d'oxygène, un nouveau monde des animaux a commencé à émerger. Peut-être qu'avec les outils génétiques déjà en place, la suppression de la barrière d'oxygène a simplement permis à la vie animale de se développer. Lors des grands bouleversements physiques qui ont mis fin au Protérozoïque, la possibilité génétique et l'opportunité environnementale ont ensemble engendré de nouveaux et divers écosystèmes dans l'océan mondial.

Les concentrations atmosphériques d'oxygène sont restées relativement stables, autour de 20 %, depuis le début de la période cambrienne. Mais entretemps, la Terre

a connu d'autres révolutions évolutives, dont la plus importante a été la conquête de la terre ferme. Cela a été rendu possible au départ par l'évolution des plantes terrestres qui pouvaient créer de la matière organique par photosynthèse pour alimenter les chaînes alimentaires terrestres, libérer les nutriments du sol par l'activité de leurs racines et créer de nouveaux habitats à exploiter par les écosystèmes terrestres. Tout cela se résume à l'apparition d'une innovation remarquable : la feuille. Les premiers pionniers photosynthétiques terrestres de la Terre ont évolué à partir d'un petit groupe d'algues vertes (*Charophyceae*). Les fossiles, et les relations fondées sur la composition génétique de plantes vivantes ayant des histoires évolutives différentes, ont révélé que la colonisation terrestre par les plantes est essentiellement une histoire de transition évolutive des algues vertes aux bryophytes. À partir de ces simples organismes photosynthétiques, il faudra encore 40 millions d'années environ avant que les ancêtres de notre flore vasculaire moderne n'arrivent enfin sur la scène, et eux aussi étaient dépourvus de feuilles. L'exemple le plus connu est peut-être celui de *Cooksonia*. Au cours des 65 millions d'années qui ont suivi, entre 425 et 360 millions d'années, un élan sans précédent d'innovation et de diversification a suivi. Cette partie du temps géologique représente l'équivalent botanique de l'explosion cambrienne. Les plantes terrestres se sont transformées, établissant par la même occasion un modèle pour le monde végétal actuel.

L'émergence des plantes terrestres au cours du Dévonien, il y a environ 400 millions d'années, a probablement conduit à une nouvelle augmentation importante de l'oxygène, concomitante au retrait du CO₂ de l'atmosphère. Dans le même temps, la concentration de dioxyde de carbone dans l'atmosphère ancienne a diminué de façon spectaculaire, de 90 % environ (d'après l'analyse chimique des sols fossiles). La baisse du CO₂ a affaibli l'effet de serre atmosphérique et a finalement conduit à une grande période glaciaire et à une extinction massive. La réduction du substrat de CO₂ pour la photosynthèse a également conduit à l'évolution de pores microscopiques, appelés « stomates », à la surface des feuilles.

Bien que les concentrations élevées d'oxygène produites par toute cette activité photosynthétique n'aient pas persistées, elles ont pu conduire, les concentrations élevées d'oxygène produites par toute cette activité photosynthétique ont pu conduire à l'évolution d'insectes géants et d'autres grands animaux, dont bien sûr les dinosaures. De plus, l'expansion des plantes à cette époque a conduit aux énormes réserves de charbon que nous consommons maintenant si frénétiquement dans notre société moderne. Une fois de plus, nous constatons que la biologie n'est pas seulement un acteur passif sur la scène terrestre, à la merci des changements climatiques. Au contraire, la biologie participe avec force et de façon spectaculaire au fonctionnement du système terrestre.

Depuis que la vie a évolué il y a environ 3,5 milliards d'années, on estime qu'environ 4 milliards d'espèces ont évolué. 99 % d'entre elles sont aujourd'hui éteintes. Le nombre d'espèces sur Terre à un moment donné est une fonction complexe de la spéciation passée et présente (« naissance » de nouvelles espèces) et de l'extinction

(« mort » d'espèces existantes). Ces processus sont régis par les lois de l'écologie et de l'évolution, fortement influencées par la géologie. Les taux de spéciation et d'extinction ont connu de nombreux changements, qui ont entraîné de profondes modifications des formes de vie et de la composition des communautés des écosystèmes. Nous disposons de preuves très solides concernant cinq événements où l'intensité de l'extinction est particulièrement marquée. Il s'agit des « cinq grands » événements d'extinction massive :

- 1) à la fin de l'Ordovicien ;
- 2) plusieurs événements constituant collectivement les événements de la fin du Dévonien ;
- 3) un très grand (le plus grand) à la fin du Permien ;
- 4) à la fin du Trias ;
- 5) à la fin du Crétacé, le plus célèbre, qui a anéanti les dinosaures.

En général, chacune de ces extinctions massives est définie comme un événement de courte durée (< 1 million d'années) au cours duquel plus de 75 % des espèces figurant dans les archives fossiles disparaissent.

En termes simples, la cause de ces extinctions massives est à chercher dans leur association à de violents changements dans le cycle du carbone de la planète et à la répartition du carbone entre la matière vivante (biologie), l'atmosphère (sous forme de CO₂) et la géologie (sous des formes inertes telles que les calcaires et les combustibles fossiles séquestrés). Ce qui est particulièrement important, c'est la capacité de certains organismes à capturer le CO₂ (notamment par photosynthèse) et la quantité de ce carbone qui est séquestrée loin du cycle du carbone pendant de longues périodes à l'intérieur de la terre (sous forme de calcaire ou de combustibles fossiles). L'importance du carbone tient dans le fait que le CO₂ dans l'atmosphère est un gaz à effet de serre et qu'il acidifie l'océan lorsqu'il est absorbé par celui-ci. Après avoir examiné chaque événement d'extinction, nous avons également compris comment nous avons pu décoder les informations climatiques et atmosphériques contenues dans ces fossiles pour reconstituer des changements du climat.

Plus généralement, la longue histoire de la Terre fournit de nombreuses preuves d'une nouvelle idée des sciences de la Terre du XXI^e siècle : la biologie est inexorablement liée à la tectonique et au climat, à l'atmosphère et aux océans dans un système complexe et interactif de surface terrestre. Comme c'est souvent le cas en science, l'idée n'est pas vraiment nouvelle mais a été proposée pour la première fois par Vladimir Vernadsky, un scientifique russo-ukrainien aujourd'hui largement oublié, mais qui a été le premier (à ma connaissance) à utiliser le terme de *biogéochimie* pour définir les interactions entre la matière vivante et la Terre. Il apprécie la relation profonde qui existe entre la composition de la matière vivante et la composition géologique de la Terre, reliées par les fonctions géochimiques de la vie. D'après les connaissances actuelles, les bactéries et les archées pourraient probablement réaliser la plus grande partie de ce qui est nécessaire au fonctionnement d'une biosphère

fonctionnelle, bien que les eucaryotes unicellulaires plus grands qui sont fortement lestés en raison de leur carapace calcifiée ou silicifiée étaient probablement nécessaires pour assurer l'enfouissement du carbone sur de longues périodes – assurant ainsi une interaction étroite entre la biologie et la géologie. Néanmoins, les idées de Vernadsky n'expliquent pas vraiment pourquoi l'histoire de la Terre a été illustrée par un si grand nombre d'eucaryotes multicellulaires.

Nous avons également constaté que les écosystèmes se développent par un processus d'équilibre ponctué plutôt que par le processus de changement progressif proposé par Darwin. L'harmonie des écosystèmes a été ponctuée à plusieurs reprises par des événements tumultueux sur Terre, dont certains sont médiés par la biologie elle-même. Dans une certaine mesure, l'idée d'équilibre ponctué justifie Georges Cuvier, qui pensait que les catastrophes à l'échelle de la Terre étaient le seul moyen pour les espèces de se substituer aux autres. Mais nous devons néanmoins reconnaître le processus de l'évolution darwinienne en favorisant le changement pour adapter les organismes à l'environnement en constante évolution. L'histoire passée de la vie sur Terre prouve clairement que la vie n'a pas évolué sur une plateforme planétaire passive. Au contraire, la vie et l'environnement ont évolué ensemble, chacun influençant l'autre dans la construction de la biosphère que nous habitons aujourd'hui.

Dans ce cours, nous avons aussi abordé la façon dont différentes formes de vie ont évolué – en particulier les plantes et les animaux. L'établissement de la vie végétale sur Terre est l'un des épisodes évolutifs les plus significatifs de l'histoire de la Terre. La colonisation terrestre a été attribuée à une série d'innovations majeures dans le domaine de la planification du corps des plantes, de l'anatomie et de la biochimie, qui ont eu un impact croissant sur les cycles biogéochimiques mondiaux au cours du Paléozoïque. Cela a également entraîné la création de nouveaux habitats pour les animaux, les champignons et les microbes, des changements majeurs dans les types de sols et la stabilité des sédiments qui ont influencé les systèmes fluviaux et les paysages.

Les plantes terrestres ont évolué il y a 450 millions d'années à partir d'une algue charophycée ancestrale dont elles ont hérité de nombreuses caractéristiques de développement, biochimiques et biologiques cellulaires. Les caractéristiques des charophytes existantes indiquent qu'au moins certaines adaptations physiologiques terrestres (dessiccation et tolérance aux rayons UV) ont eu lieu avant les plantes terrestres. En revanche, une caractéristique déterminante des plantes terrestres, une génération de sporophytes diploïdes multicellulaires, a joué un rôle déterminant dans l'ascension des plantes terrestres vers la dominance terrestre, car elle a permis une dispersion optimisée des spores tolérant la dessiccation. Les premières informations sur l'évolution des plantes terrestres ont été tirées du récent séquençage du génome entier du bryophyte (hépatique) *Marchantia polymorpha*. Les comparaisons génomiques avec des autres plantes ont laissé entrevoir des innovations génétiques qui définissent les plantes terrestres. Un autre aspect est celui de la coévolution, en particulier avec les microbes.

En ce qui concerne les animaux, tout comme pour les plantes, de nombreuses études ont tenté de résoudre la séquence des innovations génétiques et morphologiques, des événements environnementaux et des interactions écologiques qui ont collectivement façonné l'évolution cambrienne. Les grandes lignes de la diversification cambrienne sont connues depuis plus d'un siècle et, depuis presque aussi longtemps, les scientifiques débattent de son interprétation biologique et de ses causes possibles. Les explications biologiques des tendances observées dans les premiers relevés fossiles doivent répondre à des questions à la fois historiques et mécanistes. Quelles sont les relations phylogénétiques entre les ancêtres des animaux et leurs descendants modernes ? Et, comme la diversité morphologique est le produit de différences génétiques dans le développement, quels mécanismes génétiques de développement ont régi l'origine et la diversification des diverses formes ? Les progrès de la systématique et de la génétique du développement ont révolutionné notre perspective sur les relations animales et ont fourni de nouvelles hypothèses sur l'évolution précoce des animaux. L'augmentation des niveaux d'oxygène aurait dû éliminer les barrières physiques à l'évolution des grands animaux. Ces résultats suggèrent donc que l'évolution des animaux a été dictée par la biogéochimie. Là encore, nous voyons l'interaction entre la possibilité génétique et l'opportunité environnementale, amplifiée par les interactions écologiques pour s'étendre à toute la biologie.

COURS 6 – RÉPARTITION ACTUELLE DE LA BIODIVERSITÉ DANS LES DIFFÉRENTS ÉCOSYSTÈMES

Ce cours 6 a été l'occasion d'évoquer le nombre d'espèces sur Terre, les écosystèmes terrestres et marins, les différences de biodiversité entre la terre et l'océan, le fait que la plupart de la diversité est microbienne – bactéries, archées, eucaryotes unicellulaires et virus – et qu'une grande partie de la diversité reste inconnue de la science et pourrait disparaître avant d'être découverte, ainsi que les différences entre biodiversité et biomasse des organismes, le phytoplancton en tant que producteur primaire par rapport aux plantes terrestres, la question des pyramides trophiques inversées dans l'océan par rapport à la terre, et, enfin l'importance de la biosphère rare.

Dans le cadre de la contribution du projet *Tara Oceans*, une équipe de chercheurs, internationale et multidisciplinaire, a cartographié la biodiversité d'un large éventail d'organismes planctoniques marins, exploré leurs interactions, ainsi que la façon dont ils agissent sur leur environnement et sont affectés par différentes variables, en particulier le changement climatique. Provenant d'une partie des 35 000 échantillons collectés dans les océans de la planète durant l'expédition *Tara Oceans* (2009-2013), ces données constituent des ressources sans précédent pour la communauté scientifique, dont un catalogue de plusieurs millions de nouveaux gènes issus des organismes microscopiques, qui vont transformer la façon dont on étudie les océans et dont on évalue le changement climatique et l'impact de l'homme au sein des océans.

COURS 7 – COMMENT NOS PERCEPTIONS DE LA BIODIVERSITÉ ET DE L'ENVIRONNEMENT ONT-ELLES ÉTÉ CHANGÉES DANS LE TEMPS ?

Si l'histoire de notre planète était condensée en une période de douze heures, *Homo sapiens* apparaîtrait dans les deux dernières secondes ! Et l'époque de l'Anthropocène, quand l'humanité a commencé à laisser sa marque dans l'histoire de la Terre, débiterait il y a environ un dixième de seconde. Le terme *Anthropocène* a été inventé il y a vingt ans par le Néerlandais Paul Crutzen, prix Nobel de chimie. Le terme renvoie au moment où les activités humaines ont commencé à avoir un impact global sur la planète. Avant même l'ère industrielle, nous étions sur la bonne voie pour exercer un impact sur la biodiversité et sur notre environnement. Nous disposons de multiples exemples d'extinctions de la mégafaune depuis l'apparition de l'homme.

Notre impact sur la planète s'est encore accentué au cours des cent dernières années, surtout après la Seconde Guerre mondiale, avec la « grande accélération » des activités humaines. L'utilisation des combustibles fossiles, qui a débuté pendant la révolution industrielle, fait simultanément partie de l'histoire de l'humanité et de l'histoire de la Terre. Pour la première fois dans l'histoire de l'humanité, nous établissons consciemment un lien entre des événements qui se produisent à de vastes échelles géologiques – comme les changements du système climatique – et ce que nous faisons dans notre vie quotidienne, comme brûler des combustibles fossiles. Nous sommes devenus une superpuissance biogéochimique et nous agissons comme si les ressources présentes sur la Terre étaient inépuisables. Jamais l'humanité n'a eu un tel pouvoir sur elle-même, et pourtant rien ne garantit qu'il sera utilisé à bon escient, surtout si l'on considère l'usage qui en est fait actuellement. Par exemple, nous brûlons chaque année environ un million d'années de carbone produit par le plancton (en pétrole et en gaz) et de forêt (en charbon). Nous court-circuitons ainsi les cycles biogéochimiques naturels, notamment les cycles du carbone et de l'azote.

Selon les dernières connaissances scientifiques, le cas du *Paleocene-Eocene thermal maximum* (PETM), vieux de 55 millions d'années, mérite que l'on s'y attarde car il est souvent considéré comme un analogue de la situation actuelle. Un réchauffement bref, mais brutal, se produit. Il y a des extinctions chez des organismes marins microscopiques notamment, des migrations d'espèces et, donc, des renouvellements fauniques. Nous avons vu qu'il correspondait à un réchauffement important et soudain de la Terre, accompagné d'une hausse du niveau marin de 50 à 100 mètres.

Les preuves actuelles démontrant l'implication de l'activité humaine dans les changements climatiques sont les suivantes. D'abord le réchauffement a atteint environ 1 °C au-dessus des niveaux préindustriels. Si l'on compare ces chiffres à l'augmentation de 1,5 °C à 2 °C prévue par l'accord de Paris, il est clair que nous n'avons plus beaucoup de marge de manœuvre. Si l'on considère le CO₂ atmosphérique, les niveaux ont augmenté de 30 % depuis 1958. Ils s'élèvent aujourd'hui à 417 ppm. Des données très précises provenant de l'analyse de carottes de glace de l'Antarctique ont montré que ces niveaux sont plus élevés qu'à n'importe

quel moment au cours des 800 000 dernières années. Au cours des 60 derniers millions d'années, ils n'ont été plus élevés que pendant l'Éocène, notamment pendant le maximum thermique du Paléocène-Éocène. Les océans ont absorbé environ 90 % de l'excès de chaleur, et la température de surface des mers a augmenté d'environ 0,8 °C depuis 1900. Le niveau de la mer a également augmenté de 19 cm entre 1910 et 2010, et l'étendue de la glace de mer estivale dans l'Arctique ne représente plus que la moitié de ce qu'elle était il y a un siècle. Les océans ont également absorbé environ un quart des émissions de CO₂, ce qui a entraîné une acidification des océans. Le pH de surface a déjà diminué de 0,1. Ces données sont nettes et claires, et toutes les tendances se poursuivront pendant plusieurs siècles, même si nous arrêtons toutes les émissions de CO₂ aujourd'hui, car les cycles géochimiques de la planète sont lents à réagir.

Quant à la question des effets de ces changements spectaculaires sur les écosystèmes terrestres, la réponse à cette question cruciale est plus difficile à évaluer car nous ne disposons pas de séries chronologiques suffisamment nombreuses pour suivre les changements dans le temps, mais on peut citer certains exemples. L'évolution du papillon de nuit poivré est un exemple de changement de couleur directionnel dans la population des papillons de nuit, conséquence de la pollution atmosphérique pendant la révolution industrielle. Un autre exemple utile fournissant des preuves de changement dans les communautés naturelles depuis l'aube de la révolution industrielle concerne le nombre de stomates sur les feuilles. Dans les écosystèmes marins, certaines études ont signalé des changements dans les distributions, les abondances et les phénologies. Grégory Beaugrand a constaté des changements dans les distributions de copépodes dans l'Atlantique Nord, indiquant que les copépodes adaptés aux eaux tempérées se déplacent régulièrement vers le nord. Dans une autre étude, les scientifiques ont comparé les coquilles calcifiées du plancton microscopique connu sous le nom de *Foraminifera*, recueillies par l'expédition HMS Challenger dans les années 1870, avec les foraminifères recueillis par *Tara* Oceans plus d'un siècle plus tard. Bien que les données ne portent que sur quelques organismes, elles indiquent très clairement que les coquilles calcifiées de ces organismes se sont considérablement amincies, probablement en raison de l'acidification des océans.

À part ces exemples spécifiques, cette grande accélération des activités humaines a également provoqué une crise de la biodiversité. La biomasse des mammifères sauvages a été réduite par six environ. Dans le même temps, la biomasse totale des mammifères était multipliée par quatre environ – en raison de l'augmentation du bétail destiné à notre consommation, liée à l'augmentation de la population humaine. On peut constater également que la biomasse végétale a été réduite de moitié suite à la destruction des forêts et à leur conversion en terres agricoles. La cause principale de la perte d'habitat depuis la Seconde Guerre mondiale, au moins en Europe, remonte à la création de l'Union européenne, et notamment la politique agricole commune (PAC). Contrairement à leurs homologues terrestres, les grands animaux marins ont relativement peu souffert jusqu'à très récemment. Cependant, l'impact

de la pêche sur les populations de poissons pêchés est flagrant. Mais aujourd'hui, entre les grands animaux comme les baleines, requins et autres, bon nombre sont aujourd'hui au bord de l'extinction en raison de la pêche industrielle qui surexploite les ressources océaniques, ainsi que de la pollution.

La raison d'une si grande accélération des changements de notre environnement en si peu de temps est à chercher dans notre évolution culturelle : elle nous permet de transmettre des informations aux générations futures beaucoup plus rapidement que la seule évolution biologique. Ceci est unique pour l'espèce humaine. Et, parce que nous pouvons transmettre les connaissances que nous avons acquises par des moyens non génétiques (la culture, donc), nos impacts sur l'environnement et les espèces animales et végétales sont beaucoup plus marqués parce que la vitesse à laquelle l'activité humaine s'est développée contraste avec le rythme naturellement lent de l'évolution biologique. Contrairement aux plantes et au phytoplancton, qui ont peut-être contribué aux changements climatiques dans le passé, nous sommes conscients des dégâts environnementaux que nous causons et de leurs impacts potentiels sur le climat.

Pour ce qui est de la prise de conscience environnementale de ces dernières décennies, nous en avons cité un premier exemple apparu lors de l'infection d'animaux sauvages en Afrique dans les années 1890 par le virus de la peste bovine (*Rinderpest*), suite à l'introduction de bétail indien par des agriculteurs pionniers. L'idée de préserver et de protéger la nature a également progressé aux États-Unis, en témoigne la création du premier parc national, à Yellowstone en 1872, indispensable pour la protéger du développement privé planifié. Le programme de « protection mondiale de la nature » qui a vu le jour juste avant la Première Guerre mondiale est étroitement associé à l'explorateur et naturaliste suisse Paul Sarasin, développé dans son livre de 1914 « sur les responsabilités de la protection mondiale de la nature ». En 1923, le Congrès international pour la protection de la nature a donné une impulsion visible à la législation de protection dans tout l'Empire français. Au-delà des colonies françaises, la création en 1925 du parc national du roi Albert (aujourd'hui Virunga) au Congo belge, le premier parc de ce type en Afrique, suivi un an plus tard par le parc national Kruger dans le Transvaal, est la plus remarquable. L'idée de créer des zones auxquelles l'homme n'a absolument pas accès, par opposition à une philosophie plus ouverte consistant à créer des territoires où l'homme vit respectueusement avec le monde naturel qui l'entoure, continue aujourd'hui de représenter deux scénarios alternatifs pour la préservation de la nature. La première impulsion majeure donnée au mouvement de protection de la nature post-guerre est venue de Rachel Louise Carson. Carson était une biologiste marine américaine, autrice et défenseure de l'environnement, dont le livre *Silent Spring* (*Printemps silencieux*) est considéré comme ayant fait progresser le mouvement environnemental mondial. L'œuvre de Carson, et l'activisme qu'elle a inspiré, sont au moins en partie responsables du mouvement de l'écologie profonde, et de la force générale du mouvement environnemental de base depuis les

années 1960. Le livre a également réussi à provoquer un renversement de la politique nationale en matière de pesticides. Il a également conduit à la création de l'Agence américaine de protection de l'environnement (EPA) par l'administration Nixon en 1970. Un autre héritage que l'on peut relier à l'environnementalisme accéléré par *Silent Spring* est la création du World Wildlife Fund en 1961. Le WWF a représenté une toute nouvelle échelle d'activités de campagne et de collecte de fonds au nom du mouvement international de conservation. Le mouvement environnemental catalysé par *Silent Spring* a également réussi à organiser le Jour de la Terre pour soutenir la protection de l'environnement. L'idée a été proposée pour la première fois en 1969 lors d'une conférence de l'Unesco à San Francisco par le militant pour la paix John McConnell. La première Journée de la Terre reste la plus grande manifestation d'une journée dans l'histoire de l'humanité. Le Jour de la Terre 2016, l'accord historique de Paris a été signé par les États-Unis, la Chine et quelques 120 autres pays. Cette signature a permis de satisfaire une exigence essentielle pour l'entrée en vigueur du projet historique de traité de protection du climat adopté par consensus par les 195 nations présentes à la Conférence des Nations unies sur le changement climatique de 2015 à Paris, la COP21.

Une autre réussite qui mérite d'être mentionnée est la manière dont nous avons réussi à éviter l'appauvrissement de la couche d'ozone dans la haute atmosphère. Le protocole de Montréal de 1989 visant à éliminer progressivement les chlorofluorocarbones destructeurs d'ozone est largement reconnu comme l'accord international sur l'environnement le plus réussi de tous les temps. Les halocarbures couverts par le protocole de Montréal constituent un groupe de produits chimiques industriels plutôt spécialisés, susceptibles d'être réglementés au niveau mondial, et remplacés par une multitude d'alternatives viables et prêtes à être commercialisées. En revanche, l'ensemble de l'économie mondiale actuelle repose sur la combustion de combustibles fossiles, qui est à l'origine de l'épanouissement de l'humanité depuis la révolution industrielle.

Le mouvement environnemental s'est encore développé depuis l'époque du protocole de Montréal. Le Sommet de la Terre de Rio, en 1992, a constitué une étape importante. Il a donné naissance à la Convention sur la diversité biologique (CDB), un traité multilatéral poursuivant trois objectifs principaux : la conservation de la diversité biologique (ou biodiversité), l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant des ressources génétiques.

Les Nations unies ont également lancé l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire, en 2000. Son objectif était d'évaluer les conséquences de l'évolution des écosystèmes sur le bien-être humain et la base scientifique des actions nécessaires pour améliorer la conservation et l'utilisation durable de ces systèmes et leur contribution au bien-être humain. L'année 2012 a ensuite marqué le lancement de la Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES), et les objectifs de développement durable des Nations unies ont été annoncés en 2015.

COURS 8 – ÉCOSYSTÈMES PERTURBÉS, ÉMERGENCE DE MALADIES INFECTIEUSES

La Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES), a été fondée en 2012. Elle est généralement considérée comme l'équivalent du GIEC pour la biodiversité. Selon le rapport de l'IPBES de 2019, la perte de biodiversité est mondiale et grave. De plus, il appelle à des « changements en profondeur » pour « restaurer et protéger la nature » et pour aller au-delà des « intérêts particuliers ». Au-delà de la perte des habitats, le rapport souligne également les liens forts entre biodiversité, changement climatique et pollution. Le rapport estime que le nombre total d'espèces animales et végétales sur Terre est de 8 millions. Jusqu'à un million d'entre elles sont menacées d'extinction. Près de 500 000 espèces terrestres ne disposent pas d'un habitat suffisant pour leur survie à long terme. Depuis 1900, l'abondance moyenne des espèces locales dans la plupart des grands habitats terrestres a diminué d'au moins 20 % en moyenne. Les principales menaces pour la biodiversité sont la perte et la dégradation des habitats, suivies par la surexploitation dans certains cas, ou par les espèces envahissantes et les maladies. Pour tous les organismes, le changement climatique et la pollution sont des menaces omniprésentes.

Une réflexion sur l'ampleur des taux d'extinction actuels, comparés aux cinq extinctions massives du passé, nous a amenés à définir une crise de la biodiversité sur la base de trois critères : dans l'espace, elle est nécessairement globale ; dans le temps, elle est brutale ; enfin, une crise a un impact biologique général. Selon ces critères, la crise actuelle de la biodiversité semble extrêmement grave. Dans notre rôle de gardiens de la planète, il est moralement irresponsable de laisser la perte de biodiversité se poursuivre à son rythme actuel. Mais ce n'est pas qu'une obligation morale, c'est aussi une question de bon sens socioéconomique, car la biodiversité a une valeur économique.

La valeur intrinsèque de la vie peut, en outre, être considérée à différents niveaux, des gènes aux espèces individuelles, des populations aux écosystèmes. Par exemple, la diversité génétique peut être valorisée en termes de gènes, conférant une résistance aux agents pathogènes dans les cultures et le bétail. La diversité des réseaux trophiques ou des communautés, telle le microbiote intestinal, se manifeste en termes de résilience des écosystèmes et de protection contre des facteurs externes tels que les espèces envahissantes ou les parasites. La diversité des paysages favorise la résilience des écosystèmes et facilite la restauration. La perte de biodiversité, par ailleurs, comporte des risques globaux. La perte de biodiversité peut avoir des répercussions économiques qui atteignent plusieurs centaines de milliards de dollars et même plus. Un des liens dont nous mesurons la pertinence aujourd'hui est celui qui relie la perte de biodiversité à l'émergence de maladies infectieuses. Un autre concept intéressant pour évaluer le risque de perte de biodiversité par rapport à d'autres questions liées aux changements climatiques et environnementaux est celui des frontières planétaires. Il s'agit d'un concept impliquant des processus du système terrestre qui contiennent des limites

environnementales, proposé en 2009 par un groupe de scientifiques spécialistes du système terrestre et de l'environnement, dirigé par Johan Rockström du Stockholm Resilience Centre et Will Steffen de l'Australian National University. Le groupe souhaitait définir un « espace opérationnel sûr pour l'humanité » pour les décideurs politiques, la société civile, la communauté scientifique et le secteur privé, comme condition préalable au développement durable.

Selon le rapport de l'IPBES, « les principaux facteurs indirects qui pèsent sur la biodiversité sont la croissance démographique et la consommation par habitant ». Les solutions à trouver concernent tout à la fois l'économie, la société civile, la politique, l'innovation technologique et, surtout, les questions de gouvernance et de responsabilité. Le Plan national français pour la biodiversité, publié en juillet 2018, a tiré des conclusions similaires.

Par ailleurs, plutôt que d'essayer de concevoir des approches permettant d'exploiter les ressources naturelles de manière durable, une autre approche consiste tout simplement à clôturer la nature – à rendre certaines régions inaccessibles aux humains. La ligne rouge de conservation écologique de la Chine en est une illustration. Un exemple extrême de l'idée de clôturer la nature est le projet Half Earth, proposé par E.O. Wilson de Harvard, l'un des géants de l'histoire de la conscience environnementale. Ce projet vise à conserver la moitié de la terre et de la mer pour sauvegarder l'essentiel de la biodiversité. Le pape François a également prononcé des paroles sages et très facilement compréhensibles dans sa *Lettre encyclique Laudato si' sur la sauvegarde de la maison commune* (2015).

L'encyclique du pape est parue la même année que l'accord sur le climat de la COP. Pourtant, le langage ne pourrait pas être plus différent. L'accord sur le climat de la COP est un texte juridique, stérile émotionnellement parlant, contrairement à l'encyclique qui est extrêmement profonde bien qu'écrite pour être lue par tous.

Nous n'avons pas encore compris comment mettre l'écologie dans l'économie. La proposition du gouvernement français de modifier l'article premier de la Constitution, en insérant la phrase ainsi rédigée : « Elle garantit la préservation de l'environnement et de la diversité biologique et lutte contre le dérèglement climatique », est un message extrêmement fort, mais il doit être suivi par les actions concrètes : notamment, la nécessité de stimuler l'innovation technologique verte qui conduit à une croissance verte. Nous devons cesser de subventionner les habitudes gourmandes en carbone, telles que celles soutenues par la PAC dans le domaine de l'agriculture en Europe, pour aller vers un système qui prend en compte les actions vertes. Il faut aller vers un système qui valorise la durabilité des produits, le recyclage et l'économie circulaire, et qui favorise les technologies moins polluantes.

La science tente de répondre à ces urgences sociétales, mais il faut augmenter le rythme de ces découvertes face à la crise actuelle de la biodiversité et de dérèglement climatique. Essayons alors de nous projeter dans le futur. Comment la biodiversité et les écosystèmes pourraient-ils évoluer à la suite du changement climatique et de la dégradation de l'environnement ? Pour tenter de répondre, des études ont été menées

avec les données de *Tara Océans*, pour mieux comprendre comment les écosystèmes marins risquent d'être impactés par le changement climatique et la dégradation de l'environnement. De nombreux autres chercheurs ont fait des études similaires, notamment pour les écosystèmes terrestres. Ces types d'approche permettent de prévoir comment la biodiversité et le monde naturel en général pourraient évoluer dans les décennies à venir, de prédire l'avenir si vous voulez. Cela nous aide à mettre en place des mesures pour atténuer les dommages ou à nous adapter aux changements inévitables à venir. Des organismes scientifiques tels que le GIEC et l'IPBES nous aident à le faire par le biais de processus concrets qui relient les connaissances scientifiques aux questions de gouvernance.

Mais l'ampleur du problème est trop importante pour que nous puissions rêver de retourner en arrière. Nous avons besoin de solutions à une échelle équivalente à celle du problème. L'environnement a été si massivement modulé par l'Homme que même la préservation d'un lieu implique des interventions importantes.

La science tente de proposer des solutions, telles que l'évolution assistée des coraux. La théorie de l'évolution par la sélection naturelle prouvée par Darwin, entre grâce à l'étude des chiens et des pigeons, avait déjà été transposée depuis longtemps au champ de l'agriculture. En appliquant ce même concept aux coraux, on s'est aperçu que certains symbiotes algaux semblent plus tolérants à la chaleur que d'autres. Par conséquent, peut-être serait-il possible d'inciter les coraux à abandonner les symbiotes les moins résistants pour adopter des souches plus robustes ? Une approche encore plus interventionniste sera cependant nécessaire si nous voulons protéger les récifs coralliens. D'autres stratégies sont à l'essai : le déploiement de robots sous-marins pour réensemencer les récifs endommagés, la mise au point d'une sorte de film ultrafin pour ombrager les récifs, le pompage d'eau profonde vers la surface pour soulager les coraux de la chaleur, et le blanchiment des nuages. Ces idées sont très intéressantes, mais seront-elles suffisantes pour sortir le monde du précipice ? On se rend de plus en plus compte que non, et que des interventions encore plus radicales seront nécessaires. Sur la base de cette sombre réalité, le GIEC préconise désormais la nécessité de mettre en œuvre des technologies à émissions négatives. Cela signifie que nous devons concevoir des méthodes pour éliminer le CO₂ de l'atmosphère afin d'éviter que les niveaux ne dépassent des seuils inacceptables pour la survie de l'humanité.

Une méthode apparemment inoffensive pour y parvenir s'inspire de la biologie. Les plantes absorbent le dioxyde de carbone pendant leur croissance ; puis, lorsqu'elles pourrissent, elles renvoient ce CO₂ dans l'atmosphère. Faites pousser une nouvelle forêt et elle absorbera du carbone jusqu'à sa maturité. Une étude récente menée par des chercheurs suisses a estimé que la plantation d'un trillion d'arbres pourrait éliminer deux cents milliards de tonnes de carbone de l'atmosphère au cours des prochaines décennies. Bien que d'autres aient émis des doutes sur le nombre d'arbres nécessaires, la capacité des nouvelles forêts à piéger le carbone reste considérable. Pour faire face au problème de la pourriture, toutes sortes de techniques

de préservation ont été proposées. La plus évidente consiste à enterrer les arbres, créant ainsi une situation similaire à celle de la période carbonifère, où la matière végétale a été enfouie pendant des dizaines de millions d'années, créant finalement du charbon, qui aurait enfermé le carbone végétal dans le sol pour toujours si nous n'avions pas développé notre appétit insatiable pour les combustibles fossiles. La reforestation, combinée à l'injection souterraine, permet d'obtenir une technique connue sous le nom de BECCS (« bioénergie avec captage et stockage du carbone »). Les modèles employés par le GIEC sont extrêmement favorables au BECCS, qui permet de produire à la fois des émissions négatives et de l'électricité. L'idée est de planter des arbres (ou d'autres cultures) capables d'extraire le carbone de l'air. Les arbres sont ensuite brûlés pour produire de l'électricité et le CO₂ qui en résulte est capté et enfoui sous terre.

Une autre possibilité consiste à utiliser la chimie plutôt que la biologie. En particulier, l'altération des roches extrait le CO₂ de l'atmosphère et génère des roches carbonatées et silicatées – une base du cycle silicate-carbonate (cf. cours 5). Les roches volcaniques connues sous le nom d'« olivine » sont particulièrement intéressantes à cet égard. L'olivine pourrait être extraite, broyée et répandue sur les terres cultivées pour absorber le CO₂ présent dans l'atmosphère. Elle pourrait également être dissoute dans les océans, ce qui permettrait d'absorber davantage de CO₂ et de générer des roches carbonatées et silicatées, luttant ainsi contre l'acidification des océans.

D'autres stratégies d'émissions négatives sont encore plus agressives. Les roches étant l'un des plus grands réservoirs de CO₂ sur Terre, nous pourrions imiter et accélérer le processus. Au lieu de laisser le CO₂ issu de la combustion des carburants fossiles s'échapper dans l'air, nous pourrions le capturer et le dissoudre dans l'eau. Il pourrait ensuite être injecté dans le sous-sol, où il réagirait avec la roche volcanique et se minéraliserait. C'est la stratégie proposée par plusieurs entreprises, dont la société suisse Climeworks. Cette dernière dispose déjà d'une grande usine en Islande qui procède de la sorte.

Plus agressive encore est l'idée d'injecter des aérosols dans la stratosphère, afin de réduire la quantité d'énergie solaire qui atteint la Terre. Bien que cela semble être un projet énorme, la géo-ingénierie solaire serait en fait relativement bon marché et devrait être assez efficace, presque immédiatement. Le problème est qu'elle ne résout pas le problème car elle ne supprime pas le CO₂ présent dans l'atmosphère, et nous devons continuellement augmenter son déploiement au fil du temps pour maintenir le même niveau d'efficacité. La technologie s'attaque aux symptômes du changement climatique, mais pas à sa cause sous-jacente. Cela équivaudrait un peu à traiter une dépendance à l'héroïne avec des amphétamines. Le résultat final est deux dépendances au lieu d'une.

En résumé, nous entrons dans une nouvelle phase de notre relation avec la Terre et nous allons devoir évaluer une série de technologies et déployer de multiples stratégies

pour réduire le CO₂, avant de trouver des technologies alternatives à l'utilisation des combustibles fossiles dans la société actuelle.

Cette lutte pour sortir de la crise actuelle de la biodiversité pourrait faire naître une génération capable de regarder le monde avec des yeux plus clairs que ceux qui l'ont précédée ; capable de transcender l'isolement dans lequel l'humanité était enfermée à l'époque de la grande accélération due à son dérèglement ; une génération qui redécouvrira sa parenté avec les autres êtres. Il faut espérer que cette vision, à la fois nouvelle et ancienne, trouvera son expression dans un monde transformé et renouvelé. Ce qui est inquiétant, c'est que la grande accélération des activités humaines s'est produite après la sortie d'une crise internationale majeure, la Seconde Guerre mondiale. Nous devrions donc nous inquiéter de ce qui se passera après la crise Covid actuelle. Verrons-nous le même type de réponse économique stimulant une croissance énorme ?

COLLOQUE – ECOLOGICAL PRINCIPLES UNDERLYING ECOSYSTEM FUNCTION ON LAND AND IN THE OCEAN

Organisé par Chris Bowler au Collège de France le vendredi 7 mai, 2021.

To discuss the structuring of both terrestrial and marine ecosystems, including both the macro- and microscopic components, in terms of ecological and evolutionary principles, Biodiversity-Ecosystem Functioning, community and meta-community concepts, etc, with the aim being to contrast what we know of land ecosystems vs. ocean ecosystems, how knowledge from one can inform the other, what are the barriers and limits to this flow of information, and whether some aspects are likely to be fundamentally different between micro-/macro-organisms, and between land and sea.

- Andy Knoll (Harvard, États-Unis), Hélène Morlon (Paris), « *Ecosystem structure-function in the deep past* » ;
- Michel Loreau (SETE Moulis), Fernando Maestre (Alicante, Espagne), Nico Eisenhauer (Leipzig, Allemagne), Régis Ferrière (Arizona, États-Unis), « *Ecosystem structure-function in terrestrial ecosystems* » ;
- Xabier Irigoien (AZTI, Espagne), Sergio Vallina (Gijón, Espagne), Gérard Lacroix (Paris), Fabien Lombard (Villefranche), « *Ecosystem structure-function in marine and aquatic ecosystems* » ;
- Mike Harfoot (Cambridge, Royaume-Uni), « *General ecosystem models covering both land and sea* » ;
- Maurizio Ribera d'Alcala (Naples, Italie), « *Synthesis and discussion* ».

SÉMINAIRE (EN RELATION AVEC LE SUJET DU COURS)

Séminaire 1 – Étudier les changements en biodiversité dans un passé lointain

Hélène Morlon, directrice de recherche CNRS et responsable de l'équipe Modélisation de la biodiversité à l'Institut de biologie de l'ENS

Séminaire 2 – La structuration trophique de l'écosystème planctonique : prédominance des systèmes dominés par les prédateurs à l'échelle globale

Fabien Lombard, maître de conférences, Sorbonne Université