



## Le pari de la réconciliation

*Anne Teyssèdre et Denis Couvet,  
Département d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, MNHN*

---

Reconnaître la valeur économique de la biodiversité pour la préserver : cette idée incongrue, défendue par Edward Wilson dès 1992, a dans un premier temps suscité un lever de bouclier parmi les scientifiques, biologistes et économistes. Les premiers invoquant des raisons morales – « la nature n'a pas de prix », les seconds voyant là une utopie – « l'économie ne s'intéresse qu'aux ressources rares, ce qui n'est pas encore le cas de la biodiversité ». Avec le constat récent des exigences spatiales des espèces et des écosystèmes, mises à mal par notre propre espèce omniprésente, cette idée rallie depuis quelques années de plus en plus d'écologues et d'économistes de l'environnement.

Dominée par les populations humaines en expansion, aux besoins énergétiques et spatiaux élevés, la biodiversité terrestre s'érode actuellement à grande vitesse (voir chapitre 2). En préservant 10 à 20% de leurs territoires, quoiqu'il se passe dans les 80 à 90% restants, les gouvernements ont longtemps espéré sauvegarder une bonne partie de leur biodiversité. Lourde erreur : en 2001, l'américain Michael Rosenzweig a montré qu'une fraction donnée d'espaces protégés, au sein d'habitats humains inhospitaliers, ne peut héberger au plus, à terme, que la même fraction d'espèces inféodées à ces espaces ! (voir chapitre 2). Confiner la biodiversité dans 20% d'espaces protégés reviendrait donc à se croiser les bras en attendant une extinction massive causée par notre propre espèce !

Il est clair aujourd'hui, pour de nombreux écologues, que la biologie de la conservation doit élargir sa cible aux territoires habités ou exploités par les humains. Il faut « réconcilier » les habitats anthropisés, selon le terme de Rosenzweig (2001), pour y faire prospérer tout à la fois les humains et la biodiversité. Mais puisqu'il ne peut être question de demander aux premiers de se sacrifier pour le bien être d'autres espèces, l'unique solution consiste à associer la biodiversité au développement économique et social des populations humaines : l'écologie de la réconciliation se veut une stratégie gagnante pour les deux parties (Rosenzweig, 2003). Bref, la conservation doit aujourd'hui œuvrer au développement socioéconomique et écologique durable des régions.

Comment « réconcilier » les habitats ? De nombreuses tactiques et actions sont possibles (cf. Daily et Ellison, 2002 ; Rosenzweig, 2003). La plupart s'appuient sur le constat que l'avenir des sociétés humaines est lié à celui des écosystèmes qu'elles exploitent, et donc de la diversité des espèces qui constituent ces écosystèmes, puisque celle-ci joue un rôle primordial dans leur fonctionnement (Daily, 1997). Le principe conducteur général est d'utiliser une approche économique pour exploiter les écosystèmes sans les dégrader (Heal, 2000a).

## Biodiversité et économie

Dans une économie de marché, la valeur monétaire d'un bien ou d'un service dépend du rapport entre l'offre et la demande. Plus ce rapport est faible, plus le bien est rare sur le marché, et plus son prix est élevé. Si ce n'est au moyen d'une taxe imposée, les ressources abondantes et faciles d'accès ne peuvent avoir aucune valeur économique, et ceci quelle que soit leur importance pour notre espèce : c'est le cas de l'oxygène de l'air que nous respirons tous gratuitement, par exemple.

Les écosystèmes terrestres et marins, naturels ou modifiés par notre espèce, produisent de nombreuses ressources nécessaires aux humains que ceux-ci ne peuvent se procurer qu'en quantités limitées : poissons, mammifères sauvages ou domestiques, céréales, fruits, substances médicamenteuses, fibres d'usage textile, bois de chauffage, etc. Ces denrées limitées font depuis longtemps l'objet de transactions économiques.

Outre ces ressources valorisées et commercialisées - que les sociétés tentent aujourd'hui de gérer durablement avec plus ou moins de succès -, les écosystèmes fournissent également d'autres ressources, traditionnellement considérées comme abondantes et d'accès immédiat, et remplissent d'autres fonctions d'importance vitale pour notre espèce, classiquement ignorées des économistes : les forêts et le phytoplancton non seulement produisent de l'oxygène et des nutriments, mais aussi capturent le gaz carbonique émis par la respiration des êtres vivants et la combustion des carburants fossiles, stabilisant ainsi le climat. Les communautés vivantes des sols combattent l'érosion, entretiennent la fertilité des sols et purifient l'eau. De nombreux insectes pollinisent les plantes, notamment cultivées ; beaucoup d'oiseaux dispersent les graines des plantes et/ou contrôlent les insectes phytophages, etc.

Ressource moins vitale, sans doute, la proximité de paysages naturels ou semi-naturels, riches en espèces végétales et animales, est généralement appréciée des humains si ce n'est nécessaire à leur épanouissement.

Tant que ces " bienfaits de la nature " semblaient inépuisables, ils ne pouvaient avoir aucune valeur économique. Du fait de l'impact croissant de notre espèce sur l'environnement, certaines de ces ressources et de ces fonctions sont devenues limitantes : leur maintien relève aujourd'hui du service économique.

Pour favoriser l'approche économique de la biodiversité, des écologues américains ont baptisé « biens » et « services » respectivement les ressources et les fonctions écologiques limitantes des écosystèmes exploitées par les humains, qu'elles soient nécessaires à leur survie ou seulement utiles à leur bien être (cf. Daily 1997 ; premier inventaire des « fonctions de service public » par Hordren & Ehrlich, 1974). Certains économistes, dont Geoffrey Heal (2000 a), ont adopté cette terminologie, tandis que d'autres s'y refusent, y voyant un anthropomorphisme : les écosystèmes n'étant pas des agents économiques, il ne peut être question de leur attribuer des « biens » ou des « services ». Il y a là un malentendu : Pour G. Daily comme pour G. Heal, les écosystèmes ne sont clairement pas des agents économiques mais écologiques : ils fournissent aux hommes des « services écologiques » limités qui, entre les mains de ces derniers, peuvent acquérir une valeur économique. Plus explicitement, le

maintien par des humains de l'intégrité d'une fonction écologique utile et limitante remplie par un écosystème – le maintien d'un « service écologique » rare, en d'autres termes - relève du service économique.

Lorsque le service écologique demandé à un écosystème excède sa capacité de fonctionnement, celui-ci devient inopérant. Il faut alors choisir entre 1) concevoir, construire et entretenir à grands frais un système artificiel équivalent, 2) remettre en état l'écosystème perturbé. La deuxième option, incontestablement la meilleure pour l'environnement, peut aussi être la plus économique. Dès 1996, privée d'eau potable par la pollution agricole des collines surplombant son bassin versant (Catskills), la ville de New York s'est vue confrontée à un tel choix. Sans hésiter, elle a décidé de restaurer les écosystèmes des Catskills pour un coût six fois inférieur à celui d'une énorme installation de traitement des eaux. Ce fut la première démonstration, spectaculaire, de l'importance économique des services écologiques ! (Chichilnisky et Heal, 1998)

Restaurer un écosystème surexploité, c'est très bien, mais la meilleure stratégie consiste à l'exploiter en deçà de ses limites : c'est une stratégie de développement durable. Pour bénéficier durablement de l'ensemble des « biens » et « services » écologiques, par définition limités, fournis par un écosystème exploité, il faut prendre en compte dans sa gestion économique tous ces biens et services, ainsi bien sûr que les dommages qui leur sont infligés.

## **Identification et mesure des biens et services fournis par les écosystèmes**

Dans cette étape, il est important d'identifier de nombreux biens et services écologiques, qu'ils soient vitaux, utiles ou simplement appréciés par les hommes, dans le but de les conserver.

Pour identifier et mesurer les biens et services écologiques fournis par un écosystème exploité, il faut analyser le fonctionnement de cet écosystème en relation avec les populations humaines qui l'exploitent. Dans cette analyse, écologues, économistes et sociologues doivent associer leurs compétences.

Il faut notamment préciser, dans l'ensemble des produits et fonctions limités fournis par l'écosystème, quels sont les « biens et services » effectivement appréciés et/ou exploités, ou potentiellement exploitables par les populations humaines, seuls susceptibles d'acquérir une valeur économique. Parce que l'utilisation par les humains de potentielles ressources écologiques dépend largement de variables culturelles telles que les coutumes alimentaires, les technologies, les activités de loisirs ou l'artisanat, l'identification des biens et services effectifs ou potentiels nécessite la collaboration d'écologues et de sociologues.

Il faut en outre identifier et analyser, à l'échelle locale et régionale, les éventuels antagonismes entre les services effectifs ou potentiels rendus par les écosystèmes, selon les intérêts des différents usagers. L'analyse du fonctionnement de l'écosystème en relation avec les hommes qui les exploitent relève de la bioéconomie, et requiert une approche pluridisciplinaire.

Depuis quelques années, à l'instigation de l'écologue américain Harold Mooney, plusieurs centaines de chercheurs de 70 pays ont entrepris une vaste enquête sur l'état des écosystèmes terrestres et marins en relation avec les sociétés humaines, à l'échelle locale et régionale : le Millenium Ecosystem Assessment (2000, voir aussi Mooney et al., 2003). Il s'agit plus spécifiquement d'évaluer et d'analyser la contribution actuelle des services écologiques aux sociétés humaines, aux plans économique, social, culturel et sanitaire, dans le but à la fois de préserver ces services et de soutenir le développement harmonieux des sociétés. Publiés en 2005, les premiers résultats de cette enquête mondiale écologique, économique et sociale sont alarmants : environ 60% des services examinés sont dégradés ou surexploités (MEA, 2005).

## **Quelle valeur accorder aux biens et services écologiques ?**

En économie, les « externalités » sont les effets, sur la dynamique d'un système, d'activités non prises en compte dans sa gestion économique. La pollution des nappes phréatiques, des cours d'eau et du littoral par les engrais agricoles déversés en excès, non comptabilisée dans un grand nombre de pays par exemple. Positifs ou négatifs, la gestion optimale de tout système économique doit prendre en compte ces effets, les « internaliser ». L'exploitation durable d'un écosystème doit donc intégrer les externalités positives liées au soutien des biens et services écologiques, ainsi que les externalités négatives liées aux atteintes à ces services. C'est le principe bien connu du pollueur payeur. Mais quelle valeur accorder à ces biens et services ?

Depuis les années 1990, de nombreux chercheurs ont tenté d'estimer la valeur économique des services écologiques dans le but de les conserver. Puisque la valeur sur le marché d'un objet quelconque dépend de son abondance et de la demande, bien plus que de son utilité – songez au coût exorbitant d'un tableau de Picasso ou d'un rubis -, le « prix » d'un bien ou d'un service ne peut être estimé que pour une petite quantité de ce service, délivré dans des conditions d'abondance et d'accessibilité données : on parle dans ce cas de « coût marginal ». Il est impossible d'estimer le coût total de l'ensemble des services fournis aujourd'hui par les écosystèmes, par exemple.

Pour estimer ce coût marginal, les économistes ont utilisé diverses méthodes, selon le service considéré : mesures indirectes du coût sur le marché ; évaluation du coût évité par la mise en place d'une technologie de remplacement (exemple des Catskills vu plus haut) ; évaluation des dommages financiers liés aux externalités négatives, estimation du coût total de déplacement de visiteurs, etc.. Pour des raisons variées, les méthodes utilisées et les résultats obtenus ont rarement fait l'objet de consensus parmi les spécialistes. Mais ces difficultés d'évaluation économique ne constituent pas un écueil insurmontable : le but est de valoriser les services des écosystèmes, non pas de mesurer leur valeur économique actuelle !

Même dans le cas idéal où elle serait correctement évaluée, la valeur économique mesurée d'un service écologique peut être inférieure à la valeur qu'on doit lui accorder pour la protéger.

Dans un article récent, Olivier Godard (2004) montre qu'il ne suffit pas d'intégrer les externalités négatives liées à la dégradation d'un agrosystème (ou de tout autre écosystème exploité) dans sa gestion économique pour prévenir cette dégradation : il faut en outre prendre en compte les exigences de « reproduction » de cet agrosystème, qui dépendent de sa résistance aux perturbations (résilience).

Dans un article clair et stimulant sur ce sujet, Geoffrey Heal (2000b) a montré que l'évaluation économique des services écologiques est non seulement rarement satisfaisante, mais qu'elle n'est ni nécessaire, ni suffisante pour les conserver. Pour préserver une ressource ou un service limité, il faut non pas estimer son prix actuel implicite sur le marché, mais lui attribuer une valeur économique suffisante pour inciter les humains à le conserver, au moyen de subventions par exemple. En bref, les évaluations économiques des services écologiques et de la biodiversité ne doivent être que des outils d'aide à leur valorisation.

### **Comment valoriser les biens et services écologiques ?**

Après avoir identifié, et si possible évalué grossièrement au plan économique, les biens et services écologiques (effectifs ou potentiels) fournis par un écosystème exploité, les scientifiques – écologues, agronomes, sociologues et économistes de l'environnement – peuvent proposer des mesures environnementales et/ou élaborer des scénarios de développement économiques impliquant leur valorisation, au bénéfice de la biodiversité et des populations humaines. Dans ces scénarios, la priorité va bien sûr au maintien des services écologiques nécessaires à la survie des hommes : purification de l'eau, entretien des sols, etc. Ainsi, l'étude du fonctionnement des écosystèmes en relation avec les activités humaines génère notamment une « ingénierie des écosystèmes » qui doit permettre aux sociétés de restaurer fonctionnellement les écosystèmes dégradés (Palmer et al., 2004).

Pour valoriser les biens et services écologiques au plan économique, plusieurs méthodes sont possibles. D'une part, au niveau des gouvernements ou des collectivités :

- Subventionner le soutien de biens et services écologiques. Exemples : subventionner la présence d'espèces rares (Endangered Species Act aux USA), les pratiques agricoles peu polluantes, le stockage du carbone dans les arbres, etc. Subventionner également les recherches, l'éducation et la diffusion des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes, les biens et services écologiques et les enjeux de leur conservation.

- Taxer les atteintes à ces biens et services. Exemples : taxer le déversement d'engrais ou d'autres substances toxiques dans les sols (Texas) ; taxer les hydrocarbures (nombreux pays)...

- Créer ou encourager de nouveaux marchés impliquant ces biens et services, au bénéfice de la biodiversité et des sociétés humaines. Exemples : autorisation aux paysans, par le gouvernement péruvien, d'exploiter et de commercialiser la laine de vigogne naguère en voie d'extinction (cela bénéficie non seulement aux paysans et aux vigognes, mais à l'habitat régional) ; marché de crédits « pics à tête blanche » (une espèce rare inféodée aux forêts de

pins des sables), aux USA ; marché de permis d'émission de carbone (projet conditionné par la ratification du protocole de Kyoto), etc. (cf. Daily & Ellison, 2002).

Bien entendu, subventions et taxes peuvent être combinées pour conserver les mêmes biens et services. C'est ainsi qu'au Costa Rica, les taxes sur l'agriculture servent à subventionner la reforestation et le maintien des forêts, au titre des divers services fournis par ces dernières aux agriculteurs : alimentation en eau des terres en aval, purification de l'eau et stabilisation du climat en particulier (cf. Janzen, 2000).

Les collectivités publiques, entreprises et personnes privées peuvent également contribuer à la conservation des écosystèmes en valorisant des biens et services écologiques habituellement ignorés dans les transactions économiques. Exemple : la prise en compte des risques d'inondation par les compagnies d'assurances (USA) favorise la conservation des zones humides. Elles peuvent également œuvrer à la valorisation sociale de ces biens et services, qui favorise leur valorisation économique, notamment par l'information et l'éducation.

Pour illustrer leur texte sur « les valeurs de la Nature et la nature des valeurs » Gretchen Daily et ses collaborateurs (2000) ont présenté le bilan économique hypothétique d'une entreprise agricole australienne en 2020, exploitant blé, moutons et forêt. Nous reprenons ce tableau ci-dessous pour sa valeur didactique :

<b>Biens et services de l'écosystème exploité</b>	
<b><i>Bien ou service</i></b>	<b><i>Part du chiffre d'affaire (%)</i></b>
Blé	40
Laine	15
Bois	10
Biodiversité	5
Filtration de l'eau	15
Séquestration du carbone	7.5
Contrôle de la salinité des sols	7.5

Pris en compte – comme les auteurs l'espèrent – par l'économie australienne en 2020, les quatre derniers services pourraient totaliser 45% du chiffre d'affaire d'une telle entreprise..., ce qui devrait permettre de préserver le fonctionnement de l'écosystème.

## **Comment limiter l'exploitation d'une ressource collective**

Pour exploiter durablement une ressource renouvelable, il faut limiter les prélèvements annuels de cette ressource en deçà de sa production annuelle. En particulier, pour « ponctionner » durablement une population animale ou végétale cible, il faut prélever chaque année, au maximum, le nombre de nouveaux individus d'une certaine classe d'âge produits (« recrutés ») annuellement.

Aujourd'hui, étant donné la densité élevée des populations humaines, l'exploitation collective de ressources biologiques limitées telles que des poissons ou du gibier doit s'appuyer sur des études de dynamique des populations et des communautés, dans le but de déterminer les conditions optimales d'exploitation et de fixer l'effectif annuel maximum des prélèvements.

Ces données connues, il faut réglementer strictement l'accès à cette ressource pour éviter une surexploitation collective. L'accès doit être réservé à un nombre connu d'exploitants, bénéficiant chacun d'une licence nominative lui donnant le droit de prélever au maximum une certaine quantité (quota) de la ressource.

En rupture avec la surpêche qui a sévi au 20e siècle sur l'ensemble des mers du globe, et qui cause la disparition actuelle généralisée des « stocks » de poissons et des réseaux trophiques (cf. Pauly 1998, et chapitre 3), certains états comme la Nouvelle Zélande ont récemment institué un mode de gestion durable des pêches basé sur l'attribution de « quota individuels transférables » (ITQ en anglais), qui comme leur nom l'indique peuvent être vendus entre pêcheurs.

## **Conclusion**

Œuvrer efficacement pour le maintien des biens et services fournis aux hommes par les écosystèmes, c'est très bien, mais cette stratégie utilitariste pourra-t-elle sauver une fraction significative des millions d'espèces aujourd'hui menacées par les hommes (voir chapitre 2) ?

En théorie, oui. Chaque service écologique, l'épuration de l'eau par exemple, est assuré non pas par une seule ou un petit nombre d'espèces, mais par un réseau de nombreuses espèces interconnectées par des relations de prédation, compétition, mutualisme, commensalisme, etc.. De même, chaque espèce exploitée ou appréciée des hommes ne vit que grâce à la présence de nombreuses autres espèces, peu ou pas connues. C'est pourquoi préserver un service écologique ou une espèce, c'est soutenir avec lui ou elle quantité d'autres espèces et d'autres fonctions, moins valorisées (voir notamment Rosenzweig, 2003). Et chaque écosystème fournit à lui seul bon nombre de biens et de services (cf. Daily, 1997). En outre, la stabilité, la résilience et la productivité des écosystèmes augmentent avec leur richesse en espèces (Tilman, 1997) : pour bénéficier durablement des ressources qu'ils dispensent, il faut en ménager la biodiversité.

Bref, l'approche fonctionnelle de la conservation des écosystèmes converge avec l'approche plus structurelle de Rosenzweig. La clé est de définir et de valoriser au plan économique une grande variété de « biens » et de « services » écologiques, impliquant des réseaux d'espèces nombreux, pour œuvrer à leur conservation. Cette approche peut être mise en place dans les projets actuels de développement durable respectueux de l'environnement, tels que les réserves de biosphère ou le réseau Natura 2000 (voir le texte de Catherine Cibien sur les réserves de biosphère). Et c'est vraisemblablement dans cette optique que de nombreux scientifiques collaborent aujourd'hui au Millenium Ecosystem Assessment (op. cit.).

D'une manière plus générale, la « réconciliation des habitats » (ou l'aménagement des territoires en d'autres termes) doit s'appuyer sur une approche prospective du système Homme-Biodiversité intégrant des variables écologiques, économiques et sociales. Ceci pour évaluer et suivre l'état de la biodiversité et des services écologiques associés, identifier les principales pressions environnementales (aux différentes échelles spatiales), proposer des réponses et des scénarios de développement acceptables au plan économique et social, puis mesurer l'efficacité des actions entreprises. Plusieurs centres de recherche américains et européens, dont le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux au Muséum, se sont d'ores et déjà lancés dans cette entreprise. Les premières analyses confirment les rôles prépondérants de l'agriculture intensive et du réchauffement climatique dans l'érosion de la biodiversité des pays considérés (Donald et al., 2001 ; Benton et al. 2003 ; Julliard et al. 2004) : il est urgent d'intégrer l'économie dans l'aménagement des territoires.

Bien sûr, et fort heureusement, les scientifiques n'ont aucun pouvoir de décision en la matière: leurs recherches ne peuvent déboucher que sur des propositions écologiques et économiques à l'intention des décideurs et usagers. C'est pourquoi la concertation entre chercheurs et gestionnaires, ainsi que l'information des usagers, doivent aujourd'hui devenir deux priorités dans l'aménagement des territoires et la « réconciliation » des habitats anthropisés.

*Repris et actualisé du texte du même nom d'A. Teyssède et D. Couvet, paru dans « Biodiversité et changements globaux : Enjeux de société et défis pour la recherche », rédigé sous la direction de R. Barbault et B. Chevassus et coordonné par A. Teyssède, ADPF, déc. 2004.*

## **Bibliographie**

- BENTON T.G., VICKERY J.A. & WILSON J.D., 2003. « Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ? », *Trends in Ecology and Evolution* 18, p. 182-188.
- CHICHILNISKY G. & HEAL G., 1998. « Economic returns from the biosphere », *Nature*, 391, pp. 629-630.
- DAILY G.C. (ed.), 1997. *Nature's Services : Social dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington D.C., 393 p., ISBN 1-55963-475-8.
- DAILY G.C., SOEDERQVIST T. & ANIYAR S., 2000. "The value of nature and the nature of value", *Science*, 289, pp. 395-396.
- DAILY G.C. & ELLISON K., 2002. *The new Economy of Nature*. Island Press, Washington D.C., 260 p., ISBN 1-55963-945-8.
- DONALD P.F., GREEN R.E. & HEATH M.F., 2001. « Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations », *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268, pp. 25-29.
- GODARD O., 2005. « La pensée économique face à la question de l'environnement », in *Leçons de Philosophie économique*, n°2 : Economie normative et philosophie morale. Paris, Economica.



- HEAL G. (2000a). *Nature and the market place*. Island Press, Washington D.C..
- HEAL G. (2000b). « Valuing ecosystem services », *Ecosystems*, 3, pp. 24-30.
- HOLDREN J. & EHRLICH P., 1974. « Human population and the global environment », *American Scientist*, 62, pp. 282-292.
- JANZEN D.H., 2000. « Costa Rica's area de Conservacion Guanacaste : a long march to survival through non damaging biodevelopment », *Biodiversity*, 2, pp.7-20.
- JULLIARD R., JIGUET F. & COUVET D., 2004. « Common birds facing global changes : what makes a species at risk ? », *Global Change Biology*, 10, pp. 148-154.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (ouvrage collectif), 2000. *Ecosystems and human well being : a framework for assessment*. New York, Island Press.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (ouvrage collectif), 2005. *Ecosystems and human well being : a synthesis*. New York, Island Press.
- MOONEY H.A., CROPPER A. & REID W., 2004. « The millennium ecosystem assessment : what is it all about ? », in *Trends in Ecol. Evol.*, 19, pp. 221-224.
- PALMER M., BERNHARDT E., CHORNESKY E. et al., 2004. « Ecology for a crowded planet », in *Science*, n°304, p. 1251-1252.
- PAULY D., CHRISTENSEN V., DALSGAARD et al., 1998. « Fishing down marine food webs », in *Science*, n°279 : 860-862.
- ROSENZWEIG M.L., 2001. « Loss of speciation rate impoverish future diversity », in *Proc. Nat. Acad. Science USA*, n°98, p. 5404-5410.
- ROSENZWEIG M.L., 2003. *Win-Win Ecology*. Oxford University Press, Oxford – New York, ISBN 0-19-515604-8, 211p.
- TILMAN D., 1997. « Biodiversity and ecosystem functioning », in *Nature's Services : Social dependence on natural ecosystems*, G. Daily ed. Island Press, Washington D.C., p.93-112.
- WILSON E.O., 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Harvard. Traduction française par M. Blanc : *La Diversité de la Vie*, éd. Odile Jacob, Paris, 1993, 496 p., ISBN 2-7381-0221-2.