



Transcription des éléments essentiels de l'article

Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change

Les réserves marines peuvent atténuer les effets du changement climatique et favoriser l'adaptation des écosystèmes et des populations.

Apports de l'article de C.M. Roberts *et al.*

Callum M. Roberts, Bethan C. O'Leary, Douglas J. McCauley, Philippe Maurice Cury, Carlos M. Duarte, Jane Lubchenco, Daniel Pauly, Andrea S'aenz-Arroyo, Ussif Rashid Sumaila, Rod W. Wilson, Boris Worm, and Juan Carlos Castilla
PNAS 114, 6167-6175, 2017

Même si l'accord de Paris porte complètement ses fruits et que nous arrivons à une réduction drastique des émissions limitant le réchauffement climatique à 1,5°C à l'horizon 2100, les effets bénéfiques ne se feront sentir que dans une cinquantaine d'années et dans la période intermédiaire, les impacts sur la biodiversité continueront à augmenter tandis que diminueront les services écosystémiques associés.

Depuis plusieurs dizaines d'années, de nombreuses études révèlent que les réserves marines sont un outil efficace et peu coûteux pour restaurer les habitats, les stocks de poissons et conserver la biodiversité, mais ces études révèlent aussi que ceci n'est vrai que dans certaines conditions. Un des déterminants est le niveau de protection : les réserves intégrales où aucune activité extractive n'est autorisée et les zones fortement protégées où ne sont autorisées que des activités de pêches limitées et mettant en œuvre des méthodes à faible impact sont les seules à garantir ces bénéfices. Pour l'instant les objectifs internationaux de protection de 10% des océans sont loin d'être atteints. En 2015 seuls 3,5% des océans étaient couverts par une protection dont 1,6% en réserve intégrale ou quasi intégrale. Par ailleurs, les scientifiques estiment qu'il faudrait en réalité protéger environ 30% du domaine marin pour préserver durablement l'ensemble de la biodiversité marine.

Pour que ces zones soient un outil efficace pour faire face aux impacts du changement climatique, il faut créer des sites protégés bien gérés, socialement acceptables et dotés de financements durables. En effet, les aires marines protégées ne peuvent à elles seules permettre d'atteindre les objectifs mondiaux pour la gestion de la biodiversité marine et les pratiques raisonnées de gestion des pêches seront également nécessaires dans les 70 à 90% des océans susceptibles de rester ouverts à la pêche à moyen terme.

La compréhension du rôle des réserves marines dans l'adaptation et l'atténuation du changement climatique est plus récente, mais pourrait permettre de sensibiliser les décideurs à l'importance d'une protection renforcée.

Les questions posées par Roberts *et al.* sont de deux ordres, d'une part, quel rôle jouent les AMP pour aider les écosystèmes marins et les populations concernées à s'adapter aux cinq principaux

impacts du changement climatique et quelle est la meilleure stratégie pour établir des aires marines protégées qui maximisent un tel rôle et, d'autre part comment les réseaux d'aires marines protégées peuvent participer à l'atténuation des effets du changement climatique.

Adaptation au changement climatique

Lutte contre l'acidification des océans

Les océans absorbent environ 1/3 des émissions anthropiques de CO₂, ce qui a entraîné une augmentation de l'acidité des zones de surface de 26% en moyenne depuis l'ère préindustrielle. Par ailleurs, cette acidité devrait augmenter de 100% ou plus d'ici 2100 si aucun effort n'est réalisé. Or, les travaux expérimentaux, théoriques et géologiques montrent que l'acidification est une des menaces majeures qui pèse sur la biodiversité marine, notamment les coraux. Peu d'études de terrain toutefois démontrent les effets de l'acidification sur les organismes calcifiants, mais les effets combinés de l'acidification et de l'augmentation de température des océans sont probables : des déclinés ont déjà été documentés pour certains groupes comme les mollusques, les coccolithophores, les coraux ou les algues calcaires.

Les zones littorales humides (mangroves, marais, herbiers) ont une forte activité photosynthétique qui participe à l'utilisation du CO₂. Ces zones constituent donc des refuges pour les organismes calcifiants et contribuent à lutter contre l'acidification. Ces zones sont aujourd'hui très menacées, et sont en réduction. Leur protection au sein d'aires marines limitant les activités humaines telles que le développement côtier et celui de l'aquaculture est essentielle.

Les réserves marines ont également la capacité de restaurer les populations de poissons téléostéens méso-pélagiques qui jouent un rôle majeur dans le cycle du carbone inorganique : le calcium et une partie du magnésium ingérés par ces poissons est précipité en carbonate dans leurs intestins et excrété sous forme cristaux de calcite de magnésium (high-Mg calcites). Le relargage de ces cristaux se fait principalement à proximité de la surface à la faveur des déplacements verticaux de ces animaux (du fonds vers la surface). Les cristaux se dissolvent ensuite rapidement et diminuent l'acidité à la surface plus vite que ne le font la calcite et l'aragonite provenant des coccolithophores, foraminifères et coraux. L'accumulation de ces cristaux de magnésium et de calcite dans les sédiments agit comme une première ligne de défense contre la diminution de l'état de saturation de l'eau de mer qui induit les décalcifications. Ces espèces ont donc des effets biochimiques et biologiques importants d'autant qu'ils représentent la plus grande population de vertébrés du monde et qu'ils contribuent aussi au transfert du carbone de la surface vers les profondeurs par leurs déplacements quotidiens. Les réserves marines, notamment en haute mer sont essentielles pour préserver ces espèces migratrices et maintenir leur rôle dans les cycles biogéochimiques.

Augmentation du niveau de la mer

L'augmentation de température induit la fonte des glaces. Ce phénomène a contribué à une augmentation du niveau de la mer de 19 cm depuis 1900 et devrait, selon les prévisions du GIEC, atteindre 82cm en 2100, générant des impacts multiples sur les populations littorales.

Lorsqu'elles sont intactes et protégées via une aire marine, les zones humides côtières, les vasières et les récifs offrent aux infrastructures et zones anthropisées une protection contre cette augmentation du niveau de la mer. Les aires marines protégées régulent en effet les menaces telles que la surexploitation des milieux, le développement côtier ou le dragage non durables. Ces zones constituent des tampons qui présentent également un autre avantage par rapport aux dispositifs de protection artificiels, car leur niveau augmente également dès lors que l'accumulation naturelle de

biomasse en provenance des terres ou de leur propre production n'est pas freinée par les infrastructures ou les activités humaines, ils sont donc plus à même de mieux répondre à l'augmentation relative du niveau de la mer sur le long terme.

Intensification des événements climatiques extrêmes

Le réchauffement des océans induit une augmentation de l'intensité des tempêtes et de leur distribution latitudinale. Les écosystèmes côtiers fonctionnels et protégés atténuent les effets des tempêtes et les risques d'inondation. Les zones humides absorbent l'énergie des vagues, stabilisent les rivages et stockent les sédiments plus efficacement que les mêmes zones dégradées ou fragmentées. Leur restauration après ces événements extrêmes est également plus rapide ce qui bénéficie aux sociétés qui en dépendent pour leur subsistance. Les efforts de restauration qui suivent les désastres sont coûteux et la protection de zones tampons est souvent moins coûteuse sur le long terme que la restauration des écosystèmes ou les solutions issues de l'ingénierie.

Changement dans la répartition des espèces

L'augmentation de température et le changement de salinité des océans polaires modifient les courants, ce qui induit un bouleversement dans la répartition et l'abondance de la biodiversité mondiale qui se redistribue progressivement vers les zones plus tempérées, désertant les zones tropicales ou sub-tropicales. Les déplacements moyens des espèces marines sont estimés à 72km en général vers le nord par décade (+/- 13,5 km).

Le phytoplancton, à la base des chaînes alimentaires, réagit lui aussi aux changements globaux (réchauffement, acidification, stratification des nutriments de l'eau).

Les aires marines protégées procurent des zones refuges pour les espèces incapables de migrer comme les écosystèmes coralliens. En augmentant les capacités de reproduction, elles accroissent aussi le potentiel écologique de dispersion des espèces, améliorent la connectivité entre les populations, diminuent les risques de disparition de celles-ci et augmentent leur résilience au stress. Par la régulation des prélèvements, elles augmentent la diversité génétique ainsi que la taille des populations et facilitent ainsi l'adaptabilité et la résilience de celles-ci. Beaucoup de travaux de recherche portent sur la manière d'améliorer la pertinence des réseaux d'aires marines pour prendre le mieux possible en compte les changements d'aires de distribution des espèces marines.

Diminution de la production et de la disponibilité de l'oxygène – baisse de la productivité primaire océanique

La température moyenne de l'océan de surface a augmenté de 0,9°C entre 1901 et 2012, or la température a une incidence sur les taux de photosynthèse, le métabolisme des êtres vivants et les interactions prédateur-proie. Tous ces phénomènes sont susceptibles de réduire le rapport entre les biomasses végétales et animales avec des incidences substantielles sur la dynamique des réseaux trophiques.

Le réchauffement de la surface de la mer augmente, par des phénomènes physico-chimiques, la stratification des eaux, le mélange et la disponibilité des nutriments et la productivité primaire. Les chercheurs qualifient ces effets de « déserts océaniques ». Les effets sont déjà visibles dans le Pacifique et l'Atlantique où de tels « déserts océaniques » pauvres en nutriments ont vu leur surface s'accroître de 15% entre 1998 et 2006. La productivité globale de l'océan a diminué de plus de 6% depuis les années 1980. Cette stratification est croissante et devrait engrainer une diminution de la teneur en oxygène de l'océan, comme le montre l'accroissement des événements hypoxiques et anoxiques et les mortalités massives associées. Ces phénomènes combinés de réchauffement de

l'océan, diminution de l'oxygène et, raréfaction des nutriments en surface concourent à la diminution de la masse de phytoplancton.

La productivité des activités de pêche devrait décliner consécutivement au réchauffement de l'océan, à la diminution de l'oxygène dissous, à la raréfaction des nutriments en surface, à la diminution de la biomasse phytoplanctonique, aux changements dans la distribution et d'abondance des espèces et à l'acidification.

Ces perturbations peuvent altérer les temps de développement et générer des incompatibilités entre les stades de développements et les sources de nourriture, en plus d'induire des réductions de la taille des poissons.

Il faut ici garder à l'esprit le fait que les Humains ont déjà réduit la productivité secondaire de l'océan bien en dessous de son potentiel en réduisant l'abondance des espèces marines.

Les réserves marines gérées de manière efficace pourront contribuer à atténuer tous ces phénomènes. Elles jouent un rôle majeur en contribuant à la gestion des pêches, à la reconstitution des stocks exploités et des habitats dégradés, à l'augmentation de la reproduction et en facilitant le réapprovisionnement des zones de pêche. En augmentant les éventails d'âge des populations, ces aires protégées réduisent la variabilité spatiale et temporelle du rétablissement des populations et en augmentent la résilience. La dispersion des stades juvéniles et adultes originaires des réserves s'étend généralement à plusieurs kilomètres de celles-ci et la dispersion des oeufs et des larves peut s'étendre de dizaines à plus de 100 kilomètres des aires protégées. La protection des pépinières situées dans les zones humides côtières peut faciliter la réalisation des cycles de vie qui nécessitent de multiples habitats et contribuer ainsi à améliorer la pêche.

Ces effets peuvent accroître la sécurité alimentaire et la prospérité, en particulier dans les pays en développement, et peuvent compenser les baisses prévues de la productivité des océans et des pêches.

Un second rôle peu connu des poissons est lié à leur excrétion à un taux élevé au niveau des branchies d'ammoniac et d'ammonium, les formes les plus disponibles d'azote, un processus de recyclage des nutriments essentiel à la productivité primaire marine. Les zones en surpêche recyclent quatre à cinq fois moins d'azote que les zones préservées. Les aires marines, en réduisant les prélèvements de poissons favorisent donc la production primaire.

Effets cumulés et conclusion sur le rôle des aires protégées en termes d'adaptation au changement climatique

Les écosystèmes océaniques soumis à de fortes pressions anthropiques sont plus vulnérables aux effets du changement climatique. Ces derniers peuvent en effet être additifs, antagonistes ou synergiques et être aggravés par d'autres facteurs tels que la surpêche, l'altération des habitats et les phénomènes d'eutrophisation.

Les mesures de protection contre les dommages et les dégradations limitent les stress anthropiques directs et permettent ainsi une meilleure résilience des écosystèmes, une restauration de la biodiversité (en abondance, biomasse, diversité, capacité reproductive) et de la complexité de leurs habitats et donc une meilleure capacité pour les sociétés côtières à s'adapter aux conséquences du changement climatique dont les aires marines auront aussi réduit les effets, comme cela est démontré dans la seconde partie de cette publication par les auteurs.

Les réserves marines augmentent la probabilité de survie et la capacité des espèces à s'adapter aux conditions changeantes et aux mortalités de masses en préservant des populations plus diversifiées, et en protégeant des animaux de plus grande taille et plus féconds, ce qui facilite les recolonisations.

Par ailleurs, en protégeant les populations de prédateurs, les aires protégées permettent aussi la régulation des proies et atténuent leurs dégâts sur les écosystèmes.

Elles jouent également un rôle sanitaire en améliorant la qualité de l'eau, en favorisant le recyclage des éléments nutritifs, ce qui peut réduire la diffusion ou la gravité de certaines épidémies

Néanmoins les réserves ne sont qu'un des outils d'adaptation et d'atténuation des effets du changement climatique. Les espèces marines très mobiles ou migrantes jouent aussi un rôle essentiel dans la régulation des proies et dans les grands cycles biogéochimiques, comme vu plus haut. Les aires protégées jouent un rôle crucial dans le cas des prédateurs marins supérieurs très mobiles en constituant des liens entre les différents écosystèmes (systèmes pélagiques et récifaux profonds ou non). Ces espèces de prédateurs participent ainsi à la stabilité globale de l'écosystème marins, cruciale dans la lutte contre les effets du changement climatique.

Atténuation du changement climatique

Séquestration et stockage du carbone

Les océans jouent un rôle crucial dans la régulation du climat par leur fonction de puits de carbone, or les changements attendus dans les cycles biogéochimiques devraient diminuer cette capacité de stockage.

Les zones humides côtières participent pour plus de 50% au stockage du carbone dans les sédiments alors qu'elles n'en occupent que 0,2% de la surface. Ces zones détiennent un des plus larges stocks de carbone de la biosphère ; consécutivement des perturbations, même minimales, peuvent désorganiser gravement les flux de carbone, notamment par le relargage atmosphérique induit par la perte de végétation. Par ailleurs, les mangroves, les herbiers et les marécages constituent un continuum d'habitats intertidaux capables de séquestrer de larges quantités de carbone. Les réserves marines ne sont pas les seuls outils de préservation de ces milieux, mais elles contribuent à la connectivité des écosystèmes, à l'absence de déstockage du carbone et à l'atténuation des perturbations anthropiques.

Les animaux jouent aussi de rôles cruciaux dans les processus biogéochimiques. A ce titre, leur protection ciblée est essentielle. Les dégradations de la chaîne trophique (par l'exclusion des prédateurs) qui apparaissent rapidement en dehors des zones protégées entraînent une augmentation non contrôlée des herbivores et une surconsommation des algues qui déstabilisent le cycle du carbone, notamment son stockage dans la biomasse. De cette façon, les aires marines qui concourent à préserver les prédateurs améliorent aussi la séquestration du carbone.

Bien que la calcification dans l'intestin des poissons téléostéens participe de façon importante au cycle du carbone inorganique dans l'océan, sa contribution à la séquestration du CO₂ atmosphérique est encore mal évaluée en raison du manque d'information sur les équilibres entre le carbone inorganique et le carbone organique fécal. Les réserves marines, en participant à la restauration des stocks de poissons et de coquillages, activent néanmoins la séquestration du carbone via l'augmentation induite de l'excrétion de l'azote. Ce domaine est un champ émergent de recherche qu'il conviendrait d'explorer pour améliorer la connaissance sur ces interactions.

Le chalutage et autres méthodes de pêche mobiles participent à la remise en suspension du carbone sédimentaire et modifient les communautés benthiques. Or, lorsqu'ils sont suffisamment abondant, les invertébrés bivalves qui filtrent l'eau et se nourrissent de plancton améliorent ainsi la pénétration de la lumière qui stimule la photosynthèse (ils peuvent retirer de l'eau 60 à 90% des matières en suspensions). Ces organismes filtreurs participe également au flux de carbone organique dans la colonne d'eau du fond à la surface. La protection contre les méthodes de pêche hauturière intensive facilitera la protection de ces espèces et améliorera l'absorption du carbone par les écosystèmes des fonds marins et préviendra le déstockage à partir des sédiments. Une autre menace est l'exploitation minière des fonds marins (1 millions de kilomètres carrés sont inscrit dans les contrats miniers), les dragages profonds remobiliseront le carbone sédimentaire avec des conséquences inconnues sur la dynamique du carbone dans l'océan. Les réserves marines de haute mer notamment peuvent devenir un outil pour gérer ses impacts.

Les aires marines protégées sont une police d'assurance pour les sociétés humaines

Il est difficile de prédire le devenir des océans sous l'influence des pressions anthropogéniques.

Les aires protégées en limitant les pressions directes, donnent aux communautés écologiques une meilleure chance de s'adapter aux conditions changeantes et permettent le maintien des fonctions et de la structure des écosystèmes. En effet, les écosystèmes complexes avec une forte abondance et diversité d'espèces favorisent les processus qui régissent la fourniture de biens et de services écosystémiques tels que la séquestration et le stockage du carbone, la protection côtière, la production alimentaire, la prise en charge des pollutions et les services récréatifs et esthétiques tout en évitant les changements de régime des écosystèmes aux conséquences graves et inattendues. Ces derniers auront une meilleure résilience et une bonne capacité de restauration face aux effets du changement climatique.

Par exemple, la zone protégée marine de Chagos dans l'océan Indien démontre que les récifs non soumis aux pressions anthropiques ou à diverses perturbations avaient fait preuve d'une extraordinaire capacité de rétablissement, bien que dans les années 1998 des épisodes de blanchiment aient entraînés une mortalité de 90% des coraux. L'état des communautés était semblable en 2010 à celui de 1996. En 2015, la production moyenne de carbonate enregistrée à Chagos était supérieure de 28% à la situation post-perturbation dans les Caraïbes. Ces résultats, confirmé dans certaines études, restent néanmoins équivoques puisque d'autres publications ont montré que les coraux n'ont pas bénéficié de l'effet protecteur des réserves, peut-être en raison d'une plus grande proportion d'espèces très sensibles ou présentant une diversité génétique réduite.

La biodiversité et l'abondance de la vie sont essentielles pour la fourniture de services écosystémiques et la perte de l'une ou l'autre peut éroder la résilience contre les perturbations environnementales futures. Par exemple, des systèmes récifaux plus variés et plus diversifiés qui produisent une biomasse de poissons plus grande et plus stable et qui abritent des communautés plus diverses peuvent être moins affectées par des températures élevées et variables. En protégeant les zones contre les dommages et la dégradation (chalutage de fonds, dragage, pêche à l'explosif, aquaculture), les réserves marines facilitent la restauration des habitats, en particulier ceux qui sont fragiles, vulnérables, très diversifiés et complexes. Cependant, la restauration des habitats est aussi favorisée par le rétablissement des niveaux supérieurs des chaînes trophiques qui annulent les effets de la pêche et transforment un type d'habitat en un autre. Ces effets peuvent néanmoins être annulés par le réchauffement.

Dans l'est de l'Australie et au Japon, certains herbivores migrateurs ont ainsi dévasté les forêts de varech en se déplaçant vers le nord. Cet effet néfaste montre que les réserves marines ne sont

qu'une partie des solutions d'atténuation et ne peuvent en elles-mêmes compenser tous les impacts. Néanmoins, des réseaux étendus de grandes réserves marines restent efficaces pour atténuer les pressions anthropiques et offrir un refuge aux espèces vulnérables, à mesure que les conditions planétaires changent, empêchent les extinctions et forment une base à partir de laquelle d'autres zones pourront être colonisées une fois que les mécanismes de réduction des contraintes humaines seront devenus efficaces. Le rôle des réserves marines apparaît donc similaire à celui qu'on joua les zones refuges du Pléistocène lors des glaciations. En outre, les réserves augmentent les connaissances en fournissant des points de référence écologiques pour mieux comprendre la structure et la dynamique des systèmes marins dans un monde en évolution rapide. Ces réserves permettent également de discriminer les effets du changement climatique des effets des autres pressions anthropiques.

Taille, couverture et gestion des aires marine protégées

Les aires marines qui présentent les cinq caractéristiques clés suivantes produisent les meilleurs bénéfices en terme de conservation et d'atténuation du changement climatique : interdiction de prélèvement, contrôle efficace, établissement depuis au moins 10 ans, taille supérieure à 100 km², isolement.

Les effets sur l'adaptation dépendent en partie de ces facteurs, cependant, de très grandes réserves marines peuvent, dans certaines circonstances, être moins efficaces que des réseaux de réserves plus petites et bien connectées. C'est le cas, par exemple, pour les populations fortement dépendantes de la pêche pour la subsistance où il est nécessaire de disposer de zones refuges distinctes et nombreuses à partir desquelles les populations de poissons locales pourront se reconstituer. Des mécanismes complémentaires comme les droits d'usage locaux ou la co-gestion peuvent aussi contribuer à l'adaptation aux effets du changement climatique. Ces réserves, pour être efficaces, doivent exclure les activités les plus dommageables ; leur création et la gestion des ressources naturelles par les populations locales, pour leurs propres bénéfices, est un moyen efficace d'y parvenir en faisant converger les enjeux locaux et globaux.

L'exemple du sanctuaire national marin de Paluan est emblématique, la co-gestion a permis d'atteindre une certaine sécurité alimentaire tout en garantissant la possibilité d'adaptation des écosystèmes sous pression climatique, la préservation des ressources marines et des services d'atténuation des effets du changement climatique.

De telles approches nécessitent cependant un soutien politique et financier et devraient être intégrées complètement dans les politiques de lutte contre les effets du changement climatique, comme un outil de base de la protection des espèces et des habitats vulnérables et un tampon contre les aléas environnementaux, les événements extrêmes, les incertitudes dans la gestion des pêches.

Les aires marines bien gérées atténuent les impacts anthropiques directs, mais ne peuvent pas protéger contre toutes les menaces telles que le réchauffement et l'acidification des océans. La protection favorise les processus biologiques qui augmentent la résilience contre les effets délétères des gaz à effets de serre. Cependant les océans forment un continuum d'écosystèmes, les effets négatifs extérieurs vont affecter les zones protégées. Une gestion efficace doit donc prendre ces impacts en considération et conjuguer les traditionnels efforts de réduction des prélèvements de la pêche avec les politiques de conservation, idéalement conduites en co-gestion.

Conclusion

Des progrès considérables ont été fait en terme de compréhension des effets du changement climatique sur les écosystèmes marins. Comme il est à présent certain qu'un bouleversement écologique considérable est en cours, il est important de faire appel à tous les outils disponibles. Bénéficier des services que peuvent apporter les aires marines protégées peut donc présenter un avantage inestimable face aux menaces toujours croissantes des effets de l'anthropisation. Sans se substituer aux nécessaires réductions de nos émissions de gaz à effet de serre ou à la mise en place d'une gestion durable des terres, ces zones protégées atténuent par ailleurs les effets de mauvaises gestion des eaux territoriales ou internationales et permettent une meilleure adaptation aux changements climatiques en préservant les services écosystémiques essentiels que les sociétés humaines retirent des océans.

Il est en effet peu douteux qu'une gestion durable et raisonnée des activités humaines conjuguée à la mise en place de réseaux de réserves bien protégées n'offrent pas une augmentation nette du bien-être environnemental et humain. Des éléments de preuve scientifique sont disponibles pour affirmer que les réserves sont un outil économiquement rentable pour ralentir les effets du changement climatique, augmenter la sécurité alimentaire, atténuer les effets de l'augmentation du niveau de la mer, réduire la perte de biodiversité, préserver les processus écologiques critiques qui supportent les systèmes vivants de notre planète et augmenter la probabilité de restauration des écosystèmes affectés par le changement climatique.

Même s'il reste encore des questions sur leurs avantages, coûts et limites ainsi que sur les stratégies complémentaires à mettre en œuvre pour minimiser les perturbations dues au changement climatique sur les écosystèmes et les sociétés humaines, les réserves marines sont une solution fondée sur la nature relativement simple et présentant de nombreux avantages potentiels, non pour stopper les effets des changements globaux, mais pour les freiner.

Les auteurs suggèrent en conclusion que l'évaluation des menaces induites par les changements globaux et des priorités d'atténuation et d'adaptation aux effets du changement climatique constitue la pierre angulaire des futurs plans de la mise en place de réserves marines.

Par Hélène Soubelet¹, docteur vétérinaire et directrice de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité.

¹ Toute erreur de traduction ou d'interprétation du texte original de C.M. Roberts *et al.* est assumée par l'auteur de la transcription.