

Résilience et adaptabilité des écosystèmes

Par Robert BARBAULT *

Science des interactions entre les êtres vivants et leur milieu, l'écologie (qui s'est développée au début du XX^e siècle) fut marquée par le rêve de l'équilibre. L'idée de l'adaptabilité des organismes, des espèces et des systèmes qu'elles constituent avec leur environnement, introduite par Darwin, ouvrait dès lors la voie à l'émergence progressive du concept de résilience (HOLLING, 1973).

L'émergence du concept de biodiversité, après le Sommet de la Terre de Rio-de-Janeiro (1992), puis les préoccupations actuelles relatives aux changements globaux et à l'érosion de la biodiversité, ont renouvelé l'intérêt pour la propriété de résilience attribuée aux communautés d'espèces ou aux écosystèmes, avec une attention toute particulière portée aux phénomènes de basculement brutal d'un état d'équilibre à un autre.

Introduction

L'écologie a pris naissance à la fin du XIX^e siècle dans le contexte de l'industrialisation des puissances occidentales avec, en arrière-plan, les inquiétudes d'un Malthus (1798) sur le déséquilibre entre des besoins humains croissants et des ressources naturelles limitantes. Charles Darwin n'y échappa pas : son principe de lutte pour la vie en porte la marque, et cela vaut du même coup pour l'écologie, même si ce terme lui est postérieur.

Science des interactions entre les êtres vivants et leur milieu, l'écologie qui s'est développée au début du XX^e siècle, fut ainsi marquée par le rêve de l'équilibre. L'idée de l'adaptabilité des organismes, des espèces et des systèmes qu'elles constituent avec leur environnement y fut présente, dès son origine. En fait, dès la parution de *L'Origine des espèces* de Charles Darwin, si l'on veut bien admettre que c'est cette œuvre qui campe historiquement le cadre fondamental et les bases de l'écologie moderne.

L'émergence du concept de résilience fut plus tardive, que l'on en situe l'origine explicite chez Holling (1973), ou qu'on en relève l'esprit, sous le vocable de stabilité, avec la naissance du concept d'écosystème chez Tansley (1935). Depuis celle-ci, il n'a pas cessé d'habiter la pensée écologique, avec des hauts et des bas, et sous des formes changeantes.

Les préoccupations actuelles relatives aux changements « globaux » et à l'érosion de la biodiversité ont

renouvelé l'intérêt pour l'idée de résilience appliquée aux communautés d'espèces ou aux écosystèmes – avec une attention toute particulière accordée aux *tipping points*, ces points de basculement soudain d'un état d'équilibre à un autre (LEADLEY et *al.*, 2010 ; BARNOSKY et *al.*, 2012).

Un rêve d'équilibre ?

La formulation du concept d'écosystème par Tansley (1935) a joué un rôle majeur dans le développement de l'écologie post-naturaliste (LÉVÊQUE, 2001). Celui-ci s'impose à une époque où l'écologie américaine, alors en construction, est déchirée entre les idées d'un Gleason (pour qui les communautés végétales ne sont que de simples collections d'individus) et la proposition de Clements (selon lequel, ces communautés, ces groupements (végétaux ou autres) ont une réalité propre, qui est assimilable à celle d'un organisme) (LÉVÊQUE, 2001).

Derrière ce débat de spécialistes, on trouve la quête d'un supposé équilibre de la nature, la recherche des conditions de stabilité, de constance des systèmes écologiques (populations, communautés ou écosystèmes). Mais il s'agit toujours d'un équilibre dynamique qui est un compromis entre une (ou la résultante d'une) multitude d'interactions de compétition, de prédation, de parasitisme et de coopération (BARBAULT, 2008).

Ainsi, Charles Elton, le fondateur de l'écologie animale, écrit-il, en 1930 : « L'équilibre de la nature n'existe pas, et

n'a probablement jamais existé. Les effectifs des animaux sauvages varient constamment à un degré ou à un autre, et ces variations sont habituellement irrégulières dans leur périodicité, toujours dans leur amplitude. Chaque variation dans les effectifs d'une espèce a des répercussions directes et indirectes sur les effectifs des autres, et parce que beaucoup de ces dernières fluctuent elles-mêmes de manière indépendante, il en résulte un désordre remarquable ».

Mais cette vision dynamique conduit néanmoins, au vu de la relative permanence des espèces et des écosystèmes, à s'interroger sur les mécanismes de stabilisation ou de régulation : les effectifs des espèces varient dans le temps, mais leurs fluctuations ne sont généralement pas aussi amples que leur potentiel de croissance le permettrait. Darwin avait déjà souligné cette interrogation (BARBAULT, 2006).

Avec le concept d'écosystème, c'est plutôt l'idée de stabilité structurelle qui domine et concentre l'attention : sur dix, cent, mille ans ou plus, la savane reste une savane, la toundra une toundra et la forêt tropicale une forêt tropicale, et ce, en dépit des changements environnementaux ou des catastrophes qui peuvent les affecter, voire y imposer des remaniements internes : les prémisses du concept de résilience sont déjà là.

Stabilité et résilience

De fait, parmi les caractéristiques communément attribuées aux communautés et aux autres systèmes écologiques revient, à côté de leur *structure* et de leur *productivité*, leur *stabilité* dans le temps (BEGON et al., 2006).

Qu'entendent ces auteurs, par « stabilité » ? Ils énoncent divers aspects ou types de stabilité, et soulignent d'abord la nécessité de distinguer la *résilience* de la communauté (ou du système) de sa *résistance*. Ils définissent la *résilience* par la vitesse avec laquelle la communauté



PROF. A. G. TANSLEY.

© MARY EVANS./RUE DES ARCHIVES

« La formulation du concept d'écosystème par Tansley (1935) a joué un rôle majeur dans le développement de l'écologie post-naturaliste ». Photo du Professeur Arthur Tansley, botaniste anglais (1871-1955).

considérée retourne à son état antérieur après avoir été perturbée et déplacée de cet état de référence. Quant à la *résistance*, c'est l'aptitude qu'a la communauté, au premier chef, d'éviter d'être affectée. C'est une mesure de sa permanence – que l'on apprécie celle-ci en termes de *structure* ou de *composition taxonomique*.

Selon Lévêque (2001), qui souligne l'ambiguïté des termes utilisés dans ce domaine, « la résilience ou homéostasie (...) traduit la capacité d'un système à retrouver sa structure primitive après avoir été affecté par une perturbation. Cette résilience est fonction de l'intensité et de la fréquence des perturbations ».

Quant à la stabilité des communautés, elle est généralement vue comme étant liée à la diversité des espèces – même si cette hypothèse a été remise en cause, sur la base

d'exercices de modélisation (MAY, 1973) que les écologues « de terrain » ont jugés très peu représentatifs de la réalité particulièrement complexe des écosystèmes et de leur biodiversité.

De fait, le développement des recherches sur la dynamique de la biodiversité – avec en arrière-plan la problématique de la sixième extinction en masse des espèces – a relancé l'intérêt pour l'étude de la relation entre la diversité des espèces présentes dans une communauté et la stabilité de celle-ci (LOREAU et al., 2002 ; THIBAUT et CONNOLLY, 2013). Nombre de travaux expérimentaux démontrent que « la biodiversité confère aux assemblages d'espèces deux traits essentiels à leur capacité de résilience : la *redondance*, facteur d'atténuation des dommages occasionnés par les événements extrêmes, et la *flexibilité*, facteur de réponse rapide et appropriée au caractère imprévisible de ces événements » (DÉCAMPS et SCHMIDLAINÉ, 2010).

Mais à la différence de l'approche traditionnelle, qui se bornait à louer la diversité comme gage de stabilité et de résilience, on s'intéresse aujourd'hui davantage aux

ruptures d'équilibre et à l'analyse des transitions critiques, ainsi qu'à la détection des signes précoces de tels basculements (LEADLEY et al., 2010). S'il est vrai que l'irruption des changements globaux dans l'agenda politique a contribué à cette évolution des recherches, il faut rappeler que l'idée selon laquelle des changements mineurs peuvent conduire à des ruptures brutales dans les écosystèmes et à de nouveaux états stables a été avancée par Holling dès 1973. Divers modèles mathématiques ont été proposés, dès cette époque, pour explorer la survenue possible de transitions abruptes entre états stables au sein d'un même écosystème (MAY, 1977 ; SCHEFFER, 1998).

Carpenter (2001), ainsi que Scheffer et Carpenter (2003), en rapportent des exemples concrets à propos des savanes et de lacs peu profonds.

Derrière la résilience, une ouverture interdisciplinaire

Depuis l'émergence du concept de résilience (HOLLING, 1973), l'écologie est sortie du bois – du bois d'une nature où l'homme ne mettait pas les pieds.

Voir les écosystèmes comme des socio-écosystèmes, voilà qui rompt avec les approches classiques : on s'ouvre, d'une part, aux dimensions sociales et humaines des systèmes analysés, et, d'autre part, aux effets des changements globaux (BARBAULT, 2008 ; DÉCAMPS, 2010 ; MOONEY et al., 2013).

La résilience est toujours définie de la même manière : « *Resilience is the capacity of a system to absorb disturbance and still retain its basic function and structures* » (WALKER et SALT, 2006). Mais dès lors que les systèmes dont on parle, auxquels on s'intéresse, sont devenus des socio-écosystèmes, cela ouvre de nouvelles perspectives – même si leur appréhension écologique n'a pas radicalement changé.

Cette évolution a traversé l'histoire d'un réseau international de chercheurs constitué autour de Buzz Holling, la *Résilience Alliance* (GUNDERSON et HOLLING, 2002 ; WALKER et SALT, 2006). On y reconnaît l'incertitude et l'imprédictibilité inhérentes à la nature évolutive des interactions, que ce soit entre éléments de la nature ou entre les hommes et la nature. On s'y intéresse à l'existence d'états stables multiples, à la possibilité que la lente érosion de processus de contrôle clés puisse faire basculer, d'une « chiquenaude soudaine », un écosystème ou une économie dans un état différent, éventuellement irréversible. Dans un écosystème, ce basculement peut se produire suite à la régression d'une espèce clé de voûte (GUNDERSON et HOLLING, 2002), par exemple un grand prédateur.

Résilience et changements planétaires

La mobilisation en faveur de la biodiversité, la sensibilisation aux impacts possibles des changements climatiques, l'émergence du concept de services rendus par les écosystèmes ont contribué à un regain d'intérêt pour la

résilience des systèmes écologiques et pour leur adaptabilité.

Mais cette capacité de résilience accordée aux écosystèmes, voire aux socio-écosystèmes, est appréhendée sur une échelle de temps plus courte et dans une perspective de pressions externes croissantes qui met au premier plan la survenue de basculements soudains (*tipping points*). Ces points de basculement sont caractérisés sur la base de quatre critères :

- ✓ a) le fait qu'un facteur du changement global soit amplifié par des boucles de rétroaction positive ;
- ✓ b) l'existence d'un seuil au-delà duquel survient un changement abrupt conduisant à un nouvel état stable ;
- ✓ c) le fait que des modifications provoquées par un facteur du changement global soient de longue durée et difficiles à inverser ;
- ✓ d) enfin, l'existence d'un délai de réaction significatif entre la dynamique des facteurs globaux et la matérialisation de leurs impacts.

À titre d'illustration, on peut reprendre l'exemple donné par Leadley et al. (2010), qui touche à la perspective d'un dépérissement généralisé de la forêt amazonienne suite à deux points de basculement liés entre eux :

- ✓ D'une part, la conversion de la forêt en terres agricoles et le brûlis modifient le régime des précipitations dans la région considérée, et en augmentent la sécheresse, fragmentation de la forêt et sécheresse contribuant à accroître la vulnérabilité de la forêt au feu et son dépérissement, amorçant ainsi un cercle vicieux évident.
- ✓ D'autre part, divers modèles climatiques prévoient des réductions significatives des pluies en Amazonie. Associé à une élévation des températures, ce phénomène entraînerait un dépérissement de la forêt, une diminution consécutive de l'émission de vapeur d'eau dans l'atmosphère, et donc un climat plus sec favorisant une végétation de substitution dominée par des arbustes et des plantes herbacées.

Une étude récente sur les impacts cumulés de ces deux processus suggère que certaines parties de l'Amazonie seraient déjà proches d'un tel basculement (LEADLEY et al., 2010). La multiplication de ce type de rupture, d'un écosystème à l'autre, pourrait s'étendre à la planète tout entière. C'est en tout cas la récente mise en garde (2012) formulée par Anthony Barnosky et par l'équipe internationale de chercheurs qu'il a réunie : ce pourrait être le risque d'une transition critique à l'échelle de la biosphère tout entière, marquée par un basculement irréversible et généralisé des écosystèmes terrestres et océaniques vers un état inconnu pour l'*Homo sapiens* depuis l'apparition de celui-ci, il y a de cela quelque 200 000 ans, et celle-ci pourrait survenir avant la fin du XXI^e siècle !

Dans un tel contexte, comme le soulignent Henri Décamps et Claudine Schmidt-Lainé (2010), « la question fondamentale est de savoir comment maintenir les capacités de résilience et d'adaptation des systèmes écolo-



© Claude Jarde/BIOSPOTO

« Divers modèles mathématiques ont été proposés pour explorer la survenue possible de transitions abruptes entre états stables au sein d'un même écosystème. Scheffer et Carpenter en rapportent des exemples concrets à propos des savanes et de lacs peu profonds ». Arbre mort sur le lac asséché du Dead Vlei, désert du Namib (Namibie).

giques et sociaux face à certains événements climatiques extrêmes, de manière à éviter des dérèglements supérieurs ».

Conclusion

Les concepts d'équilibre dynamique, de stabilités multiples, de résilience et d'adaptabilité sont au cœur de l'écologie depuis son développement moderne, à partir des premières décennies du XX^e siècle. Holling et le réseau *Résilience-Alliance* ont contribué à les porter au plus haut à partir des années 1970, et ils trouvent aujourd'hui une pleine actualité.

Soutenir ou promouvoir la flexibilité des systèmes écologiques en s'appuyant sur la *diversité* des éléments, des structures et des pratiques pour réduire leur vulnérabilité et accroître leur résilience, tel est désormais l'objectif central. On le voit dans les divers champs de l'écologie « impliquée » – l'agro-écologie (ALTIERI, 1995), l'écologie de la restauration (ARONSON et al., 2007), ou encore, la biologie de la conservation (PRIMACK et al., 2012).

Nul doute que ces questions seront à l'ordre du jour de l'« *Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem services* » (IPBES) qui vient d'être créée, mais

aussi à celui du nouveau programme international de recherche sur la soutenabilité à l'échelle du globe, *Future Earth* (MOONEY et al., 2013).

Les efforts n'ont jamais cessé, depuis les années 1980, pour accéder à une compréhension globale du fonctionnement de la Terre. Il s'agissait tout d'abord de rapprocher entre elles les sciences physiques et les sciences biologiques. Le regard des sciences humaines et sociales en était quasi-totalement absent. Avec le *Millennium Ecosystem Assessment* (2005), un pas décisif fut franchi vers un rapprochement entre les sciences de la nature et les sciences de l'Homme et de la Société, dans une entreprise d'évaluation de la situation actuelle du Système Terre et des tendances qui se dessinent pour tous ses écosystèmes.

C'est cette ouverture interdisciplinaire tendant vers la constitution d'une science de la soutenabilité de la planète qui permet de lancer une nouvelle initiative internationale, la *Future Earth Research for Global Sustainability* (MOONEY et al., 2013) qui devrait mettre au premier plan, comme objectif stratégique, la sauvegarde ou la restauration de la *résilience* et de l'*adaptabilité* des systèmes écologiques, plutôt que celle de tel ou tel de leurs éléments (GALLOPIN, 2002).

Note

* Professeur émérite à l'Université Pierre et Marie Curie, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

ALTIERI (M.A.), *Agroecology. The science of sustainable agriculture*, Oxford, Westview Press, 1995.

ARONSON (J.), MILTON (S.I.) & BLIGNAUT (J.N.) (eds), *Restoring natural capital. Science, business, and practice*, Washington, Island Press, 2007.

BARBAULT (R.), *Un éléphant dans un jeu de quilles. L'homme dans la biodiversité*, Paris, Seuil, 2006.

BARBAULT (R.), *Écologie générale* (6^e édition), Paris, Dunod, 2008.

BARNOSKY (A.D.) et al., "Approaching a state shift in Earth's biosphere", *Nature*, 486, pp. 52-58, 2012.

BEGON (M.), TOWNSEND (C.R.) & HARPER (J.L.), *Ecology. From individuals to ecosystems*, Oxford, Brackwell Publishing Ltd, 2006.

CARPENTER (S.R.), "Alternate states of ecosystems: evidence and some implications", pp. 375-383, in *Ecology: Achievement and Challenge*, Press, M.C., N.J. Huntly & S. Levin (eds), Oxford, Blackwell Science Ltd, 2001.

DÉCAMPS (H.), *Éléments climatiques extrêmes. Réduire les vulnérabilités des systèmes écologiques et sociaux*, Les Ulis, EDP Sciences (éd.), 2010.

DÉCAMPS (H.) & SCHMIDT-LAINÉ (C.), « Écosystèmes et événements climatiques extrêmes », in DÉCAMPS (H.) (éd), *Éléments climatiques extrêmes. Réduire les vulnérabilités des systèmes écologiques et sociaux*, Les Ulis, EDP Sciences, 2010.

ELTON (C.), *Animal Ecology*. New York, Macmillan & Co, 1972.

GALLOPIN (G.C.), "Planning for resilience: scenarios, surprises, and branch points", pp. 361-392, in *Panarchy. Understanding transformations in human and natural systems*, GURDERSON (L.H.) & HOLLING (C.S.) (eds), Washington, Island Press, 2002.

GUNDERSON (L.H.) & HOLLING (C.S.) (eds), *Panarchy. Understanding transformations in human and natural systems*, Washington, Island Press, 2002.

HOLLING (C.S.), "Resilience and stability of ecological systems", *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, pp. 1-24, 1973.

HOLLING (C.S.), GUNDERSON (L.H.) & LUDWING (D.), "In quest of a theory of adaptive change", pp. 3-22, in *Panarchy. Understanding transformations in human and natural systems*, GURDERSON (L.H.) & HOLLING (C.S.) (eds), Washington, Island Press (eds), 2002.

LEADLEY (Paul) et al., « Scénarios de biodiversité : projections des changements de la biodiversité et des services écosystémiques pour le XXI^e siècle », *Cahier technique n°50 de la CDB*, Montréal, 2010.

LÉVÊQUE (C.), *Écologie. De l'écosystème à la biosphère*, Paris, Dunod, 2001.

LOREAU (M.), NAEEM (S.) & INCHAUSTI (P.), *Biodiversity and ecosystems functioning. Synthesis and perspectives*, New York, Oxford University Press (eds), 2002.

MALTHUS (T.-R.), *Essai sur le principe de population*, Paris, Éditions Gonthier, 1963.

MAY (R.), *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton, Princeton University Press, 1973.

MAY (R.), "Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states", *Nature*, 209, pp. 471-477, 1977.

Millennium Ecosystem Assessment, *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Washington (D.C.), Island Press, 2005.

MOONEY (H.A.), DURAIAPPAH (A.) & LARIGAUDERIE (A.), "Evolution of natural and social science interactions in global change research programs", *PNAS* 110, pp. 3665-3672, 2013.

PRIMACK (R.B.), SARRAZIN (F.S.) & LECOMTE (J.), *Biologie de la conservation*, Paris, Dunod, 2012.

SCHEFFER (M.), *Ecology of Shallow lakes*, New York, Chapman & Hall, 1998.

SCHEFFER (M.) & CARPENTER (S.R.), "Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observations", *TREE*, 18, pp. 648-656, 2003.

TANSLEY (A.G.), "The use and abuse of vegetational concepts and terms", *Ecology*, 16, pp. 284-307, 1935.

THIBAUT (L.M.) & CONNOLLY (S.R.), "Understanding diversity-stability relationships: towards a unified model of portfolio effects", *Ecology Letters*, 16, pp. 140-150, 2013.

WALKER (B.) & SALT (D.), *Resilience thinking. Sustaining ecosystems and people in a changing world*, Washington, Island Press, 2006. <http://www.resalliance.org>