

La biodiversité, enjeu de l'organisation des paysages de production

L'idée du rôle fondamental de la biodiversité et de sa nécessaire protection n'est plus cantonnée aux seuls espaces protégés. Elle gagne peu à peu la gestion des paysages de production, espaces agricoles ou forestiers, autant dans un souci de production que de conservation. Dans le même temps, une branche relativement récente de l'écologie – l'écologie du paysage – renouvelle la vision des interactions entre organisation spatiale des écosystèmes et dynamique de la biodiversité. Un renouvellement d'importance puisque susceptible d'améliorer la gestion de la biodiversité et, par suite, la résilience des écosystèmes agricoles et forestiers. Car, en dépit des aléas de tous ordres, la gestion de tout paysage de production doit d'abord se soucier de durée.

par Henri DÉCAMPS, Directeur de recherche émérite au CNRS, Membre de l'Académie des Sciences

En écologie, les paysages sont des ensembles d'écosystèmes plus ou moins interdépendants, avec des bois, des prés, des champs, des lacs et des cours d'eau, des villages, des villes. D'avion, l'impression est celle de taches qui diffèrent les unes des autres par leurs couleurs, leurs étendues, leurs formes, et composent des mosaïques plus ou moins complexes et imbriquées. Quant aux *paysages de production*, ce sont ceux que nous organisons depuis des temps immémoriaux pour produire, par exemple, des aliments et du bois : espaces agricoles et forestiers, fondamentalement distincts des espaces protégés – réserves et parcs – instaurés, pour les plus anciens il y a un peu plus d'un siècle, dans un souci de protection des milieux naturels.

Ces espaces protégés sont clairement une condition nécessaire de toute politique de protection de la biodiversité. Mais, de plus en plus, cette condition paraît insuffisante : les espaces protégés se révèlent trop peu nombreux, trop isolés, trop statiques, parfois même surexploités [1] ! En fait, comme l'affirment divers spécialistes, les mesures de protection prises dans les espaces protégés doivent impérativement être complétées par des mesures prises en dehors de ces espaces, notamment dans les paysages de production agricole et forestière [2]. Mieux, ces dernières années ont vu s'affirmer un point de vue inattendu pour certains : l'intérêt porté à la biodiversité dans ces paysages répond autant à un souci de production que de conservation. Un point de vue largement partagé suite au récent *Millenium Assessment* – l'évaluation mondiale des écosystèmes pour le millénaire [3].

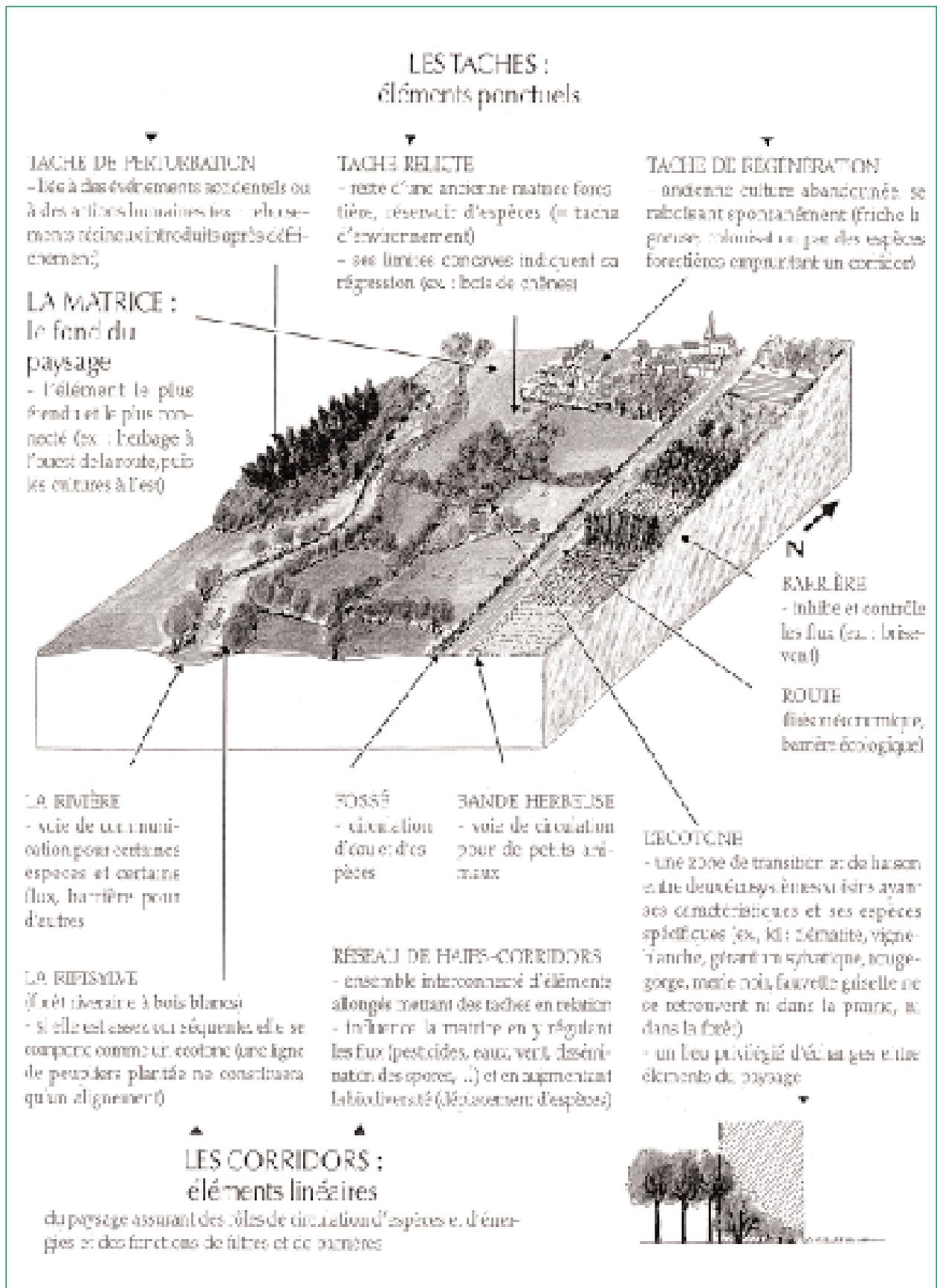
La production agricole ou forestière dépend en effet de processus écologiques qui, de l'élaboration de la biomasse à sa décomposition, ne s'expriment durablement qu'en présence d'une certaine biodiversité.

D'une part, cette dernière est à l'origine de « services » aussi essentiels que la pollinisation, la dispersion des graines ou le contrôle des populations de nuisibles. D'autre part, elle représente une « assurance » contre les perturbations, naturelles ou provoquées par des activités humaines : une communauté composée d'espèces assurant des fonctions similaires, mais répondant différemment aux transformations climatiques, est moins susceptible d'être déstabilisée par ces transformations [4]. Cette redondance des espèces est une condition de la résilience des écosystèmes, c'est-à-dire de leur capacité d'adaptation aux perturbations, leur aptitude à se rétablir et à se réorganiser.

L'idée de ce rôle indispensable de la biodiversité gagne peu à peu la gestion des paysages de production. En même temps, une branche relativement récente de l'écologie – l'écologie du paysage – renouvelle notre vision des interactions entre l'organisation spatiale des écosystèmes et la dynamique de la biodiversité [5]. En quoi cette vision est-elle susceptible d'améliorer la gestion de la biodiversité et, par suite, la résilience des écosystèmes agricoles et forestiers ? Cette question est abordée ici à partir du modèle de base de l'écologie du paysage – le modèle taches-corridors-matrice.

Le modèle taches-corridors-matrice

Des millénaires d'utilisation des terres nous ont laissé en héritage des mosaïques d'espaces plus ou moins cultivés, boisés, urbanisés, tous parcourus de routes, de canaux et de cours d'eau. L'organisation de ces mosaïques influence les processus écologiques qui, eux-mêmes, affectent en retour cette organisation. Autrement dit, la disposition des mosaïques paysagères – en fait leur hétérogénéité – influence (et est



Le modèle taches-corridors-matrice (d'après Fischesser et Dupuis-Tate [7]).

influencée par) les processus qui déterminent le recyclage des éléments nutritifs, la dynamique des populations, l'organisation des communautés végétales et animales.

Ainsi l'hétérogénéité des habitats est-elle associée à une biodiversité élevée, quelle que soit l'échelle considérée. Les groupes de papillons, d'oiseaux, de petits rongeurs sont par exemple d'autant plus diversifiés que les espaces cultivés sont hétérogènes avec, à proximité les uns des autres, des habitats favorables et défavorables, les « populations sources » des premiers pouvant venir à la rescousse des « populations puits » des seconds. D'où l'utilité, dans les paysages agricoles, des habitats non cultivés : bordures de champs, haies, bosquets, mares et friches. Ces éléments participent à une hétérogénéité dont rend compte le modèle de base « taches-corrifidors-matrice » de l'écologie du paysage [6].

Ce modèle (Fig.) correspond à un espace organisé en taches éventuellement reliées par des corridors et distribuées au sein d'une matrice : les taches sont plus ou moins nombreuses, dispersées, grandes, allongées, compliquées ; les corridors plus ou moins continus ; les matrices plus ou moins étendues et homogènes. Sur cette base, sans doute simplifiée à l'extrême, il est possible de mettre en rapport la configuration de l'espace avec les processus qui commandent le fonctionnement et la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes ; il est aussi possible de caractériser l'hétérogénéité des espaces qui nous environnent et la façon dont cette hétérogénéité change dans l'espace et dans le temps.

Taches d'habitats naturels

Les grandes taches d'habitats naturels tendent à abriter davantage d'espèces que les plus petites. Une relation peut même être observée, qui décrit l'augmentation du nombre d'espèces S quand on accroît l'aire A d'un habitat. Cette relation s'écrit : $S = A^x$.

Elle indique que le nombre d'espèces augmente plus vite avec l'accroissement d'aire pour les petites aires que pour les grandes ($x < 1$). La relation aire-espèces, un des premiers acquis de l'écologie, amène à se soucier de la taille des taches des habitats naturels, particulièrement quand il s'agit de protéger de grands animaux sauvages inféodés à des aires étendues, et incapables de survivre à l'extérieur de ces aires.

Autre acquis ancien de l'écologie, les taches d'habitats naturels à structure complexe – ou hétérogène – tendent à abriter une biodiversité plus élevée que les taches d'habitats dont la structure est simplifiée ou homogène. La complexité des habitats présents dans une tache fournit, en effet, plus de niches et plus de modalités d'exploitation des ressources en place. En général, cette complexité est déterminée par la structure des communautés végétales ; cette dernière a

donc une influence considérable sur la distribution des espèces animales et sur le jeu des interactions entre ces espèces. La biodiversité des oiseaux forestiers, par exemple, dépend de la façon dont le feuillage est réparti verticalement dans une forêt bien plus que de la composition spécifique végétale [8].

En fait, cette tendance dépend beaucoup des écosystèmes considérés : une forêt, une prairie ou une zone humide créent des structures physiques bien différentes, influençant diversement la distribution des espèces animales et leurs interactions. En outre, les effets de l'hétérogénéité des habitats dépendent des espèces ou des groupes d'espèces en cause et de la manière dont ces espèces ou groupes d'espèces perçoivent leur habitat. Une même organisation de l'espace, par exemple celle de chablis en forêt, correspond à un habitat hétérogène pour des oiseaux, mais à un habitat fragmenté pour des coléoptères.

Par ailleurs, certaines structures jouent un rôle particulier en favorisant un plus grand nombre d'espèces et de processus écologiques que d'autres structures. Ces « structures clés » varient selon les écosystèmes, depuis les boisements riverains et les pièces d'eau temporaires dans les aires agricoles, jusqu'aux clairières et aux arbres morts dans les aires forestières. Leur disparition peut affecter tout un ensemble d'espèces ou de groupes d'espèces [9].

Matrice

Selon la définition proposée plus haut, la matrice est l'élément dominant de tout paysage, de par son étendue mais aussi de par son caractère souvent inhospitalier vis-à-vis d'espèces qu'il s'agit de protéger. Mais les matrices diffèrent les unes des autres, et certaines se révèlent plus accueillantes, au point de participer au fonctionnement des processus écologiques au même titre que les taches elles-mêmes. Du point de vue de la connectivité, une matrice hétérogène favorisera les déplacements d'espèces dans le paysage, atténuant les effets de la fragmentation des habitats, favorisant par exemple la pollinisation ou la dispersion des graines [10]. De même, une matrice hétérogène réduira certains effets négatifs des lisières qui, aux limites des taches de végétation d'origine, favorisent des espèces envahissantes ou prédatrices, exerçant des pressions importantes sur les espèces en place [11].

L'intérêt des matrices hétérogènes pour la protection d'espèces sauvages a été démontré en divers paysages agricoles, particulièrement en Europe [12]. Cette hétérogénéité peut tenir à des modes de culture, à des intensités différentes de pâturage, à des sols distincts, à des événements passés, tous facteurs susceptibles de diversifier les densités d'insectes et, en conséquence, les autres espèces de la chaîne trophique, y compris les oiseaux. Parmi ces derniers, beaucoup de passe-reaux sélectionnent des sols à végétation relativement

clairsemée, facilitant l'accès à la nourriture et la détection précoce des prédateurs, mais suffisamment proches de zones à végétation dense où se réfugier dès qu'un prédateur est détecté. Par ailleurs, l'homogénéité d'un tapis végétal intensément brouté réduit les possibilités de camouflage et rend certains oiseaux plus vulnérables, de même que leurs nids.

Plus généralement, l'hétérogénéité des habitats assure une diversité des organismes susceptibles d'exploiter ces habitats. A cet égard, l'hétérogénéité des matrices est d'autant plus utile qu'elles occupent de vastes surfaces dans des zones où la végétation naturelle d'origine est cantonnée à des aires petites et faiblement connectées. Pour certains auteurs, l'agriculture biologique sert la protection de la nature moins en réduisant l'usage de produits chimiques qu'en stimulant l'hétérogénéité des habitats [13].

Une manière de stimuler l'hétérogénéité des habitats dans les paysages de production est, par exemple, de créer des zones tampons, ou ceintures de protection, autour de certaines zones vulnérables. Placées autour de bosquets, les zones tampons protégeront les oiseaux forestiers d'espèces prédatrices ou concurrentes attirées par la présence de cultures. Placées le long des cours d'eau, les bandes enherbées ou boisées épargneront aux habitats aquatiques d'être pollués par

des apports diffus ruisselant depuis une matrice cultivée.

Corridors

Une matrice hétérogène peut donc contribuer à la connectivité entre les taches d'habitats naturels dans un paysage de production. Mais cette connectivité peut également être accrue par la présence de corridors, c'est-à-dire d'étroites bandes d'habitats qui rejoignent des taches d'habitats semblables. L'idée s'est largement répandue que ces corridors apportent une réponse au problème posé par la fragmentation des paysages, en permettant aux espèces d'aller et venir entre des taches d'habitats éloignées, rétablissant ainsi des flux de gènes et réduisant des probabilités d'extinctions. Des expériences séduisantes ont été conduites à cet égard montrant, par exemple pour les dernières d'entre elles, que la présence de corridors peut accroître les déplacements des oiseaux impliqués dans la dispersion des graines [14]. De même, certaines dispositions de l'espace peuvent servir de « pas japonais », tels les bosquets disséminés dans la campagne anglaise pour les écureuils roux ou les arbres épars dans les prairies d'Amérique centrale pour les chauves-souris et les oiseaux, agents de la dispersion des graines. Dans les deux cas, on observe une aug-



© J. Cèdre/GRANDEUR NATURE-HOA QUI

Des millénaires d'utilisation des terres nous ont laissé en héritage des mosaïques d'espaces plus ou moins cultivés, boisés, urbanisés, tous parcourus de routes, de canaux et de cours d'eau. L'organisation de ces mosaïques influence les processus



© Georges Lopez/BIOS

De la connaissance des effets de la structure des paysages dépend en fait une gestion équilibrée entre utilisation intensive des terres, source de profits forts mais peu durables, et utilisation moins intensive, aux profits sans doute plus modestes dans

mentation de la connectivité des habitats et des échanges génétiques entre populations animales ou végétales [15].

Cependant, en dépit d'avantages reconnus, l'utilité des corridors reste controversée. Pour ceux qui reconnaissent cette utilité, les corridors d'habitats naturels favorisent la dispersion des espèces entre des fragments d'habitat naturel, soit parce qu'ils relient ces fragments, soit parce que, sans les relier, ils interceptent des espèces qui se déplacent dans la matrice et les canalisent vers des fragments auxquels ils sont associés. Pour les autres, l'efficacité des corridors varie fortement d'une espèce à l'autre et d'un système à l'autre, en fonction de relations complexes entre le comportement de dispersion des espèces et la structure des paysages. Certains font en outre remarquer que la présence de corridors dans un paysage facilite aussi la dispersion d'espèces envahissantes d'origine étrangère. En réalité, les deux phénomènes – fragmentation des habitats et invasions biologiques – entraînent notamment des pertes de biodiversité, d'où la nécessité d'une meilleure compréhension de leurs effets combinés et d'une approche plus intégrée du rôle des corridors.

Il faut ajouter que le comportement des espèces joue un rôle déterminant : que quelques individus puissent traverser une autoroute ne suffit pas, par

exemple, à assurer l'existence d'un flux génétique entre les parties séparées de leurs populations. Ainsi, en quelques années, les populations de lynx et de coyotes du Sud de la Californie semblent s'être isolées génétiquement de part et d'autre de la *Ventura Freeway*, une des autoroutes les plus larges et les plus fréquentées des Etats-Unis. Ce n'est pas que ces grands animaux sauvages, très mobiles, soient incapables de traverser une autoroute, même écoulant 150 000 véhicules par jour sur 10 à 12 voies ; mais leur comportement territorial rend particulièrement difficile l'installation et la reproduction des jeunes dans les aires sur-occupées qui viennent s'empiler et buter de part et d'autre de l'autoroute. Apparemment, cet effet suffit à empêcher le déroulement normal des échanges génétiques entre le Nord et le Sud de la Californie, aussi bien pour les populations de lynx que pour celles de coyotes [16].

Perceptions de l'hétérogénéité

Les paysages – ensembles d'écosystèmes interconnectés – sont bien sûr beaucoup plus complexes que ne le laisserait entendre un modèle qui se contenterait d'opposer des taches d'habitat à la matrice qui les entoure. Les taches sont rarement assimilables à des îles habitables, et la matrice à un océan hostile.

D'abord une hétérogénéité plus ou moins forte caractérise chaque tache, chaque matrice et même chaque corridor. Ensuite, les différences sont souvent nuancées : les taches ne sont pas toujours bien individualisées, les matrices peuvent se révéler plus ou moins hospitalières selon les endroits, et les corridors plus ou moins apparents. La connectivité d'un paysage ne dépend pas forcément de structures apparentes mais de l'existence à certaines périodes de l'année de zones simplement plus propices aux connexions entre les habitats.

En outre, toutes les taches habitables par une espèce ne sont pas forcément habitées : nouvelle venue dans une région, une espèce peut tarder à s'approprier l'espace dont elle pourrait disposer ou se trouve en limite de son aire de répartition géographique. Souvent, les animaux perçoivent leur environnement, non d'une manière binaire en habitats favorables ou défavorables, mais graduellement, avec de nombreux intermédiaires entre ces deux extrêmes. Les campagnols à pattes blanches des campagnes canadiennes quittent les haies qu'ils affectionnent normalement comme corridors, pour se déplacer d'un bosquet à l'autre, et s'éparpillent dans les champs cultivés quand le maïs y arrive à maturité. Cette observation conduit à prendre en compte les modalités d'utilisation des terres sur le long terme pour comprendre les conditions de la connectivité des paysages agricoles [17].

Par ailleurs, les espèces sont inégalement affectées par un processus de fragmentation des habitats. Les moins aptes à se déplacer ressentiront très tôt une rupture de connectivité dans un paysage ; les plus mobiles, beaucoup plus tard. La perception qu'ont les espèces des seuils de rupture de connectivité dépend de leur taille, de leur mobilité, de leur comportement [18]. Force est donc d'adopter une approche centrée sur l'espèce pour comprendre comment l'hétérogénéité d'un paysage affecte les populations en place de cette espèce.

Résilience des écosystèmes

Utilisés de manière trop intensive, les écosystèmes perdent leur capacité de résilience. À terme, leur productivité s'affaiblit, leurs ressources s'amoindrissent, leur vulnérabilité aux perturbations s'accroît. Contrôler de manière rigide la stabilité de ces écosystèmes renforce cette tendance à la perte de la résilience, et précipite leur effondrement. Au contraire, soutenir leur aptitude au renouvellement, à la réorganisation, à l'adaptation permet aux écosystèmes de durer, notamment dans les périodes de perturbations répétées.

En réalité, soutenir durablement les écosystèmes de production passe par une gestion de leur résilience [19]. D'autant plus que les trajectoires de ces systèmes s'inscrivent dans des environnements de plus en plus changeants, incertains, avides de ressources en tous

genres. D'autant plus aussi que les systèmes écologiques, fortement couplés aux systèmes sociaux dans de véritables socio-écosystèmes, se comportent souvent de façon non linéaire et non prévisible, avec des effets de seuils et des irréversibilités difficilement contrôlables [20]. Or, la résilience des écosystèmes dépend pour une large part de la composition des communautés écologiques, plus précisément des interactions qui se développent au sein de ces communautés.

Jouent un rôle dans l'édification de ces interactions, les espèces dites « clés de voûte » – grands prédateurs, castors constructeurs de digues le long des cours d'eau, oiseaux ou chauves-souris dispersant les graines – dont la disparition entraîne, à terme, toute une cascade de changements [21]. Joue également un rôle, la diversité fonctionnelle des espèces : depuis les décomposeurs jusqu'aux grands prédateurs, en passant par les différents producteurs, herbivores, détritivores... pour ne faire référence qu'au réseau trophique. Et joue encore un rôle, la diversité des réponses aux changements dans un même groupe fonctionnel, tant vis-à-vis des conditions climatiques que des modalités de gestion [22]. La présence dans un même groupe fonctionnel d'espèces répondant différemment aux variations, par exemple de température ou d'humidité, représente une sorte d'assurance : même si certaines espèces disparaissent, d'autres prennent leur relais et la diversité des réponses atténue le risque qu'une fonction donnée de l'écosystème disparaisse.

Les interactions entre les espèces dans les communautés écologiques dépendent aussi de processus au premier rang desquels figurent les régimes naturels des perturbations, qu'il s'agisse de l'intensité, de la fréquence et de l'étendue de ces perturbations. Modifier ces régimes – par exemple d'incendies ou d'inondations – transforme ces interactions, déclenche des ruptures d'équilibre et entraîne des changements potentiellement irréversibles dans les écosystèmes. Il est donc important de gérer les écosystèmes en créant des régimes de perturbation proches des régimes habituels historiquement connus, auxquels se sont adaptées les espèces en place. Ainsi, une gestion des barrages reproduisant la fréquence naturelle des crues permet-elle d'éviter que se répandent certaines espèces envahissantes nuisibles à la biodiversité des plaines alluviales [23].

Conservation et production

Il est indispensable d'intégrer les objectifs de conservation et de production dans les paysages de production. D'une part, cette intégration est aussi importante que la création d'espaces protégés pour enrayer la perte de biodiversité. D'autre part, cette biodiversité est une condition fondamentale du fonctionnement des écosystèmes et, par suite, de la production de biens et de services pour la société. Or, cette inté-

gration des objectifs de conservation et de production suppose une connaissance précise des effets de la structure des paysages.

Cette connaissance ne permet sans doute de proposer qu'au cas par cas quelles amplitudes donner aux taches d'habitats naturels et aux matrices, quels pourcentages de terres affecter à la conservation et à la production. Cependant, elle représente une base essentielle au maintien d'une biodiversité dont dépendent le fonctionnement des écosystèmes et leur résilience. De cette connaissance des effets de la structure des paysages dépend en fait une gestion équilibrée entre utilisation intensive des terres, source de profits forts mais peu durables, et utilisation moins intensive, aux profits sans doute plus modestes dans l'instant, mais plus durables car résilients face aux changements environnementaux.

Car la gestion de tout paysage de production doit se soucier de durée, en dépit d'aléas et d'événements extrêmes – vagues de chaleur, sécheresses, incendies, tempêtes, inondations. Elle doit se préoccuper des trajectoires à venir des écosystèmes, alors que ces événements surviendront sans qu'il soit possible de prévoir où, quand, ni avec quelle intensité. Maintenir la diversité des réponses au sein des groupes fonctionnels représente une assurance de résilience pour les écosystèmes – et les socio-écosystèmes attachés aux paysages de production.

Bibliographie

- [1] Bengtsson J.P., Angelstam T., Elmqvist U. *et al.* Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio* 32 : 389-396 ; Rodrigues A.S.L., Andelman S.L., Bakarr M.I. *et al.* 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428 : 640-643, 2003.
- [2] Fischer J., Lindenmayer D.B., et Manning A.D. Biodiversity, ecosystem function, and resilience : ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4 : 80-86, 2006.
- [3] Millenium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Wellbeing : General Synthesis. Island Press, 2005.
- [4] Loreau M., S. Naeem, P. Inchausti *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. *Science* 294 : 804-808, 2001.
- [5] Décamps H., et Décamps O. Au printemps des paysages. Buchet-Chastel, 2004.
- [6] Forman R.T.T. Land mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, 1995.
- [7] Fischesser B. et Dupuis-Tate M.F. Le guide illustré de l'écologie. Editions de la Martinière. Cemagref Editions, 1996.
- [8] MacArthur R.H., et MacArthur J.W. On bird species diversity. *Ecology* 42 : 594-598, 1961.
- [9] Tews J., Brose U., Grimm V., *et al.* Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity : the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31 : 79-92, 2004.
- [10] Ricketts T.H. The matrix matters : effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158 : 87-99, 2001.
- [11] Harper K.A., Macdonald S.E., Burton P.J. *et al.* Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19 : 768-782, 2005.
- [12] Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D. Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ? *Trends in Ecology and Evolution* 18 : 182-188, 2003.
- [13] Freemark K.E. et Kirk D.A. Birds on organic and conventional farms in Ontario : partitioning effects of habitat and practices on species composition and abundance. *Biological Conservation* 101 : 337-350, 2001.
- [14] Leevey D.J., Bolker B.M., Tewksbury J.J., *et al.* Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309 : 146-148, 2005.
- [15] Hale, M.L., P.W.W. Lurz, M.D.F. Shirley *et al.* Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations. *Science* 293 : 2246-2248, 2001 ; Cascante A., Quesada M., Lobo J.J. et Fuchs E.A. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16 : 137-147, 2002.
- [16] Riley S.P., Pollinger J.P., Sauvajot R.M., *et al.* A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. *Molecular Ecology* 15 : 1733-1741, 2006.
- [17] Merriam H.G. et Lanoue A. Corridors use by small mammals : field measurements for three experimental types of *Peromyscus leucopus*. *Landscape Ecology* 4 : 123-131, 1990 ; Burel F. et Baudry J., Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes : the role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators* 5 : 305-313, 2005.
- [18] With K.A. et Crist T.O. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76 : 2446-2459, 1995.
- [19] Folke C., Carpenter S.R., Elmqvist T., *et al.* Resilience and sustainable development : building adaptive capacity in a world of transformation. *Ambio* 31 : 437-440, 2002.
- [20] Scheffer M., Carpenter S.R., Foley J.A., *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413 : 591-596, 2001.
- [21] Soulé M.E., Estes J.A., Miller B., et Honnold D.L. Strongly interacting species. *Conservation policy, management, and ethics*. *BioScience* 55 : 168-176, 2005.
- [22] Elmqvist T., Folke C., Nyström M., *et al.* Response diversity, ecosystem changes and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1 : 488-494, 2003.
- [23] Naiman R.J., Décamps H., et McClain M.E. *Riparia : Streamside Communities*. Academic Press, 2005.

