Organisation de l'espace et processus écologiques

Spatial Patterning and Ecological Processes

Henri Décamps et Odile Décamps

Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/economierurale/1990>

DOI : 10.4000/economierurale.1990

ISSN : 2105-2581

Éditeur

Société Française d'Économie Rurale (SFER)

Édition imprimée

Date de publication : 6 mai 2007

Pagination : 41-54

ISSN : 0013-0559

Référence électronique

Henri Décamps et Odile Décamps, « Organisation de l'espace et processus écologiques », *Économie rurale* [En ligne], 297-298 | janvier-avril 2007, mis en ligne le 01 mars 2009, consulté le 01 mai 2019.

URL : <http://journals.openedition.org/economierurale/1990> ; DOI : 10.4000/economierurale.1990

Organisation de l'espace et processus écologiques

Henri DÉCAMPS et Odile DÉCAMPS • Centre national de la recherche scientifique et Université Paul Sabatier, Laboratoire d'écologie fonctionnelle, Toulouse

Introduction

L'écologie du paysage étudie les interactions entre l'organisation de l'espace et les processus écologiques (Turner, 1989). Elle s'attache à comprendre comment cette organisation influence – et est influencée par – les processus qui animent la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes. Cela l'amène à s'intéresser aux causes et aux conséquences de l'hétérogénéité de l'espace, à de multiples échelles ; et donc à combiner deux approches – celle, spatiale, de la géographie et celle, fonctionnelle, de l'écologie. En écologie, la reconnaissance du paysage comme niveau d'investigation des processus écologiques puise son inspiration en diverses théories qui, présentées par exemple dans les ouvrages classiques de MacArthur et Wilson (1967), MacArthur (1972), Allen et Starr (1982), O'Neill *et al.* (1986), ont indiscutablement marqué le développement de l'écologie du paysage (voir aussi le récent ouvrage de Wiens *et al.* (2007) – sélection d'une quarantaine d'articles « fondateurs de l'écologie du paysage » publiés entre 1915 et 1990. Actuellement, l'écologie du paysage apparaît clairement comme un des niveaux d'intégration utiles, au-delà des niveaux des populations, des communautés et des écosystèmes, pour toute prise en compte explicite de l'espace en écologie (Farina, 1998) – une démarche également qualifiée d'écologie spatiale (Tilman et Kareiva, 1997). Les chercheurs français ont remarquablement participé au développement de l'écologie du paysage par leurs contributions à diverses revues internationales de langue anglaise. Les revues en français ont également publié dans ce domaine, le *Bulletin d'Ecologie* ouvrant par exemple un numéro spécial par la question :

« L'écologie du paysage : mythe ou réalité ? » (Lefeuvre et Barnaud, 1988) il y a près de vingt ans. Deux ouvrages en français se sont ajoutés à la riche collection des ouvrages en anglais au cours des dernières années (Burel et Baudry 1999 ; Décamps et Décamps, 2004).

Diverses définitions de l'écologie du paysage ont été proposées, soulignant la nécessité de promouvoir des modèles et des théories à propos des relations spatiales, de s'insérer dans une démarche pluridisciplinaire, de construire une science pour l'action (Turner *et al.*, 2001). Dans leur ensemble, ces définitions s'accordent sur l'importance de la configuration de l'espace sur le déroulement des processus écologiques : considérer par exemple non seulement le nombre de bosquets présents dans un espace cultivé, mais aussi leur distribution, leur taille et leur forme. Elles s'accordent aussi sur la nécessité de prendre en compte des espaces plus étendus que ceux habituellement considérés en écologie. Non qu'il s'agisse d'imposer une échelle idéale supposée convenir *a priori* à tous les problèmes, mais plutôt d'identifier au cas par cas quelle échelle s'applique le mieux au problème étudié, sans oublier les relations de cette échelle avec d'autres. Pour beaucoup d'auteurs, la prise en compte de l'homme et de la société paraît également essentielle, tout paysage relevant à la fois de la nature et de la culture, de l'objectif et du subjectif.

Historiquement, le biogéographe allemand Carl Troll inventa le terme de *Landschaftökologie*¹ en 1939, à propos d'analyses de pho-

1. Traduit dans le sens : « préserver, sauvegarder le paysage ».

tographies aériennes. L'écologie du paysage se développa alors en divers pays européens, notamment en Allemagne et en Hollande. Mais elle ne prit vraiment son essor que dans les années 1980, d'une part en s'installant en Amérique du Nord (Risser *et al.*, 1984), d'autre part en intégrant tout un ensemble d'avancées conceptuelles, méthodologiques et technologiques. D'un point de vue conceptuel, s'imposa la nécessité de gérer les espèces et leurs habitats à partir d'approches spatialement explicites, sur de vastes étendues et de longues durées, tout en tenant compte des emboîtements d'échelles par lesquels toute dynamique locale s'inscrit dans une dynamique plus globale. D'un point de vue méthodologique et technologique, les statistiques spatiales, les systèmes d'information géographique ou l'observation de la terre par satellites révolutionnèrent l'analyse de l'organisation des paysages (voir par exemple, Sanders 2001 ; Fortin et Dale, 2005).

Actuellement, une *International Association for Landscape Ecology* (IALE), préside aux destinées de l'écologie du paysage. Créée en 1982, cette association regroupe 1 500 membres et multiplie séminaires et congrès à travers le monde. Elle appelle ses membres à « s'investir dans l'action » et souligne la nécessité de lier les sciences de l'homme et de la nature sur quelques thèmes majeurs, dont : l'organisation spatiale des paysages des plus naturels aux plus urbanisés, les relations entre structure et processus dans ces paysages, l'influence des activités humaines sur la dynamique de ces relations, les conséquences des perturbations à diverses échelles d'espace et de temps².

Après avoir exposé les principes de base, nous précisons ici comment l'écologie du paysage aborde l'organisation de l'espace et, sur l'exemple de la fragmentation des habitats, comment elle relie cette organisation aux processus qui caractérisent les dynamiques des populations et des communautés. Ces analyses conduisent à nous interroger sur les conditions

d'une science pour l'action et, en conclusion, sur la place de l'écologie parmi les disciplines du paysage.

Principes de base

Pour aborder l'organisation de l'espace, l'écologie du paysage part d'un modèle de base simple qu'elle tente de décliner selon différentes échelles emboîtées dans l'espace et dans le temps. Cette base conceptuelle oriente la démarche visant à relier l'organisation de l'espace aux processus écologiques.

1. Un modèle de base simple

Les écologues organisent l'espace en taches, éventuellement reliées par des corridors, sur une trame de fond qualifiée de matrice (*figure 1*). Ce modèle « taches-corridors-matrice » (Forman, 1995) correspond, par exemple, aux bosquets reliés par des haies sur un fond de terres cultivées dans les grandes plaines agricoles. En première hypothèse, toute mosaïque paysagère peut être comparée à une autre à partir de ce modèle : les taches s'avèrent plus ou moins nombreuses, dispersées, grandes, allongées, compliquées ; les corridors plus ou moins larges, rectilignes, continus ; la matrice plus ou moins étendue et homogène. Les lisières ou écotones participent également à cette configuration de base. De ce modèle dépendent les flux et les transferts d'eau, de sédiments, d'énergie, d'espèces animales et végétales, de gènes.

Figure 1. Schéma du modèle Taches-Corridors-Matrice

2. Cf. <http://www.landscape-ecology.org>

Source : d'après Forman (1995).

En outre, le modèle taches-corridors-matrice ouvre une possibilité de dialogue entre le paysagiste, l'ingénieur et le naturaliste (Dramstad *et al.*, 1996). Ces auteurs peuvent voir les taches comme des étendues distinctes de l'espace environnant : bosquets dans les cultures, hameaux dans les campagnes, espaces verts dans les cités. Rares ou nombreuses, petites ou grandes, ces taches dessinent des lisières dont le tracé n'est pas sans incidence sur les échanges qu'elles entretiennent avec la matrice qui les entoure. Et la localisation des taches intervient dans les questions pratiques d'aménagement, lorsqu'il s'agit, par exemple, de localiser des entrepôts, des usines, des décharges. Quant aux corridors, chacun peut y voir soit des voies facilitant l'accès d'une tache à l'autre, soit des filtres séparant deux parties contiguës d'une matrice. Et chacun peut voir dans les réseaux de corridors – haies, chemins, routes, rivières – une façon d'organiser la connexité paysagère, c'est-à-dire les connexions au sein du paysage.

Ce modèle de base a inspiré quelques principes d'aménagement applicables à tout type d'environnement, urbain ou rural, agricole ou forestier, peuplé ou désertique, directement ou indirectement lié aux activités humaines (Dramstad *et al.*, *op. cit.*) :

- Une tache de grande taille comprend normalement plus d'habitats, et donc plus d'espèces, qu'une tache de petite taille.
- Le risque d'extinction locale d'une espèce est plus grand dans une tache isolée, mais dépend aussi des caractéristiques de la matrice dans laquelle les taches sont insérées.
- Les lisières des taches fonctionnent habituellement comme des filtres qui réduisent les influences de l'espace environnant sur la tache elle-même.
- Les espèces tendent à longer les lisières rectilignes et à traverser les lisières contournées.
- Une tache aux limites contournées comprendra un nombre légèrement plus élevé

d'espèces de lisière, mais un nombre nettement plus faible d'espèces d'intérieur, souvent intéressantes pour la conservation.

- Une tache connectée à un réseau de corridors comprend plus d'espèces qu'une tache de même taille séparée du réseau.

La simplicité du modèle de base taches-corridors-matrice et des principes qui en découlent tranche avec la complexité des emboîtements d'échelles d'espace et de temps.

2. L'emboîtement des échelles d'espace et de temps

Les processus écologiques à l'origine de l'organisation d'un paysage se déploient simultanément sur plusieurs échelles d'espace et de temps. L'installation d'un paysage forestier dépend par exemple de processus d'érosion et de dépôt des sédiments sur lesquels s'étend la forêt, des feux qui, plus localement, libèrent des espaces propices à la reprise des successions forestières, des chablis qui, plus localement encore, ponctuent ces espaces de trouées et de clairières. A tout moment, l'organisation d'une forêt reflète l'action combinée de ces processus, réalisés à diverses échelles d'espace et de temps.

En fait, la diversité des échelles doit être prise en compte pour comprendre comment les mosaïques paysagères s'organisent en fonction des variations de topographie, de température, d'humidité, de nature des sols, en fonction également des régimes de perturbation, des interactions biologiques et des activités humaines. Cette même diversité d'échelles doit être prise en compte pour comprendre comment l'organisation des mosaïques paysagères influence les déplacements d'espèces, les propagations des perturbations, les échanges de matière et d'énergie.

À cette complexité s'ajoutent la variabilité et l'imprévisibilité des systèmes environnementaux, d'autant plus élevées que ces systèmes sont peu étendus. Ceci conduit

à l'idée d'une hiérarchie de systèmes emboîtés, dans laquelle les systèmes correspondant aux aires les plus grandes (et aux temps les plus longs) englobent ceux qui correspondent aux aires plus petites (et aux temps les plus courts). Cette façon de voir (O'Neill *et al*, *op. cit.*) n'implique pas forcément une relation de pouvoir d'un rang sur l'autre, ni une relation de contrôle. Elle correspond simplement à une façon d'organiser l'environnement en s'appuyant sur un critère donné. Soit l'écoulement des eaux ce critère, on partira d'un bassin fluvial étendu, celui de la Loire par exemple. On le décomposera en sous-bassins moins vastes – ceux de l'Allier, du Cher, de l'Indre, de la Maine – chacun comprenant des bassins encore moins vastes, jusqu'aux milliers de petits bassins élémentaires directement alimentés par des sources. Chaque système emboîtant ainsi un système d'ordre immédiatement moins élevé est identifié à partir du seul et même critère, ici l'écoulement des eaux.

Autre source de complexité, la notion d'échelle recouvre plusieurs aspects complémentaires. Pour un cartographe, l'échelle est le rapport indiquant par exemple qu'au 1/20 000^e (grande échelle), un centimètre de la carte représente 200 mètres, tandis qu'au 1/2 000 000^e (petite échelle), un centimètre représente 20 kilomètres : plus le dénominateur est grand, plus l'échelle est petite. L'échelle n'est cependant pas toujours interprétée dans le sens des cartographes ; il n'est pas rare de lire « petite échelle » quand un cartographe parle de « grande échelle » et inversement. Pour lever toute ambiguïté, il faut rappeler deux aspects bien distincts de la notion d'échelle :

- le premier correspond à l'étendue représentée, plus ou moins locale ou régionale ;
- le second, au mode de résolution de cette représentation, à sa précision, que les écologues qualifient de grain.

Aussi réserve-t-on les qualifications de « petite » et de « grande » à l'échelle des cartographes, et parle-t-on d'échelles « locale » et « régionale » à propos de l'éten-

due, et d'échelles « fine » et « grossière » à propos du grain. Ces distinctions ont leur importance : un système d'information géographique permet par exemple de modifier, grâce à une fonction de zoom, l'échelle cartographique d'un document mais pas forcément les aspects intéressants de cette échelle. Le passage du régional au local amène à accroître le degré de résolution du grain, à affiner l'information, éventuellement à acquérir de nouvelles données de terrain. Inversement, le passage du local au régional amène à résoudre des problèmes d'extrapolation et d'agrégation de l'information.

Approche de l'organisation de l'espace

La première question posée par l'organisation de l'espace est celle de sa mesure, c'est ensuite celle de sa représentation, et enfin celle de sa modélisation. Ces trois questions s'influencent les unes les autres. Elles forment un ensemble indissociable dans toute approche cohérente de l'organisation de l'espace, et une base pour relier cette organisation aux processus écologiques.

1. Mesurer l'organisation de l'espace

L'écologie du paysage attache une grande importance à la mesure de l'organisation de l'espace. Selon son hypothèse fondatrice, la connaissance de cette organisation permet en effet de prévoir comment les organismes se déplacent, comment les éléments nutritifs sont transférés d'un site à l'autre et comment se propagent les perturbations. Cette connaissance permet aussi de préciser à quel point deux structures spatiales diffèrent l'une de l'autre ou à quel point une même structure a pu changer au fil du temps.

La mesure de l'organisation de l'espace s'appuie sur tout un arsenal d'indices – ou de métriques (Gustafson, 1998). Les plus simples caractérisent une tache par son aire, son périmètre, sa forme, les plus complexes décrivent la composition du paysage (variété et abondance relative des types de taches),

sa configuration (arrangement des taches dans l'espace), la dynamique des mosaïques paysagères (transformations dans le temps des compositions ou des configurations décrites par les indices précédents). Dans leur ensemble, ces indices rendent compte de divers aspects de l'hétérogénéité des mosaïques paysagères. Plus d'une centaine ont ainsi été proposés et continuent à l'être, au point que des mises au point s'avèrent régulièrement nécessaires pour, compte tenu des redondances, ramener l'organisation des mosaïques paysagères à quelques composantes : le nombre de types de taches, leur compacité, leur complexité, leur forme, leurs tailles relatives. Ces composantes sont caractérisées par des indices appropriés, par exemple l'indice de contagion pour la compacité, la dimension fractale pour la complexité, le rapport moyen du périmètre à l'aire pour la forme (Riitters *et al*, 1995).

2. Représenter l'organisation de l'espace

L'interprétation des images de télédétection conduit à une représentation quadrillée de l'espace, avec par exemple des juxtapositions de cases noires pour les aires boisées et de cases blanches pour les aires cultivées, ou de cases de teintes variées pour une diversification plus poussée des couverts. Cette représentation dépendra de choix préliminaires quant :

- au mode de classement des cases,
- à l'échelle du quadrillage,
- à la procédure adoptée pour regrouper les cases en taches paysagères.

Le mode de classement des cases

Il pourra distinguer les terrains bâtis, agricoles, forestiers, les pièces d'eau, etc. ou distinguer dans les terrains bâtis, les quartiers résidentiels, les commerces et les services, les quartiers industriels, les voies de communication. Ces choix influencent l'analyse de la structure paysagère.

L'échelle du quadrillage

Elle influence elle aussi les mesures d'organisation spatiale tant par la taille du grain

que par l'étendue d'aire considérée. Toute augmentation de la taille du grain, c'est-à-dire des cases du quadrillage, diminue par exemple le degré de résolution utilisé, autrement dit la précision. En modifiant la taille des cases d'une image de 5×5 mètres à 30×30 mètres, on transforme les proportions de couvert dans la représentation d'un paysage et, en conséquence, des mesures telles que celles de la taille des taches, leur densité, leur diversité. Et toute augmentation de l'étendue ou de l'aire considérée peut aussi affecter les mesures, indépendamment du grain : plus une carte est étendue, moins les taches risquent d'être tronquées sur les bords de la carte, avec des conséquences sur la taille de ces taches, leur forme, leur complexité, et plus les types de couvert rares pourront se trouver représentés.

La façon de regrouper les cases

Regrouper les cases d'une même catégorie pose un autre problème. Par exemple, si pour composer une tache les cases doivent être accolées par un côté mais non par un angle, la diagonale du fou d'un échiquier ne correspond pas à une tache, mais à une succession de taches individuelles. Dans le cas contraire, cette même diagonale correspond à une seule et même tache. Bref, les taches correspondent à des constructions variables selon qu'il s'agit de s'intéresser aux flux hydriques dans un bassin versant, aux déplacements d'insectes dans un bocage, ou de grands animaux dans un massif montagneux.

Les analyses précédentes s'appuient sur des taches qui regroupent des cases élémentaires semblables, chaque case représentant un type de couvert ou d'utilisation des terres. De telles taches sont définies *a priori* : le type de couvert est choisi au départ, de même que la taille des cases élémentaires et l'étendue du quadrillage. Cette démarche permet de décrire des structures spatiales mais non, par exemple, la variation de l'humidité du sol ou de l'ensoleillement quand on passe d'un site à un autre. La

description de cette variation relève des statistiques spatiales qui, considérant des « variables régionalisées », renseignent sur les valeurs prises par ces variables en fonction de leur localisation. Ainsi, la plupart des variables régionalisées sont-elles caractérisées par leur dépendance spatiale : une mesure de la variable en un point dépend, d'une manière ou d'une autre, de la mesure de cette même variable en un autre point. En montagne par exemple, nous pouvons mesurer la durée d'ensoleillement sur un versant point par point, en nous fixant une certaine distance entre ces points. Si cette distance est de dix mètres, les mesures auront beaucoup plus de chance d'être liées entre elles que si cette distance est de cent mètres. On peut ainsi évaluer une distance en deçà de laquelle les valeurs de la variable considérée – ici la durée d'ensoleillement – dépendent l'une de l'autre. Ceci revient à évaluer une étendue caractérisée par une durée d'ensoleillement relativement semblable. Cette approche permet d'évaluer des étendues d'espace homogènes pour une variable donnée, mais aussi les conséquences possibles de l'hétérogénéité de l'espace. D'où l'intérêt des semivariogrammes et des autocorrélogrammes, outils de l'évaluation des dépendances spatiales (Gergel et Turner, 2002).

En fait, représenter l'hétérogénéité d'un paysage est avant tout une question de choix : choix d'échelles d'espace et de temps, choix d'indices appropriés, de statistiques spatiales convenables. S'appuyer sur une analyse par taches facilite l'interprétation écologique des structures observées ; s'appuyer sur des gradients de variation permet d'identifier l'échelle à laquelle il convient d'analyser une structure spatiale. Les deux approches sont complémentaires.

3. Modéliser l'organisation de l'espace

Tel arrangement de taches d'habitats favorables peut s'avérer propice aux déplacements de telle ou telle espèce car, par connexité, il assure des voies de passage

dans une matrice supposée hostile. Identifier ce type d'arrangement a conduit de nombreux chercheurs à s'appuyer sur des modèles neutres de paysage (Gardner *et al.*, 1987). Soit un paysage représenté par un quadrillage composé de cases occupées ou vides selon qu'elles correspondent ou non à des habitats favorables, et soit le statut de chaque case déterminé par des tirages effectués au hasard. Une telle représentation est qualifiée de « neutre » car, construite de manière aléatoire, elle est indépendante par exemple des conditions de topographie, de perturbations et d'impacts en tous genres.

Imaginons par exemple un damier 10×10 comprenant 45 cases « terre ferme » (proportion $p = 0,45$), le reste représentant de l'eau (figure 2). Les 45 cases terre ferme forment ici 10 groupes distincts dont le plus grand mesure 23 cases. Malgré une proportion de cases sombres égale à 0,45 – presque la moitié – un animal terrestre ne pourra traverser ce damier ni verticalement, ni horizontalement (par hypothèse, l'absence de connectivité selon les angles ne permet pas les passages en diagonale). La théorie de la percolation prévoit que cette traversée ne devient possible que lorsque la proportion de cases sombres s'approche du seuil critique (p_c) de 0,59 dans un quadrillage dont les cases seraient tirées au hasard.

Figure 2. Représentation d'une grille 10×10 cases dans laquelle la proportion d'habitat utilisable est égale à 0,45

Source : d'après Callahan *et al.* (2000).

Les modèles neutres de paysage ont beaucoup évolué en une quinzaine d'années. Les premiers correspondent simplement à la distribution aléatoire d'un habitat sur une grille quadrillée. Si cet habitat est abondant, la grille fonctionne comme un percolateur, imitant une structure paysagère connectée. Si la proportion de cet habitat diminue, un seuil critique apparaît pour lequel l'habitat se fragmente en petits groupes déconnectés. Ces premiers modèles neutres ont été modifiés pour inclure divers états dans le quadrillage et non plus simplement deux états, présence ou absence, d'habitat. On obtient alors des modèles neutres de paysages hétérogènes composés de plusieurs types d'habitats distribués au hasard (With et King, 1997). Des structures encore plus complexes ont été imaginées, donnant aux modèles neutres davantage de réalisme. On a ainsi introduit des corrélations spatiales entre sites, transformant des distributions de type aléatoire en distributions de type contagieux. On a également réparti les habitats par niveaux d'échelles emboîtées, de manière à refléter les structures hiérarchiques réelles, du local au global (Lavorel *et al*, 1993). On a encore utilisé la théorie des fractales pour créer des modèles neutres caractérisés par une variabilité continue, susceptible de produire des mosaïques semblables à celles observées dans des paysages réels. Bref, les modèles neutres ont peu à peu intégré une certaine complexité spatiale, acquérant plus de réalisme et précisant par exemple comment l'abondance et la distribution d'oiseaux et de mammifères varie au fur et à mesure que leurs habitats se fragmentent (Andrén, 1994), ou comment se propage une perturbation telle qu'un feu ou une pullulation de ravageurs (Turner *et al*, *op. cit.*).

Un riche ensemble de modèles permet actuellement d'analyser les structures spatiales – on en trouvera un exposé très complet dans l'ouvrage publié sous la direction

de Sanders (2001). Pour leur part, les modèles neutres de paysage ont aidé à comprendre quels effets pouvaient avoir les structures paysagères sur divers processus écologiques. Théoriquement, ils ont souligné à quel point de petites variations de la proportion p d'un habitat (et les changements de structure associés à ces petites variations) peuvent entraîner des changements soudains de connectivité. Pratiquement, ils ont permis de prévoir comment différentes structures d'un paysage peuvent affecter des processus écologiques tels que des déplacements d'animaux, des dispersions de graines, des flux de gènes (With *et al*, 1997). Il convient toutefois de faire bon usage des modèles neutres de paysage, bien voir par exemple que la valeur d'un seuil critique de percolation dépend des hypothèses faites sur la distribution des habitats ou sur le mode de déplacement des espèces animales ou végétales considérées. Il faut voir ces modèles avant tout comme des constructions théoriques dont le rôle est de fournir des hypothèses à tester en s'appuyant sur des observations réelles, soit pour confirmer, soit pour infirmer ces hypothèses. Un modèle neutre de paysage représente donc un des standards auxquels se référer. Que ce modèle s'accorde avec un ensemble d'observations ne prouve pas qu'il corresponde à la réalité, mais suggère des hypothèses dont il reste à établir la validité.

L'organisation de l'espace liée aux processus écologiques

C'est peut-être en matière de biodiversité qu'apparaît le mieux le besoin de relier l'organisation de l'espace aux processus écologiques, comme le montre entre autres l'exemple des paysages agricoles (Burel *et al*, 1998). Une règle simple stipule qu'un groupe de plantes, d'insectes, d'oiseaux ou de mammifères, comprendra d'autant plus d'espèces qu'il disposera d'une aire plus

étendue. Cette relation aire-espèces, énoncée par von Humboldt en 1807, fut d'abord vérifiée en milieu insulaire : dans une même région biogéographique, le nombre d'espèces d'oiseaux ou de mammifères capables de se maintenir sur une île est doublé quand on multiplie par dix l'aire de cette île ; ce nombre est au contraire réduit de moitié à plus ou moins brève échéance quand l'aire de l'île est divisée par dix. Or, cette relation s'applique aussi aux fragments – ou taches – d'habitats isolés en pleine terre. Ainsi, les parcs nationaux de l'ouest de l'Amérique du Nord, peu à peu devenus des « îles » dans des « océans » de terres cultivées ont vu le nombre d'espèces de mammifères s'y établir conformément à la relation aire-espèces.

1. La fragmentation des habitats

Le processus de fragmentation transforme une surface relativement vaste de l'habitat d'une espèce en fragments de plus en plus petits. Au cours de ce processus, l'aire totale d'origine diminue et les fragments en place s'isolent progressivement les uns des autres. De multiples causes peuvent être à l'origine de ce processus : chablis créant des clairières dans une forêt, labours éparpillant des bosquets au milieu des terres cultivées, dissémination aléatoire de telle ou telle espèce.

La fragmentation des habitats subdivise les populations, chaque fragment pouvant abriter une population locale susceptible d'évoluer isolément de celles situées dans les autres fragments, notamment en fonction de l'aptitude des espèces à se déplacer et de l'arrangement des fragments dans l'espace. Divers aléas démographiques et environnementaux peuvent en outre frapper d'extinction certaines populations locales, d'autant plus qu'elles occupent des fragments petits, isolés et faiblement peuplés. Deux modèles de populations subdivisées sont souvent évoqués pour traduire la dynamique des populations impliquées (*figure 3*).

Dans le premier modèle (continent-île),

une population locale, dite « source », fournit des individus à d'autres populations locales, dites « puits », maintenues occupées par des immigrations.

Dans le second modèle (métapopulation), toute population locale se comporte alternativement en « source » et en « puits ». Ce second modèle suppose un double contrôle de la dynamique des populations : au niveau local, par le jeu de la natalité, de la mortalité et des aléas environnementaux ; au niveau régional, par le jeu de l'immigration et de l'émigration entre les fragments.

Figure 3. Exemples de structures de populations subdivisées selon les notions de continents-îles et de métapopulation

Dans le premier cas, un seul fragment joue le rôle de « source » vis-à-vis de tous les autres. Dans le second cas, par le jeu des colonisations et des extinctions, tout habitat peut être à la fois « source » et « puits ».

Source : d'après McCauley, in Hansson et al. (1995).

2. Dynamique des métapopulations

Une métapopulation correspond donc à un ensemble de populations locales apparaissant et disparaissant indépendamment les unes des autres, comme clignotent certaines guirlandes électriques dans les vitrines de Noël. Cette métaphore, qualifiée de l'une des plus stimulantes de la dynamique des populations (Kareiva et Wennergren, 1995), s'appuie sur le modèle de Levins (1969) (*encadré 1*).

Encadré 1. Principe du modèle de Levins

Soit une espèce dont l'habitat est éclaté en un grand nombre de fragments. Appelons P la proportion des fragments occupée par cette espèce ; il s'ensuit que $1-P$ est la proportion de fragments inoccupée. À cause d'aléas, chaque population localement installée dans un fragment a une probabilité d'extinction e . Dans ces conditions, l'ensemble de ces populations locales – ou métapopulation – est appelé, à terme, à disparaître. Il peut toutefois ne pas en être ainsi si des individus venant des fragments encore occupés colonisent des fragments inoccupés.

Le taux de cette colonisation c étant proportionnel à la fois à P (proportion de fragments occupés) et à $1-P$ (proportion de fragments inoccupés), le taux d'extinction e étant pour sa part proportionnel à P , la proportion de fragments occupés varie dans le temps selon l'équation : $dP/dt = cP(1-P) - eP$

Un calcul rapide montre qu'un équilibre ($dP/dt = 0$) est atteint pour : $P = 1 - e/c$

Le modèle de Levins traduit l'idée qu'une métapopulation sujette à extinctions locales persiste tant que des colonisations viennent compenser ces extinctions. La proportion d'habitats occupés diminue quand la taille moyenne des fragments diminue (ce qui augmente le risque d'extinction) et quand la distance entre fragments augmente (ce qui diminue la probabilité de colonisation). Ce modèle simplifie la réalité dans la mesure où il suppose la présence d'un grand nombre de fragments semblables, et l'existence de populations également aptes à coloniser tout fragment inoccupé, quelles que soient leurs positions de départ. Il suppose aussi que l'émigration et l'immigration n'affectent pas les dynamiques locales des populations en place dans les fragments occupés.

Cependant, ce modèle se révèle capable de prévoir le sort d'une métapopulation dès lors que :

1. les fragments hébergent des populations locales susceptibles de se reproduire sur place,
2. toute population locale risque l'extinction, quelle que soit sa taille,
3. les distances entre fragments permettent à d'éventuels colonisateurs d'atteindre les fragments inoccupés,
4. des dynamiques asynchrones mettent les populations locales à l'abri d'une extinction générale simultanée (sauf, bien sûr, catastrophe majeure).

Or, ces conditions d'application du modèle ont été découvertes par Hanski *et al.* (1995) dans ce qui constitue l'exemple le mieux connu au monde d'une véritable dynamique de métapopulation – celui d'un papillon, la mélitée du plantain, dont les chenilles se développent dans de petites prairies sèches à plantain qui forment autant de fragments d'habitats potentiels pour les papillons. Cet exemple ne représente pas un cas unique : d'autres dynamiques de type métapopulation ont été observées pour d'autres espèces de papillons, certains coléoptères inféodés aux arbres morts, des daphnies des flaques temporaires des creux de rochers, des grenouilles dont les têtards se développent dans les mares des plaines inondables, des passe-reaux et de petits mammifères des bosquets disséminés dans des régions agricoles...

Comment prévoir si une métapopulation durera en dépit de telle ou telle réduction du nombre ou de l'aire de certains des fragments dont elle dispose encore ? Répondre à cette question suppose l'appui de modèles qui, contrairement à celui de Levins, traitent l'espace de façon explicite. La fonction d'incidence correspond à un de ces modèles : celui d'Hanski (1994) (*encadré 2*). Elle met en relation la probabilité à long terme du fragment d'habitat i d'être occupé, appelée son incidence J_i , avec sa probabilité (supposée constante) C_i d'être colonisé par unité de temps s'il est inoccupé et, inversement, sa probabilité (supposée aussi

Encadré 2. Fonction d'incidence

Imaginons qu'un fragment d'habitat i présente une probabilité constante C_i d'être colonisé par unité de temps s'il est inoccupé et, inversement, une probabilité constante E_i d'être frappé d'extinction s'il est occupé. Imaginons encore qu'une seule de ces éventualités, extinction ou colonisation, se produise par unité de temps. Alors, la probabilité à long terme du fragment d'habitat i d'être occupé, appelée son incidence J_i , correspond à la fonction :

$$J_i = C_i / C_i + E_i$$

On notera que E_i , la probabilité d'extinction, tend à diminuer lorsque l'aire du fragment augmente (les petits fragments hébergent de petites populations plus vulnérables) et que C_i , la probabilité de colonisation, tend à diminuer lorsque l'isolement augmente (le nombre d'immigrants atteignant le fragment diminue). On pourra donc estimer la probabilité d'un fragment i d'être occupé à partir de paramètres tels que l'aire de ce fragment, son éloignement par rapport aux autres fragments et les possibilités de déplacement de l'espèce étudiée.

constante) E_i d'être frappé d'extinction s'il est occupé. Des formulations plus élaborées de la fonction d'incidence ont été proposées pour simuler des situations plus complexes, comprenant par exemple des fragments nombreux et variés. Quelles que soient ces formulations, le modèle basé sur la fonction d'incidence permet de relier les probabilités d'extinction et de colonisation aux aires des fragments et à leur isolement, en s'appuyant sur des données de terrain. Il devient alors possible de simuler la dynamique d'occupation d'un ensemble de fragments à partir d'un état donné et, par suite, d'estimer quelle taille atteindra une métapopulation pour telle ou telle condition d'équilibre. Il devient aussi possible d'estimer le risque d'extinction d'une métapopulation en fonction de tel ou tel niveau de destruction des fragments habitables.

Le modèle des métapopulations ne s'applique certainement ni à toutes les espèces, ni à toutes les situations. Il se révèle toutefois utile car il attire l'attention sur l'existence de seuils de colonisation au-dessous desquels une métapopulation s'engage sûrement dans un processus d'extinction. Il révèle aussi qu'une espèce ne réagit qu'avec du retard à la réduction de sa surface habitable et peut hanter pendant une période relativement longue des espaces dans lesquels elle n'a plus d'avenir (Hanski, 2001). Le concept de métapopulation crée un lien entre les approches théo-

riques et empiriques de l'influence des structures spatiales sur les processus écologiques, notamment quand il s'agit de comprendre les effets de l'organisation de l'espace sur la génétique des populations.

Les colonisations constituent en effet autant d'événements fondateurs qui influencent la variation génétique dans l'ensemble d'une métapopulation. Cette influence dépend du nombre d'individus impliqués dans les événements fondateurs, mais aussi du nombre de populations locales d'où proviennent ces individus. Ainsi, si les individus fondateurs correspondent à un échantillon au hasard de toutes les populations locales possibles, les gènes de diverses populations locales sont mélangés pendant le processus de colonisation. Si, au contraire, les individus fondateurs proviennent d'une seule population locale parmi l'ensemble des possibles, ce mélange ne se produit pas. Les modalités de la colonisation peuvent donc – ou non – favoriser le mélange de génotypes et peser sur l'organisation génétique de l'ensemble. Le fonctionnement des métapopulations est ainsi source de nombreuses hypothèses sur les interactions entre structures spatiales et dynamiques des populations : adaptations à la fragmentation des habitats, action de la sélection naturelle, identification des conditions d'expression des effets génétiques du renouvellement des populations

locales. La réponse à ces questions implique de confronter les résultats des modèles à l'organisation des fragments dans l'espace et dans le temps (McCauley, 1995), et de combiner écologie du paysage et génétique des populations (Manel *et al.*, 2003).

3. Processus d'extinction en habitat fragmenté

Dans le cas d'une espèce isolée, le modèle de Levins montre que la proportion de fragments habités par une métapopulation varie en fonction des taux de colonisation et d'extinction. Cette proportion augmente en effet quand augmente le taux de colonisation des fragments inhabités à partir de fragments habités ; elle diminue quand augmente le taux d'extinction des fragments habités. Si, à cette dynamique, s'ajoute une destruction des fragments – habités et inhabités – on montre que la métapopulation décline inexorablement jusqu'à extinction à partir d'un certain seuil de destruction des fragments.

Supposons alors que plusieurs espèces soient en compétition pour une même ressource, on raisonne alors sur des métacommunautés (plusieurs espèces) et non sur des métapopulations (une seule espèce). Supposons aussi qu'existe une hiérarchie par laquelle toute espèce déloge à terme les espèces moins compétitives des fragments où elle se trouve et peut coloniser tout fragment encore inoccupé. Dans cette hypothèse, la coexistence entre ces espèces n'est possible que si les meilleurs compétiteurs se déplacent moins facilement d'un fragment à l'autre que les compétiteurs inférieurs ; autrement dit, si ces derniers sont d'autant plus aptes à coloniser de nouveaux fragments qu'ils occupent une position modeste dans la hiérarchie (Tilman, 1994). Si tel n'était pas le cas, les compétiteurs inférieurs disparaîtraient, exclus par les compétiteurs supérieurs. On a pu alors montrer, par simulation (Tilman *et al.*, 1994), qu'après une période de latence, la destruction d'une proportion d'habitat identique à celle qu'il occupe conduit à l'extinction du compétiteur

dominant, quels que soient les sites détruits (s'il occupe 25 % des sites, la destruction au hasard de 25 % de sites quelconques le conduit à l'extinction aussi sûrement qu'une destruction ciblée sur les sites occupés). On a pu également montrer que si, dans l'ordre hiérarchique, le meilleur compétiteur est le plus abondant tandis que le moins bon compétiteur est le moins abondant, la destruction progressive de l'habitat conduit à l'extinction des espèces les plus abondantes (les meilleurs compétiteurs) avant l'extinction des espèces les moins abondantes (les moins bons compétiteurs). Ces résultats supposent l'existence d'une sorte de compromis entre l'aptitude à la compétition et l'aptitude au déplacement. Ils supposent également que les meilleurs compétiteurs soient les plus abondants et que la destruction des fragments se produise au hasard et non par blocs comme on l'observe souvent. Autant d'hypothèses qui, avec d'autres, appellent à confronter la théorie à la réalité du terrain, mais soulignent le caractère insidieux de la fragmentation des habitats : d'abord inaperçue, elle affecte en priorité des espèces qui, plus efficaces que les autres dans l'utilisation de l'espace, marquent considérablement le fonctionnement des écosystèmes et la structure des paysages.

Les conditions d'une science pour l'action

L'écologie du paysage se présente souvent comme une science tournée vers l'action en matière d'aménagement des territoires (Wiens, 1999). Il n'en sera vraiment ainsi qu'en reliant l'organisation de l'espace et les processus de fonctionnement, dans un contexte toujours changeant d'utilisation des territoires, autrement dit en intégrant l'approche géographique et l'approche écologique de l'étude des paysages (Opdam *et al.*, 2002). Et il n'en sera vraiment ainsi qu'en appliquant les concepts et les méthodes de l'écologie du paysage aux pratiques de planification (Burel et Baudry, 1999). Les

exemples se multiplient en ce domaine, depuis les projets d'aménagement des paysages en agriculture (Ambroise *et al*, 2000), jusqu'à ceux qui concernent les routes et les autoroutes (Forman *et al*, 2003) ou les abords des fleuves et des rivières (Naiman *et al*, 1989, 2005).

Les paysages du bocage sont exemplaires à cet égard, avec les haies qui accompagnant l'agriculture ouest européenne depuis la préhistoire, atteignent leur apogée au Moyen-Age, furent largement supprimées après la seconde guerre mondiale, puis replantées à partir des années 1970 pour leur rôle de régulation, vis à vis du cycle de l'eau, des transferts de sédiments, et des pollutions diffuses (Baudry et Jouin, 2003). Les paysages de polders livrent un autre exemple d'application des concepts et des méthodes de l'écologie du paysage à une région marquée par des activités humaines particulièrement intenses, tour à tour productrices et destructrices de milieux continuellement modifiés (Vos et Opdam, 1993). Enfin, ces dernières années, les pratiques d'aménagement urbain révèlent un état d'esprit particulièrement prometteur, tant en Europe (Forman, 2004) qu'en Amérique du Nord (Cadenasso *et al*, 2006). En France, les chartes paysagères représentent des guides pour l'action, élaborés en concordance avec les acteurs institutionnels, économiques, sociaux et culturels du territoire, dans le souci « d'une signification autant culturelle qu'écologique » (Gorgeu et Jenkins, 1995). Elles replacent le paysage au cœur de la notion de développement durable.

Il existe en effet une version paysagère du développement durable (Donadieu, 2002), qui conduit à reconnaître aux différents discours paysagers leurs légitimités : au discours de la « représentation culturelle », comme à celui de la « réalité objective », comme à celui de « l'expérience paysagère ». Ces discours s'appellent les uns les autres, se contaminent, avec des passages incessants d'un type à l'autre, des glissements de points de vue (Besse, 2000).

Le paysage est devenu une catégorie d'action publique où s'exprime tout un éventail de dimensions : symboliques, techniques, politiques, voire sensibles et esthétiques (Candau et Le Floch, 2002). Il revient aux écologues de se soucier de la façon dont leurs connaissances sont transmises et interprétées, et de rappeler la nature même de ces connaissances : ni dogmatiques, ni idéologiques, mais simplement scientifiques, c'est à dire démontrables, réfutables, et modifiables (Décamps, Décamps, 2004).

Ce souci doit être cultivé comme le montre l'usage de la notion de corridor en biologie de la conservation. En toute logique, la présence de corridors – ou de « connexions biologiques » (Clergeau et Désiré, 1999) – s'oppose à l'isolement de petites populations et, en facilitant les échanges, atténue les risques d'extinctions locales. À cet égard, l'utilité de certaines structures linéaires a pu être clairement démontrée, tant en ce qui concerne les flux d'espèces (Gonzalez *et al*, 1998) que de gènes (Hale *et al*, 2001). Mais toutes les structures linéaires n'offrent pas des conditions idéales de cheminement à toutes les espèces (Rosenberg *et al*, 1997) ; certaines, trop étroites ou trop longues, rendent les déplacements périlleux, d'autres facilitent la dissémination d'espèces envahissantes, de maladies, de parasites indésirables. Ces questions obligent à réfléchir aux conséquences possibles de la mise en connexion des habitats fragmentés : elles ont un coût, qu'il convient de compenser par des avantages suffisamment nets pour les populations à protéger. L'efficacité des corridors dépend des espèces considérées et des conditions ambiantes, d'où la nécessité d'une connaissance approfondie des comportements, des préférences, des traits d'histoire de vie, de l'évolution des habitats en place. D'où également une prise en compte des diverses fonctions des structures linéaires dans un paysage : corridor favorisant la circulation, mais aussi habitat, barrière, filtre, repère, sans oublier une fonction esthétique.

Conclusion

Nouveaux défis, nouveaux enjeux

L'écologie du paysage a pour ambition de comprendre comment l'organisation de l'espace qui nous entoure interfère avec les processus qui animent la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes. Cette ambition passe par l'idée du caractère inséparable de « la nature » et de « l'homme et la société ». Et conduit les écologues à s'ouvrir à d'autres disciplines, souvent mieux armées pour traiter de l'espace et de l'humain : la géographie, l'histoire, l'anthropologie, l'économie, la sociologie... À s'ouvrir aussi aux points de vue sensibles, pas toujours aussi facilement isolables qu'on le dit des points de vue scientifiques (Tiberghien, 1999).

Comprendre les causes et les conséquences de l'hétérogénéité spatiale oblige en effet à s'insérer dans une pluralité d'approches dans la mesure où tout paysage témoigne d'une culture, d'une mémoire, d'une sensibilité, d'un savoir-faire avec un environnement créé et récréé au fil du temps (Nassauer, 1997). Il ne s'agit donc pas d'assimiler les systèmes écologiques à une nature sauvage supposée saine et belle, oubliant la dimension sociale de notre perception paysagère. Mais il s'agit d'analyser la capacité de résilience de ces socio-écosystèmes aux perturbations naturelles ou provoquées – « *l'aptitude de la terre à se renouveler elle-même* » (Leopold, 1949) –, tout en admettant que les processus naturels transforment les paysages, au même titre que les processus sociaux, nos pratiques et nos usages, nos perceptions, le poids de nos codes esthétiques (Corbin, 2001).

Dans ces conditions, l'invention des paysages passe par une hétérogénéité construite, organisée et équilibrée – une « hétérodite » (Lassus, 2004) –, et relève d'une orchestration interdisciplinaire. Selon les concerts, diverses disciplines sont convoquées, des sciences de la nature à celles de l'homme et de la société. Aucune place n'est *a priori*

réservée : à chaque discipline de trouver la sienne. Il restera toujours à l'écologie du paysage à trouver sa place dans le concert des approches paysagères, sans se diluer, sans se perdre. « En connivence » avec d'autres approches. À cet égard, le programme « politiques publiques et paysages » lancé en 1998 par le ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement témoigne du renouvellement des questions posées en France par la recherche sur le paysage (Luginbühl, 2004). Cependant, ce programme n'a pas vraiment rapproché l'écologie et les sciences humaines comme on pouvait l'espérer (Terrasson, 2006). Or, les défis et les enjeux paysagers du XXI^e siècle ne sauraient se passer de l'écologie, du moins tant qu'on admettra que le paysage est « *une partie de territoire telle que perçue par les populations, dont le caractère résulte de l'action de facteurs naturels et/ou humains et de leurs interrelations* » (Conseil de l'Europe, 2000). Parce qu'ils évoluent sous l'effet des forces naturelles et de l'action des êtres humains, parce que leurs éléments naturels et culturels doivent y être considérés simultanément, les paysages permettent une approche interdisciplinaire de l'utilisation durable des biens et des services rendus par les écosystèmes (*Millennium Ecosystem Assessment*, 2005).

D'autant plus qu'en quelques années, le réchauffement climatique est venu s'ajouter aux multiples causes de transformation des paysages, imposant de nouveaux défis à la recherche. Ces transformations modifient de vastes espaces, sur l'ensemble de la planète et, quelles que soient les régions touchées, polaires ou tropicales, sous le regard de tous. Chaque jour nous apporte en effet de nouvelles images de paysages perturbés par le retrait des glaciers, la sécheresse, les incendies, les tempêtes, les inondations... La recherche sur les paysages ne saurait actuellement progresser sans prendre en compte l'écologie de ces perturbations, dans une approche intégrée de la vulnérabilité et de la résilience des paysages au réchauf-

fement climatique (Décamps, 2007). Une approche intégrée car il s'agit d'associer au défi du réchauffement climatique ceux de l'érosion de la biodiversité et des modifica-

tions de l'utilisation des terres – des défis dont témoigneront de plus en plus les paysages des neuf milliards d'humains prévus à l'horizon 2050. ■

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen T.-H.-F., Starr T.-B. (1982). *Hierarchy, Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press.
- Ambroise R., Bonneau F., Brunet-Vinck V. (2000). *Agriculteurs et paysages. Dix exemples de projets de paysage en agriculture*. Dijon, Educagri Editions.
- Andrén H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: a review. Blackwell, *Oikos* 71, p. 355-366.
- Baudry J., Jouin A. (Coord.) (2003). *De la haie aux bocages. Organisation, dynamique et gestion*. Paris, INRA.
- Besse J.-M. (2000). Le paysage et les discours contemporains. Prolégomènes. In Brisson J.-L. (Dir.), « *Le jardinier, l'artiste et l'ingénieur* ». Paris, Les éditions de l'imprimeur.
- Burel F., Baudry J. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris, Tec & Doc.
- Burel F., Baudry J., Butet A., Clergeau P., Delettre Y., Le Cœur D., Dubs F., Morvan N., Paillat G., Petit S., Thenail C., Brunel E., Lefeuvre J.-C. (1998). Comparative Biodiversity along a Gradient of Agricultural Landscapes. Paris, *Acta Oecologica* 19, p. 47-60.
- Cadenasso M.-L., Pickett S.-T.-A., Grove J.-M. (2006). Integrative Approach to Investigating Human-natural Systems: the Baltimore ecosystem study. Paris, *Natures Sciences Sociétés* 14, p. 4-14.
- Callahan H.-S., Will-Wolf S., Allen T.-F.-H. (2000). Teaching about Landscape Ecology: developing and applying neutral models. *Bulletin Ecological Society America*, 81, p. 76-79.
- Candau J., Le Floch S. (2002). Le paysage comme catégorie d'action publique ? *Natures Sciences Sociétés*, 10, p. 59-65.
- Clergeau P., Désiré G. (1999). Biodiversité, paysage et aménagement : du corridor à la zone de connexion biologique. *Mappe-monde*, 55, p. 19-23.
- Conseil de l'Europe (2000). *Convention Européenne du Paysage*.
- Corbin A. (2001). *L'homme dans le paysage*. Paris, Editions Textuel.
- Décamps H. (2007). Les systèmes écologiques face au changement climatique. *Responsabilité & Environnement*, 47, p. 43-48.
- Décamps H., Décamps O. (2004). *Au printemps des Paysages*. Paris, Buchet-Chastel.
- Dramstad W.-E., Olson J.-D., Forman R.-T.-T. (1996). *Landscape Ecology Principles in Landscape Architecture and Land-use Planning*. Island Press.
- Donadieu P. (2002). *La société paysagiste*. Actes Sud.
- Farina A. (1998). *Principles and methods in landscape ecology*. Chapman & Hall.
- Forman R.-T.-T. (1995). *Land Mosaics. The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge, University Press.
- Forman R.-T.-T., Sperling D., Bissonette J.-A., Clevenger A.-P., Cutshall C.-D., Dale V.-H., Fahrig L., France R., Goldman C.-R., Heanue K., Jones J.A., Swanson F.-J., Turrentine T., Winter T.-C. (2003). *Road ecology. Science and Solutions*. Island Press.
- Forman R.-T.-T. (2004). *Mosaico territorial para la region metropolitana de Barcelona*. Barcelone, Ferré-Olsina.
- Fortin M.-J., Dale V. (2005). *Spatial Analysis. A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press.

- Gardner R.-H., Milne B.-T., Turner M.-G., O'Neill R.-V. (1987). Neutral Models for the Analysis of Broad-Scale Landscape Patterns. Springer, *Landscape Ecology*, 1, p. 19-28.
- Gergel S.-E., Turner M.-G. (2002). *Learning Landscape Ecology: a practical guide to concepts and techniques*. Springer.
- Gonzalez A., Lawton J.-H., Gilbert F.-S., Blackburn T.-M., Evans-Freke I. (1998). Metapopulation Dynamics, Abundance, and Distribution in a Microecosystem. *Science*, n° 281, p. 2045-2047.
- Gorgeu Y., Jenkins C. (Dir.) (1995). *La charte paysagère*. Paris, La Documentation Française.
- Gustafson E.-J. (1998). Quantifying Landscape Spatial Pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, n° 1, p. 143-156.
- Hale M.-L., Lurz P.-W., Shirley M.-D., Rush-ton S., Fuller R.-M., Wolff K. (2001). Impact of Landscape Management on the Genetic Structure of Red Squirrel Populations. *Science*, n° 293, p. 2246-2248.
- Hanski I. (1994). A Practical Model of Population Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, n° 63, p. 151-162.
- Hanski I., Pakkala T., Kuussaari M., Lei G. (1995). Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, n° 72, p. 21-28.
- Hanski I. (2001). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Hansson L., Fahrig L., Merriam G. (Eds). (1995). *Mosaic landscapes and ecological processes*. London, Chapman & Hall.
- Kareiva P., Wennergren U. (1995). Connecting Landscape Patterns to Ecosystem and Population Processes. *Nature*, n° 373, p. 299-302.
- Lassus B. (2004). *Préface*. In Décamps H., Décamps O., « *Au printemps des Paysages* », Paris, Buchet-Chastel.
- Lavorel S., Gardner R.-H., O'Neill R.-V. (1993). Analysis of Patterns in Hierarchically Structured Landscapes. *Oikos*, n° 67, p. 521-528.
- Lefeuvre J.-C., Barnaud G. (1988). Ecologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bulletin d'Écologie* n° 19, p. 493-522.
- Leopold A. (1949). *A Sand County Almanac*. Oxford University Press.
- Levins R. (1969). Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin Entomological Society of America*, n° 15, p. 237-240.
- Luginbühl Y. (2004). *Programme de recherche Politiques publiques et paysages : synthèse des résultats scientifiques*. Rapport du ministère de l'Écologie et du Développement durable.
- Mac Arthur R.-H. (1972). *Geographical Ecology Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press.
- Mac Arthur R.-H., Wilson E.-O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Manel S., Schwartz M.-K., Luikart G., Taberlet P. (2003). *Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics*. Trends in Ecology and Evolution, n° 18, p. 189-197.
- McCauley D.-E. (1995). Effects of Population Dynamics on Genetics in Mosaic Landscapes. In Hansson L., Fahrig L., Merriam G. (Eds), "*Mosaic landscapes and ecological processes*".
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Naiman R.-J., Décamps H., McClain M. (2005). *Riparia: Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Academic Press.
- Naiman R.-J., Décamps H., Pastor J., Johnston C.-A. (1989). The Potential Importance of Boundaries to Fluvial Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, n° 7, p. 289-306.
- Nassauer J.-I. (Ed) (1997). *Placing nature. Culture and Landscape Ecology*. Island Press, Washington, DC.

- O'Neill R.-V., De Angelis D.-L., Waide J.-B., Allen T.-H.-F. (1986). *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press.
- Opdam P., Foppen R., Vos C. (2002). Bridging the Gap Between Ecology and Spatial Planning in Landscape Ecology. *Landscape Ecology*, n° 16, p. 767-779.
- Riitters K.-H., O'Neill R.-V., Hunsaker C.-T., Wickham J.-D., Yankee D.-H., Timmins S.-P., Jones K.-B., Jackson B.-L. (1995). A Factor Analysis of Landscape Pattern and Structure Metrics. *Landscape Ecology*, n° 10, p. 23-39.
- Risser P.-G., Karr J.-R., Forman R.-T.-T. (1984). *Landscape Ecology: directions and approaches*. Special Publication 2. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Rosenberg D.-K., Noon B.-R., Meslow E.-C. (1997). Biological Corridors: form, function, and efficacy. *BioScience*, n° 47, p. 677-687.
- Sanders L. (Dir.) (2001). *Modèles en analyse spatiale*. Paris, Lavoisier.
- Terrasson D. (2006). Un tournant dans la recherche sur le paysage en France : contexte et apports du programme Politiques publiques et paysages. *Natures, Sciences, Sociétés*, n° 14, p. 187-195.
- Tiberghien G.-A. (1999). L'écologie du paysage comme métaphore artistique. *Les Carnets du Paysage* n° 3, p. 48-55.
- Tilman D. (1994). Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, n° 75, p. 2-16.
- Tilman D., May R.-M., Lehman C.-L., Nowak M.-A. (1994). Habitat Destruction and the Extinction debt. *Nature*, n° 371, p. 65-6.
- Tilman D., Kareiva P. (Eds.) (1997). *Spatial Ecology. The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Turner M.-G. (1989). Landscape Ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 20, p. 171-197.
- Turner M.-G., Gardner R.-H., O'Neill R.-V. (2001). *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer.
- Vos C.-C., Opdam P. (1993). *Landscape Ecology of a Stressed Environment*. London, Chapman & Hall.
- Wiens J.-A. (1999). *The science and practice of landscape ecology*. In Klopatek J.-M., Gardner R.-H. (Eds.), "*Landscape Ecological Analysis: issues and applications*", Springer.
- Wiens J.-A., Moss M.-R., Turner M.-G., Mladenoff D.-J. (2007). *Foundation Papers in Landscape Ecology*. Columbia University Press.
- With K.-A., Gardner R.-H., Turner M.-G. (1997). Landscape Connectivity and Population Distribution in Heterogeneous Environments. *Oikos*, n° 78, p. 151-169.
- With K.-A., King A.-W. (1997). The Use and Misuse of Neutral Landscape Models in Ecology. *Oikos*, n° 79, p. 219-229.