

Fragmentation des habitats et dynamique de la biodiversité

John. D. Thompson⁽¹⁾ et Ophélie Ronce⁽²⁾

(1) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), Montpellier

(2) Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM)

Regard [R6](#), édité par Anne Teyssède

Mots clés : Fragmentation, habitats, changements globaux, écologie, biodiversité, dynamique, paysage, métapopulations, populations, connectivité, facteurs d'impact.

La fragmentation, un processus multiforme

Rares sont les habitats non fragmentés à un certain degré. De nombreuses régions témoignent de la transformation des paysages, voire de leur transfiguration, par des activités humaines telles que l'urbanisation, la construction de routes, la déforestation ou l'intensification de l'agriculture. Ces activités réduisent les effectifs de certaines espèces, modifient leur distribution dans l'espace et les possibilités d'échanges entre populations, et mettent au contraire en contact des espèces d'habitats différents jusque là isolées. Mais qu'est-ce vraiment que la fragmentation d'un habitat ? Un patron à cartographier ? Une modification du fonctionnement de l'écosystème à décrypter ?

La fragmentation décrit un ensemble de processus qui transforme une surface continue d'habitat naturel en un nombre plus ou moins important de fragments de taille variable. L'ensemble de milieux qui en résulte – souvent hétérogène – séparant les fragments est communément désigné par le terme de « matrice » (Wilcove et al. 1986). La perte d'habitat peut se faire de plusieurs manières avec des conséquences très variables pour sa configuration spatiale (figure 1).

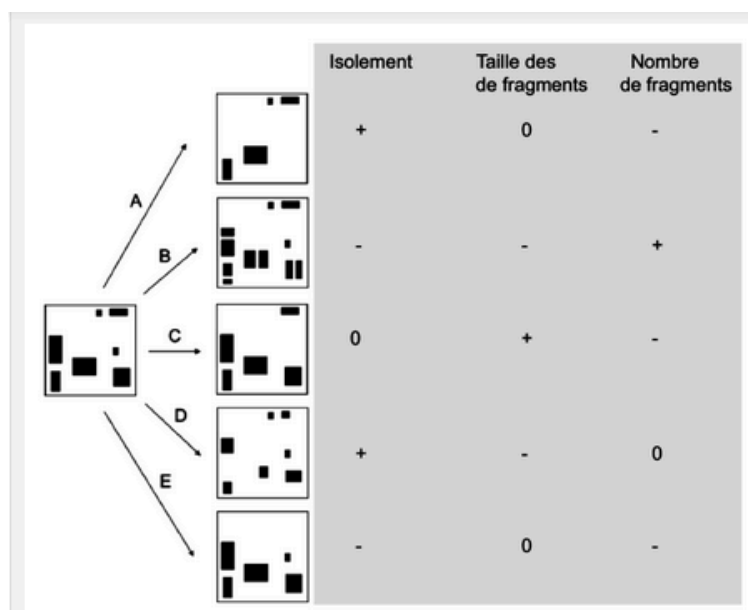


Fig.1 : La perte d'habitat peut se faire de plusieurs manières avec des conséquences très variables pour sa configuration spatiale. Dans certains cas le nombre de fragments diminuer (-) pendant que le degré d'isolement augmente (+), sans pour autant influencer (0) la taille moyenne des fragments (schéma A). Dans d'autres circonstances, le degré d'isolement diminue au contraire avec une augmentation du nombre de fragments de taille plus petite (schéma B). On peut aussi observer une augmentation soit de la taille moyenne des fragments lié à la perte des plus petits fragments (C) soit un nombre constant de fragments, de plus petite taille et plus isolés (schéma D). Finalement, une diminution du nombre de fragments peut également être compatible avec une diminution de leur isolement (schéma E)!

La fragmentation peut se manifester par : (i) la réduction en surface d'un habitat, (ii) l'isolement de parcelles/fragments de l'habitat dans le paysage, (iii) l'augmentation du nombre de parcelles, (iv) la réduction de la taille de ces parcelles et (v) de plus grandes distances entre celles-ci, et (vi) une modification des propriétés de la matrice qui affecte le déplacement des individus...

Des conséquences complexes

A l'image de la diversité de processus qui sous-tendent la fragmentation, l'étude de ses conséquences sur la diversité et le fonctionnement des communautés, sur la viabilité des populations et sur leur capacité de réponse évolutive, a produit des résultats d'une grande variété. L'analyse spatiale des patrons paysagers, comme le nombre et la distance entre les parcelles ou fragments d'habitat, ne renseigne que très partiellement sur le devenir des populations vivant dans ces fragments si elle n'est pas couplée à une analyse de la dispersion dans ces paysages, du fonctionnement démographique et génétique des populations. Par exemple, l'ouverture d'un habitat forestier liée à sa fragmentation facilite la dispersion par le vent des fruits du Frêne, et donc accroît de façon contre intuitive le brassage génétique chez cette espèce (Bacles et al. 2006).

La modification des mouvements des individus entre parcelles d'habitats a elle-même de multiples facettes. D'un point de vue évolutif, l'isolement des populations facilite leur adaptation aux conditions écologiques locales et est considéré comme une étape cruciale dans la diversification et l'émergence de nouvelles espèces. Cependant lorsqu'il est couplé à une forte réduction des effectifs des populations dans les fragments, l'isolement peut sévèrement compromettre la persistance des espèces habitant ces paysages.

D'un point de vue démographique, la faible taille des populations les rend très sensibles aux aléas de survie et de reproduction tout au long de leur cycle de vie : même si les conditions de vie ne sont pas dégradées dans les fragments, le risque d'extinction pour des causes fortuites augmente fortement quand le nombre d'individus diminue. La recolonisation

de ces fragments est alors difficile du fait de leur isolement. Le succès de reproduction dans les fragments de petite taille peut également être limité, comme chez la Gentiane des marais ou la Scirpe maritime, par la rareté du pollen compatible pour féconder les ovules (Charpentier et al; 2010).

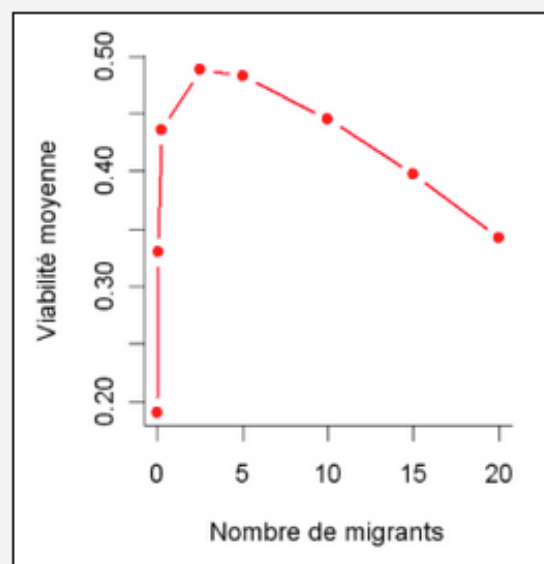


Fig.2 : En modélisant l'évolution de la viabilité des individus dans un paysage fragmenté, on montre que l'immigration de un à dix individus par génération dans chaque fragment d'habitat est optimale (d'après Lopez et al. 2009). Si l'immigration est trop faible, la population souffre de la consanguinité. Si l'immigration est trop forte, l'adaptation aux conditions écologiques locales est compromise. Le paysage simulé ici est composé de 25 fragments contenant chacun 32 individus et les conditions écologiques varient entre les fragments d'habitat, favorisant différents géotypes dans différentes localités.

La perte de diversité génétique associée aux baisses d'effectifs et à l'isolement des populations a également des conséquences néfastes sur leur viabilité: à court terme, la consanguinité accrue peut conduire à un déclin des performances des individus ; à moyen terme, l'efficacité de la sélection naturelle à éliminer des variants désavantageux ou à produire de nouvelles adaptations dans un

environnement changeant est compromise. Un niveau d'isolement modéré correspondant à l'immigration en moyenne d'un individu par génération dans chaque parcelle d'habitat pourrait alors permettre d'atténuer fortement les effets délétères associés à la réduction des effectifs sans empêcher une adaptation locale (figure 2, Lopez et al. 2009).

Au-delà des effets néfastes, il convient néanmoins de se Fig.2 : poser la question : les

espèces peuvent-elles s'adapter à vivre dans des petites parcelles d'habitat très isolées ? Une étude du fonctionnement des populations végétales en réponse à une fragmentation extrême suggère que oui (figure 3). La réponse évolutive des espèces confrontée à la fragmentation de leur habitat pourrait aggraver encore l'isolement des populations (voir aussi <http://www.plant.wageningen-ur.nl/projects/plantdispersal/> et Riba et al. 2009).

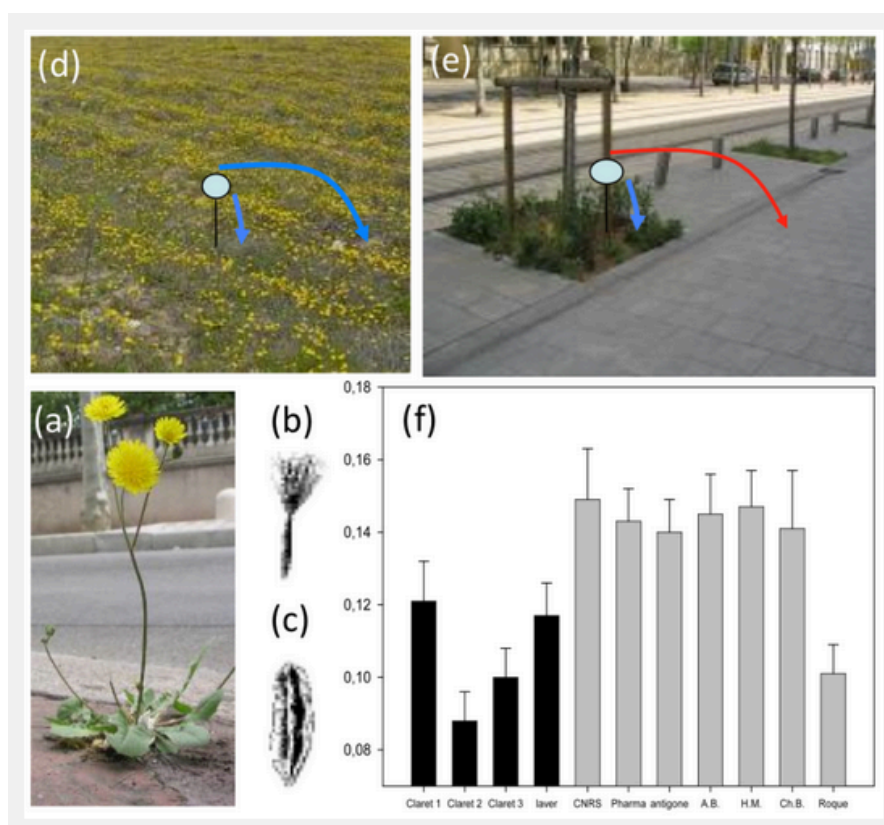


Fig.3 : Evolution des capacités de dissémination des graines en milieu urbain chez *Crepis sancta*. Cette petite plante de la famille des asteracées produit sur chaque plante de graines à pappus qui dissémine bien avec le vent (b) et des grosses graines qui se disséminent peu (c) – ou « nd ». Elle est présente dans des grandes populations plus continues en milieu rural (d) et des petites fragments de végétation en milieu urbain (e). Une étude récente (Cheptou et al. 2008) révèle une rapide adaptation de cette espèce à la configuration spatiale de ses populations en ville. Prédiction : la sélection naturelle devrait favoriser les plantes produisant plus de grosses graines en ville – pour réduire des pertes de dissémination. Résultats : On observe une réduction de l'investissement dans la dissémination en milieu fragmenté (f : Proportion de graines à faible capacité de dissémination (type « nd ») par plante).

Cependant, nous avons encore peu d'éléments pour juger de la généralité de ces réponses évolutives et de leurs conséquences pour la persistance des espèces dans les paysages fragmentés. La perte de viabilité (et la réduction de la diversité en espèces) générée par la fragmentation des habitats peut prendre des décennies, voire des siècles. De fait une espèce peut être présente sans que les conditions locales ne soient réunies pour garantir son maintien, comme on l'a démontré dans les pelouses calcaires fragmentées par l'agriculture intensive. Un certain nombre d'espèces risquent alors de disparaître en décalage avec une fragmentation antérieure de l'habitat qui est, néanmoins, la cause directe de leur perte. Il existe une sorte de « dette d'extinction » (Tilman et al 1994 ;). Des signatures de la fragmentation des paysages sont pourtant déjà visibles, avec par exemple une perte de la viabilité dans les populations d'oiseaux au sein de paysages où il ne reste que des fragments d'habitat de petite taille (Brooks et al 1999).

Les fragments ne sont pas des îles

Dès ses origines au début des années 1970, la recherche sur la fragmentation des habitats a constaté que des petits fragments de nature contiennent moins d'espèces que les grands, suivant ainsi la célèbre relation aire – espèces prédite par la théorie de la biogéographie des îles (MacArthur & Wilson 1967). Selon cette relation, la composition des petites parcelles ne représente qu'un échantillon de celle des grandes. La concordance entre les observations et la théorie biogéographique des îles a favorisé l'idée que les fragments d'habitat, entourés d'une mer d'habitats défavorables voire hostiles, sont comparables aux îles.

A partir de cette supposition, un ensemble de principes concernant la taille, la forme et la distance entre fragments a été proposée en tant qu'outil à la décision pour la sélection des zones de protection de la nature. Or, à travers le paysage, les fragments ne sont pas toujours dans des conditions uniformes et ne sont pas non plus totalement épargnés des influences extérieures (pollutions, introductions, modifications des flux). L'interaction entre les espèces et la matrice environnante est aussi un élément essentiel, notamment pour le

déplacement des espèces (perméabilité des espaces de connexion) et leur persistance localement (Janzen 1983). Les fragments représentent alors des éléments d'un paysage hétérogène et le cadre de réflexion, par exemple pour la gestion des zones de protection, est plutôt paysager qu'insulaire.

Plus récemment, le maintien et/ou la restauration de la connectivité écologique d'un paysage sont devenus un axe essentiel des politiques émergentes de conservation. Or les scientifiques manquent de recul sur le long terme et l'incertitude persiste au sujet de l'efficacité des corridors qui devraient permettre aux espèces de se déplacer entre habitats favorables à leur persistance. Dans un monde où les changements climatiques commencent à forcer l'adaptation et la migration des espèces, un objectif majeur sera alors d'identifier l'impact des modifications de superficie et de configuration spatiale des habitats sur la capacité des espèces à migrer avec ces changements.

Bibliographie

- Bacles, C. F. E., Lowe, A. J., Ennos, R. A. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* 311:628.
- Brooks, T. M., S. L. Pimm, and J. O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinctions in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 13:1140–1150.
- Charpentier, A., P. Grillas, and J. D. Thompson. 2000. The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 87:502-507.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S., Cantarel, A. 2008. Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 3796-3799.
- Janzen, D. H. 1983. No park is an island: Increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41:402-410.
- Lopez, S., Rousset, F., Shaw, F. H., Shaw, R. G. et Ronce, O. 2009. Joint effects of inbreeding and

local adaptation on the evolution of genetic load after fragmentation. *Conservation Biology* 23: 1618-1627.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Riba, M., Mayol, M., Giles, B. E., Ronce, O., Imbert, E., Van der Velde, M., Chauvet, S., Ericson, L., Bijlsma, R., Vosman, B., Smulders, M. J. M. and Olivieri, I. 2009. Darwin's wind hypothesis: does it work for plant dispersal in fragmented habitats? *New Phytologist* 183: 667-677.

Wilcove, D. S., C. H. McLellan, and A. P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. Pages 237-256 in M. E. Soulé, editor. *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.

Pour en savoir plus

Thompson, J.D. (2008). Des fragments de nature : éléments d'une hétérogénéité paysagère façonnée par l'homme. In *Entre l'Homme et la Nature : une démarche pour des relations durables. Réserves de Biosphère – Notes Techniques 3* (ed L. Garnier), pp. 50-53. UNESCO, Paris.

Regard [R6](#) publié par la Société Française d'Ecologie (SFE) le 18 novembre 2010, suivi d'un débat en ligne :

<https://www.sfecologie.org/regard/regards-6-thompson-ronce/>

Regards et débats sur la biodiversité :

<https://www.sfecologie.org/regards/>
