

Des écosystèmes sur le fil : Comment certains écosystèmes basculent d'un état à un autre

Sonia Kéfi,

Institut des Sciences de l'Evolution (ISEM)

Regard [R37](#), édité par Anne Teyssède

Mots clés : transitions catastrophiques, écosystèmes, fonctionnement, résilience, pressions anthropiques, hystérésis, désertification, eutrophisation, boucle de rétroaction positive, point critique, indicateur de dégradation

Il reste peu d'endroits sur terre où l'impact de l'Homme n'est pas visible. Presque tous les écosystèmes ont subi ou subissent aujourd'hui des transformations importantes dues aux activités humaines. Ces transformations se sont accélérées au cours des 150 dernières années, durant lesquelles les croissances démographique et économique ont conduit à l'intensification des pressions humaines exercées sur les écosystèmes, telles que l'agriculture, la déforestation et la pêche (voir par ex. les regards n°21 et 30 sur cette plateforme). De plus, en réponse à l'augmentation des concentrations atmosphériques en CO₂ et autres gaz à effet de serre, le climat change, exerçant à son tour une pression croissante sur l'ensemble des écosystèmes de la planète ¹ (voir par exemple les [regards n°10, 22 et 30](#) sur cette plateforme).

Les activités humaines sont clairement tributaires des écosystèmes, non seulement pour l'approvisionnement en nourriture, mais aussi pour la régulation du climat et des maladies, le contrôle de l'érosion du sol, et la purification de l'eau et de l'air, pour ne donner que quelques exemples. Comprendre comment l'augmentation des pressions exercées sur les écosystèmes affectent – et vont affecter – leur fonctionnement est donc un des enjeux majeurs de l'écologie.

Réponses des écosystèmes aux changements graduels

Lorsqu'une condition environnementale – telle que la quantité de précipitations ou la température atmosphérique – change de façon graduelle au cours du temps (Fig. 1A), on pourrait s'attendre à ce que les écosystèmes répondent eux aussi de façon graduelle (Fig. 1B). Ce n'est pourtant pas toujours le cas. Sous l'effet de pressions croissantes, certains écosystèmes atteignent des points de non-retour au niveau desquels ils subissent des transformations brusques et inattendues appelées « transitions catastrophiques » (ou « catastrophic shifts » en anglais; Fig. 1C) ².

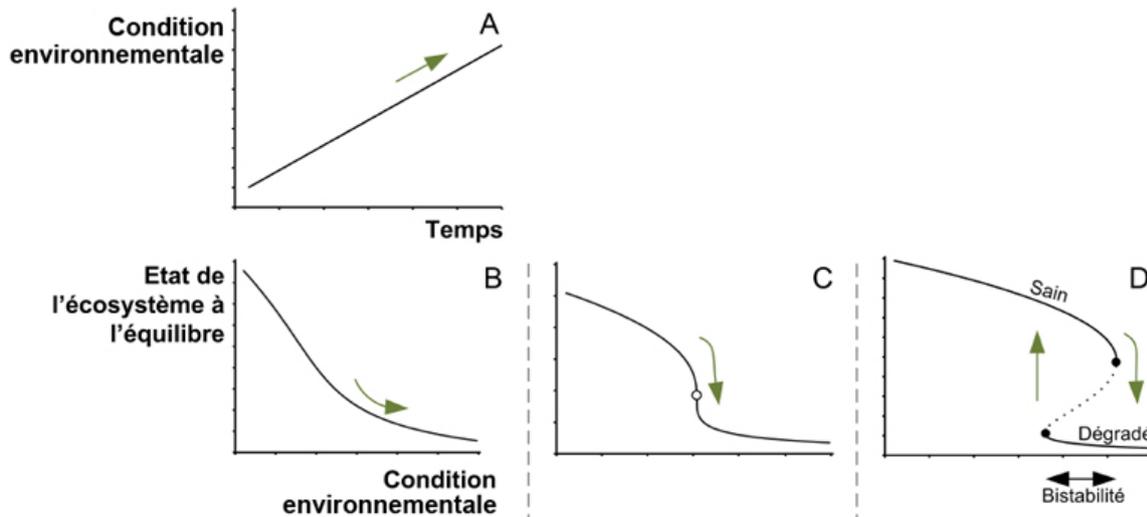


Figure 1 : Types de réponses d'un écosystème à un changement graduel de condition environnementale. A : Imaginons une condition environnementale qui varie graduellement dans le temps (e.g. quantité de précipitations, température ou apport en nutriments). B – D : Trois types de réponses d'un écosystème à ces changements. L'état de l'écosystème peut correspondre au nombre d'espèces ou à la surface de la couverture végétale par exemple. (B) Transition continue, graduelle : l'état de l'écosystème varie graduellement en réponse au changement de condition environnementale. (C) Transition continue, abrupte : la réponse de l'écosystème devient abrupte et donc moins prévisible mais demeure réversible. (D) Transition discontinue (ou transition catastrophique) : l'état du système varie peu jusqu'à ce qu'une valeur seuil de la condition environnementale soit atteinte. L'écosystème bascule alors vers un autre état et donc un autre mode de fonctionnement (par exemple d'un état clair à turbide pour un lac, ou d'un état vert à désertique pour un écosystème aride).

L'eutrophisation des lacs peu profonds est un exemple classique de ce genre de phénomène. Sous l'effet d'une augmentation de l'apport extérieur en nutriments, ces lacs peuvent soudainement passer d'un état riche en végétation submergée et en poissons où l'eau est claire et transparente, à un état eutrophisé où l'eau est trouble, la diversité des espèces bien plus faible, et de moindre attractivité pour le tourisme³.

Un autre exemple connu de transition catastrophique est la désertification des écosystèmes arides qui peuvent soudainement perdre leur couvert végétal, privant ainsi les populations locales de sources majeures de revenus telles que l'agriculture et le pâturage^{4,5} (**Fig. 2**). Une combinaison de facteurs tels que l'acidification et l'augmentation de la température des océans, la pollution, le tourisme et la surpêche a conduit à la dégradation de certains récifs coralliens². Des transitions catastrophiques ont aussi été observées dans d'autres disciplines telles que l'épidémiologie, la climatologie ou encore l'économie².

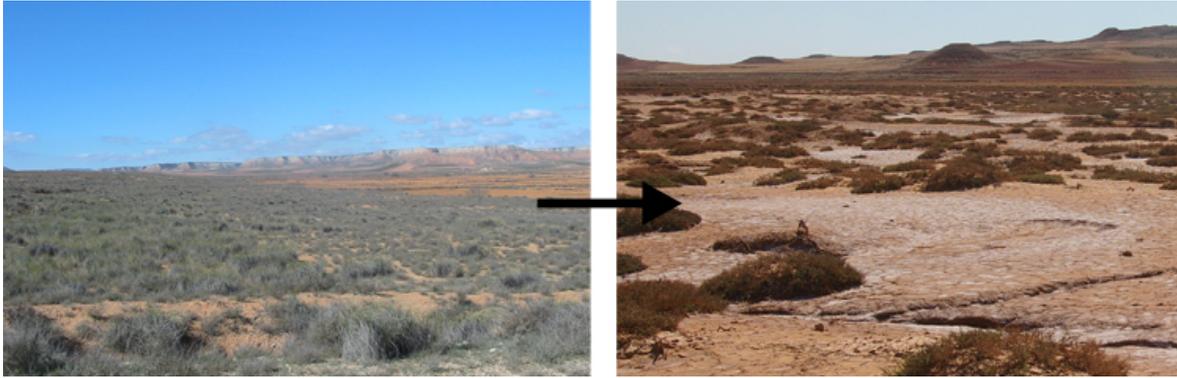


Figure 2 : Ecosystème semi-aride : Réserve ornithologique d'El Planerón, Saragosse, Espagne. Les deux photos ont été prises à une centaine de mètres l'une de l'autre. La zone photographiée à droite a été surpâturée jusque dans les années 1950. Ce surpâturage a conduit à une diminution de la couverture végétale, accompagnée d'une érosion du sol, d'une augmentation de la teneur en sel dans le sol et d'un changement de la composition en espèces (dont l'augmentation en fréquence de l'espèce *Suaeda vera*, tolérante au sel). Suite à sa dégradation, la zone a été abandonnée. Aucune régénération de l'écosystème n'a été observée jusqu'à présent.

En provoquant des pertes importantes d'espèces et des réarrangements de communautés écologiques, en affectant le cycle de la matière et de façon plus générale le fonctionnement des écosystèmes, les transitions catastrophiques des écosystèmes peuvent avoir des conséquences écologiques et économiques dramatiques. Les recherches de ces dernières décennies ont donc tenté d'une part de comprendre les mécanismes écologiques qui peuvent expliquer ces comportements et d'autre part d'identifier des signes particuliers annonçant qu'un écosystème se rapproche d'une transition catastrophique. De tels signes pourraient servir à anticiper, voire prévenir, ces transitions.

Les transitions catastrophiques

Une transition catastrophique se produit lorsqu'un écosystème change abruptement d'état (évalué par des variables descriptives, telles que la couverture végétale ou le nombre d'espèces) en réponse à un changement de condition environnementale. Plus précisément, certains écosystèmes restent inertes face à une augmentation de pression jusqu'à ce qu'une valeur seuil, aussi appelée « point critique », soit atteinte à partir de laquelle l'écosystème bascule de son état actuel à un autre (**Fig. 1D**). La valeur seuil de la condition environnementale étant souvent inconnue, ces transitions se produisent par surprise et sont donc difficiles à anticiper.

Une des caractéristiques des transitions catastrophiques est qu'il est généralement difficile, voire impossible, de revenir à l'état initial de l'écosystème une fois que la transition s'est produite, même si la pression diminue et si les conditions environnementales reviennent à leur niveau précédant la transition. Il faut une amélioration importante des conditions environnementales pour que l'écosystème retrouve son état et donc son mode de fonctionnement d'origine (**Fig. 1D et 3A**). Dans le cas des lacs peu profonds par exemple, une fois l'état eutrophisé atteint, une diminution de l'apport en nutriments est souvent insuffisante pour retrouver l'état initial du lac. Le retour de l'écosystème à son état d'origine ne se produit qu'à des niveaux de nutriments beaucoup plus faibles que ceux qui ont conduit à l'eutrophisation (**Fig**

3A). Ce phénomène dit d'« hystérésis » est dû au fait que dans certaines conditions environnementales le système est bistable, c'est-à-dire qu'il peut être stable dans deux états différents, l'un souvent considéré comme « sain » (eau claire) et l'autre comme « dégradé » (eau trouble).

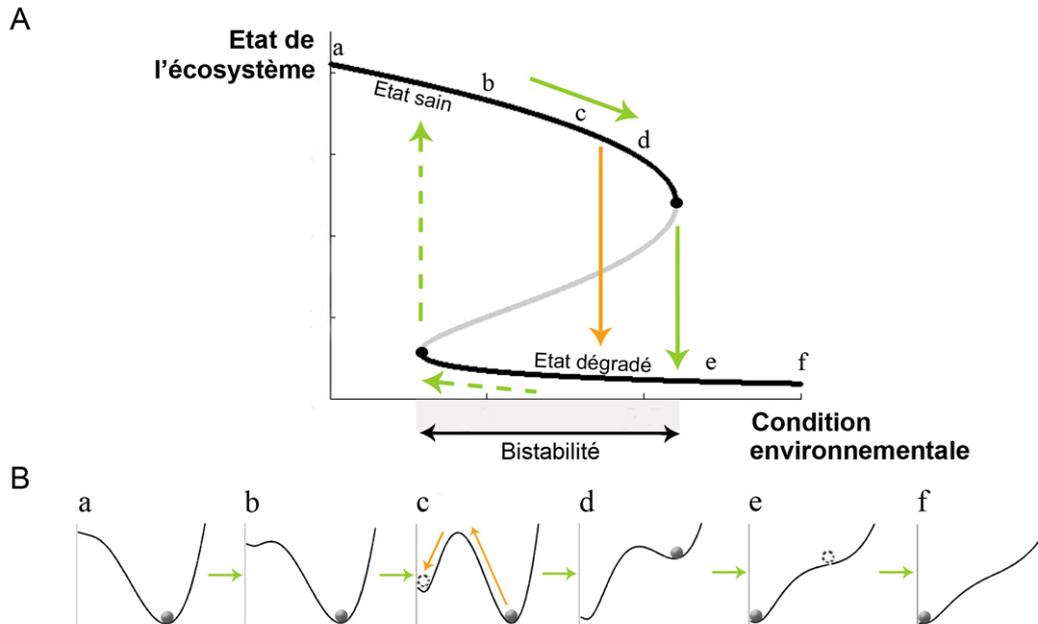


Figure 3. Explication intuitive d'une transition catastrophique. A. Mathématiquement, ce phénomène peut être décrit et expliqué avec des modèles simples (e.g. réf. 6). On parle de bifurcation "fold" ou "saddle-node", ou encore de transition sous-critique en mathématiques. Ce type de transition se produit lorsque deux états stables d'un écosystème (sain et dégradé) coexistent pour une série de valeurs de la condition environnementale. Ces états stables sont séparés par un équilibre instable (ligne grise) qui marque la limite des bassins d'attraction des deux équilibres stables (lignes noires). B. Paysages de stabilité de l'écosystème (ou « potentiels » en physique) à différents points (a-f) le long du gradient de condition environnementale. Il y a deux façons de passer d'un état à l'autre et donc d'effectuer une transition catastrophique : par modification du paysage de stabilité (flèches vertes) ou par perturbation de l'état de l'écosystème (flèches oranges).

Le phénomène d'hystérésis est une des caractéristiques importantes des transitions catastrophiques car il est à l'origine de l'irréversibilité possible de la transition une fois qu'elle s'est produite : plus le phénomène d'hystérésis est important (ou plus la zone de bistabilité est large Fig. 3A), plus le retour de l'écosystème à son état d'origine après une transition est difficile. Ce phénomène a donc des conséquences notables pour la conservation et la restauration des écosystèmes.

Une façon imagée de comprendre ce genre de comportement est d'imaginer la trajectoire d'une boule dans un paysage vallonné. Dans un paysage ne comportant qu'une vallée, une boule lâchée du sommet d'une colline ne peut que rouler vers le fond de cette unique vallée et s'y stabiliser (Fig. 3B a,b). En revanche, dans un paysage comportant deux vallées, la trajectoire de la boule – et donc la vallée dans laquelle elle va s'immobiliser – dépend de son point de départ dans le paysage (Fig. 3B c). Dans cette représentation imagée, la boule caractérise l'état de l'écosystème à un instant donné, le paysage correspond à l'ensemble des états dans lesquels l'écosystème

peut se retrouver, les « vallées » sont les attracteurs ou équilibres stables, et les sommets des collines sont les équilibres instables.

Un changement de condition environnementale peut provoquer un changement de la forme du paysage, qui peut alors passer d'un relief à deux vallées à un relief à une seule vallée (Fig. 3B d, e). Dans ce cas, une transition catastrophique a lieu lorsque la boule dégringole de la première à la seconde vallée suite à la disparition de la première vallée (**Fig. 3 d, e**). Dans le cas d'un paysage à deux vallées (Fig. 3B c ou d), une autre façon d'induire une transition catastrophique est de pousser la boule suffisamment fort vers l'amont pour que celle-ci franchisse la crête qui sépare les deux vallées (flèche orange **Fig. 3B c**). Ceci correspond à un changement brutal de l'écosystème en réponse à une perturbation importante de son état, telle qu'une diminution drastique du couvert végétal. De la même façon que déplacer une boule d'une vallée à l'autre nécessite beaucoup d'énergie, la remise en état (ou restauration) d'un écosystème dégradé est souvent lente et coûteuse, voire impossible.

Les mécanismes sous-jacents: interactions positives et boucles de rétroaction positives

Quels sont les mécanismes écologiques qui peuvent expliquer de tels comportements à l'échelle des écosystèmes ? La réponse des écosystèmes à des changements de pressions – et en particulier l'émergence de transitions catastrophiques – a été étudiée à l'aide de modèles mathématiques (par exemple réfs 2,6). Ces modèles ont révélé que l'existence de boucles de rétroaction positives entre les organismes vivants et leur environnement abiotique était une cause majeure de réponses abruptes à l'échelle de l'écosystème ².

Reprenons l'exemple des lacs peu profonds souvent riches en végétation submergée ⁷. Cette végétation contribue à réduire la turbidité de l'eau en stabilisant le substrat et en protégeant le zooplancton de ses prédateurs, ce qui maintient une faible biomasse de phytoplancton. La végétation submergée favorise ainsi ses propres conditions de croissance en créant une boucle de rétroaction positive entre sa présence et la clarté de l'eau. Au contraire, une perte de végétation peut provoquer une augmentation de turbidité qui défavorise la croissance de la végétation en faisant barrage à la lumière et peut même conduire à sa disparition locale. Des changements de conditions environnementales, tels que l'accroissement d'apports en nitrates et autres nutriments dû à l'agriculture ou des rejets industriels, peuvent activer cette dernière boucle de rétroaction en favorisant la croissance de phytoplancton qui augmente la turbidité de l'eau et diminue le taux de croissance de la végétation submergée. Ceci peut produire des changements brusques du lac d'un état limpide et riche en végétation submergée à un état turbide et pauvre en espèces animales.

De façon similaire, dans les écosystèmes arides, en créant une zone ombragée qui réduit l'évaporation de l'eau et en favorisant la rétention et l'accumulation de matière organique, certaines plantes facilitent la germination et la croissance d'autres individus sous leur canopée ⁸. (**Fig. 2**). Ces interactions de facilitation sont susceptibles de créer des boucles de rétroaction positives entre l'abondance de la végétation et la disponibilité locale en ressources limitantes, du même type que celles citées ci-dessus.

Les boucles de rétroaction peuvent conduire à des transitions catastrophiques car elles fonctionnent dans les deux sens : dans le cas des écosystèmes arides, plus de végétation signifie plus de ressources locales qui génèrent à leur tour plus de végétation. En revanche, moins de végétation (par exemple suite à un feu ou à du pâturage intensif) peut inverser la tendance et impliquer moins de ressources, ce qui rend l'installation de nouveaux individus dans l'écosystème de plus en plus difficile. Ces boucles de rétroaction positives peuvent donc contribuer à la stabilisation de l'un ou de l'autre des deux états alternatifs stables de l'écosystème, en fonction du sens dans lequel elles sont activées. Un changement de condition environnementale peut inverser le sens de la boucle de rétroaction et ainsi provoquer un basculement de l'écosystème.

Indicateurs de l'approche d'un point critique

Compte tenu des conséquences potentiellement dramatiques des transitions catastrophiques et de leur caractère peu réversible, de nombreux travaux de recherche ont porté sur l'identification d'indicateurs de transition catastrophique pouvant être utilisés comme des signaux d'alarme précoces, dits « catastrophe flags » ou « early-warning signals » en anglais. Un écosystème qui s'approche d'une transition catastrophique présente-t-il des symptômes particuliers ?

L'idée repose sur un phénomène connu depuis longtemps en physique : quand un système s'approche d'un point critique, il subit un « ralentissement critique » (« critical slowing down » en anglais) ⁹. En d'autres termes, à mesure qu'un système se rapproche d'un point critique, il requiert de plus en plus de temps pour retrouver son état d'équilibre après une perturbation.

Ce phénomène est visible sur le paysage de stabilité d'un écosystème (**Fig. 3 et 4**). Lorsqu'un écosystème (représenté par une boule Fig. 3B) s'approche d'un point critique, le fond de la vallée dans laquelle il peut se stabiliser devient de plus en plus plat (**Fig. 4A, B**). En conséquence, lorsque l'écosystème est perturbé (i.e. lorsque la boule est légèrement déplacée dans le paysage), son retour à son état d'équilibre (i.e. au fond de la vallée) est de plus en plus lent (du fait de la moindre pente des versants).

Indicateurs temporels

Le phénomène de ralentissement critique a des conséquences concrètes quantifiables sur la dynamique du système ¹⁰. Tout d'abord, la variabilité du système augmente, car suite à une perturbation dans une vallée au fond plus plat l'amplitude des déplacements de la boule est plus importante – en d'autres termes, l'écosystème explore une plus grande variété d'états ¹¹. D'autre part, les états du système à des instants successifs t et $t+1$ se ressemblent d'avantage, car la boule se déplace plus lentement ¹². Enfin, comme la forme du paysage change et devient plus asymétrique à l'approche d'un point critique (**Fig. 3d**), la boule va avoir tendance à passer plus de temps d'un côté de la vallée que de l'autre suite à une perturbation¹³. Le suivi temporel d'une variable caractéristique de l'écosystème, telle que la biomasse ou la couverture végétale, présente alors des fluctuations de plus en plus amples, auto-corrélées et asymétriques à l'approche du point critique, comme l'illustrent les **figures 4C et D** ci-dessous. La variance, l'autocorrélation et l'asymétrie temporelle de ces variables descriptives peuvent donc être utilisées comme indicateurs temporels de l'approche d'un point critique.

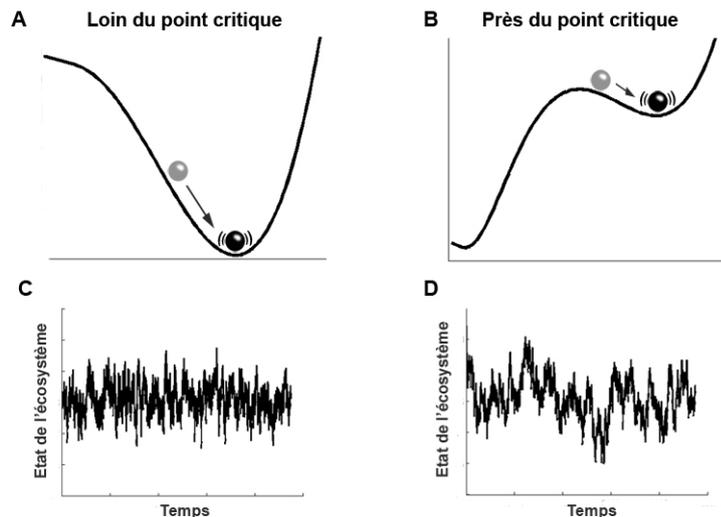


Figure 4 : Le ralentissement critique du système à l'approche du point critique. A et B représentent le paysage de stabilité de l'écosystème. C et D montrent des exemples de séries temporelles d'une variable caractéristique du système observées à ces deux points le long de la transition catastrophique. La série temporelle D est plus variable, plus autocorrélée et plus asymétrique que la série temporelle C.

Indicateurs spatiaux

Récemment, des études ont montré que les équivalents spatiaux de ces indicateurs¹⁴⁻¹⁶ se comportent de la même façon que les indicateurs temporels. En d'autres termes la variance spatiale, l'auto-corrélation spatiale et l'asymétrie spatiale de variables caractéristiques d'un écosystème pourraient annoncer l'approche d'un point critique.

D'autre part, dans les écosystèmes qui présentent une structure spatiale claire (par exemple, un couvert végétal fragmenté comme c'est souvent le cas dans les écosystèmes arides ; Fig. 2), des indicateurs spécifiques à ces écosystèmes ont été proposés et pourraient donner une idée du niveau de dégradation de l'écosystème¹⁷⁻¹⁹ (par ex. la taille et la forme des éléments de végétation dans le cas des écosystèmes arides).

Limitations de ces indicateurs

En résumé, lorsque des données temporelles ou spatiales qui suivent une variable caractéristique d'un écosystème sont disponibles, l'évaluation de quantités relativement simples (variance, autocorrélation et asymétrie) peut donner des informations sur l'approche d'un point critique. Des preuves expérimentales de la détectabilité de ces indicateurs, initialement développés à l'aide de modèles mathématiques, ont récemment été publiées^{20-23, 27}. Ces indicateurs semblent donc prometteurs. Cependant de nombreux problèmes techniques persistent, qui doivent être résolus avant de pouvoir utiliser ces indicateurs comme de véritables outils pour la gestion des écosystèmes.

Tout d'abord, aucun des indicateurs présentés ci-dessus ne permet d'évaluer quantitativement la distance au point critique. Même si ces indicateurs suggèrent que l'écosystème s'approche d'un point critique, ils ne donnent aucune information sur la quantité de perturbation ou de pression externe que l'écosystème peut encore subir avant de basculer. D'autre part, ces

indicateurs ont été développés à partir de modèles mathématiques relativement simples et la question de leur détectabilité dans des systèmes complexes demeure ²⁴. Enfin, leur détection statistique dans des écosystèmes réels reste un défi, d'une part parce que les données disponibles n'ont pas toujours une résolution suffisante, d'autre part parce qu'on ne dispose pas encore de routine statistique pour leur application.

De façon plus générale, les modèles mathématiques suggèrent que ce comportement de ralentissement critique se produit à l'approche de différents types de transitions, et ne sont donc pas propres au cas des transitions catastrophiques telles qu'illustrées en Fig. 1D et 3A. Des signaux semblables (i.e. ralentissement, auto-corrélation, amplification et asymétrie des variations) peuvent en effet aussi être détectés dans le cas d'une réponse abrupte mais réversible de l'écosystème à un changement de condition externe, telle qu'illustrée Fig. 1C. Une augmentation de la valeur des indicateurs suggère donc que le système devient de plus en plus fragile face aux changements de pressions qu'il subit, car il peine à retourner à son état d'origine après une perturbation. Par contre, ils n'annoncent pas nécessairement l'approche d'un point critique au niveau duquel l'écosystème peut basculer de façon discontinue et irréversible. En d'autres termes, les indicateurs ne procurent pas d'information quant à la réversibilité de la transition qui approche.

Conclusion

La conférence des Nations Unies 2012 pour le Développement Durable (Rio+20) s'est tenue à Rio au Brésil du 20 au 22 juin dernier. Achim Steiner, directeur général du Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE) a souligné à cette occasion que « si cette situation perdure, si les structures actuelles de production et de consommation des ressources naturelles continuent à prévaloir et que rien n'est fait pour inverser la tendance, les gouvernements devront assumer la responsabilité d'un niveau de dégradation et de répercussions sans précédent ».

Si les transitions catastrophiques évoquées dans ce « regard » sont observées à l'échelle locale, des transitions planétaires (dites globales) se sont produites à l'échelle des temps géologiques, par exemple lors de la dernière transition glaciaire-interglaciaire il y a un peu plus de 10000 ans (**28** et voir le regard n°10 de Valérie Masson-Delmotte sur cette plateforme). Ces transitions globales ont été provoquées par des forçages à l'échelle planétaire. Les changements que nous imposons aujourd'hui sur la planète – croissance de notre population, transformation et fragmentation des habitats, changements climatiques, consommation des ressources naturelles... – sont-ils de la même envergure ? Dans un article récemment publié dans la revue Nature ²⁸, Barnosky et ses collègues suggèrent qu'ils le sont, voire qu'ils les dépassent à la fois en rapidité et en amplitude.

Si Barnosky et collègues voient juste, la planète pourraient se rapprocher d'un point critique. Une transition globale n'est cependant peut-être pas inévitable. Anticiper la réponse des écosystèmes aux changements globaux et prévenir leur dégradation irréversible font partie des défis des décennies à venir ²⁵. Relever ces défis repose sur les choix politiques faits dans les quelques années à venir aux échelles nationales et internationales, mais aussi sur les avancées de la science, et particulièrement de l'écologie. Les travaux de recherche sur les transitions catastrophiques et les indicateurs de points critiques participent à améliorer notre

compréhension de la persistance et de la stabilité des écosystèmes et visent, à terme, à fournir des outils de prédiction, d'anticipation et de gestion permettant à nos sociétés de faire face aux défis environnementaux croissants ²⁶.

Bibliographie

1. Houghton, J.T. et al. Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge (2001).
2. Scheffer, M., Carpenter, S.R., Foley, J.A., Folke, C. & Walker, B. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-6 (2001).
3. Carpenter, S.R., Ludwig, D. & Brock, W.A. Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. *Ecological Applications* 9, 751-771 (1999).
4. Rietkerk, M., Ketner, P., Stroosnijder, L. & Prins, H.H.T. Sahelian rangeland development; a catastrophe? *Journal Of Range Management* 49, 512-519 (1996).
5. Reynolds, J.F. et al. Global desertification: Building a science for dryland development. *Science* 316, 847-851 (2007).
6. May, R.M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269, 471-477 (1977).
7. Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-I & Jeppesen, E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in ecology & evolution* 8, 275-9 (1993).
8. Aguiar, M.R. & Sala, O.E. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 273-277 (1999).
9. van Nes, E.H. & Scheffer, M. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *The American naturalist* 169, 738-47 (2007).
10. Scheffer, M. et al. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461, 53-9 (2009).
11. Carpenter, S.R. & Brock, W.A. Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecology letters* 9, 308-315 (2006).
12. Held, H. & Kleinen, T. Detection of climate system bifurcations by degenerate fingerprinting. *Geophysical Research Letters* 31, L23207 (2004).
13. Guttal, V. & Jayaprakash, C. Changing skewness: an early warning signal of regime shifts in ecosystems. *Ecology letters* 11, 450-60 (2008).
14. Dakos, V., Nes, E.H., Donangelo, R., Fort, H. & Scheffer, M. Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *Theoretical Ecology* 3, 163-174 (2009).
15. Guttal, V. & Jayaprakash, C. Spatial variance and spatial skewness: leading indicators of regime shifts in spatial ecological systems. *Theoretical Ecology* 2, 3-12 (2008).
16. Dakos, V., Kéfi, S., Rietkerk, M., van Nes, E.H. & Scheffer, M. Slowing down in spatially patterned ecosystems at the brink of collapse. *The American naturalist* 177, E153-66 (2011).
17. Rietkerk, M., Dekker, S.C., de Ruiter, P.C. & van de Koppel, J. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305, 1926-9 (2004).

18. Kéfi, S. et al. Robust scaling in ecosystems and the meltdown of patch size distributions before extinction. *Ecology letters* 14, 29-35 (2011).
19. Kéfi, S. et al. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449, 213-7 (2007).
20. Dakos, V. et al. Slowing down as an early warning signal for abrupt climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 14308-12 (2008).
21. Drake, J.M. & Griffen, B.D. Early warning signals of extinction in deteriorating environments. *Nature* 467, 456-9 (2010).
22. Carpenter, S.R. et al. Early warnings of regime shifts: a whole-ecosystem experiment. *Science* 332, 1079-82 (2011).
23. Veraart, A.J. et al. Recovery rates reflect distance to a tipping point in a living system. *Nature* 481: 357-359 (2011).
24. Hastings, A. & Wysham, D.B. Regime shifts in ecological systems can occur with no warning. *Ecology letters* 13, 464-72 (2010).
25. Millennium Ecosystem Assessment Ecosystems and Human Well-Being: Desertification Synthesis. World Resources Institute, Washington DC. (2005).
26. Loreau, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365, 49-60 (2010).
27. Dai, L. et al. Generic Indicators for Loss of Resilience Before a Tipping Point Leading to Population Collapse. *Science* 336 (6085) 1175-1177 (2012).
28. Barnosky, A.D. et al. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486, 52-58 (2012).

Pour en savoir plus, en français :

Ces trois regards sur l'ampleur, l'impact et les enjeux du changement climatique actuel :

Masson-Delmotte V., 2011. Le climat de notre biosphère. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°10](#), janvier 2010.

Julliard R. et F. Jiguet, 2011. La biodiversité face au changement climatique : Ce que nous indique les oiseaux. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°22](#), septembre 2011.

Lavorel S., R. Barbault et J-C. Hourcade, 2012. Impact et enjeux du changement climatique. *Regards et débats sur la biodiversité*, SFE, [Regard n°30](#), mai 2012.

Ce chapitre sur la stabilité, la résilience et le basculement des écosystèmes :

Couvet D. et Teyssède A., 2010. *Ecologie et biodiversité, des populations aux socioécosystèmes*, chapitre 5 (pp.162 à 185). Belin, juin 2010.

Regard [R37](#) édité par A. Teyssède pour la Société Française d'Ecologie (SFE)
<https://sfecologie.org/regard/r37-hysteresis-sonia-kefi/>

Regards et débats sur la biodiversité : <https://www.sfecologie.org/regards/>
