

## Chapitre 11. Géographie et écologie du paysage

Singulière association que celle-ci. Créée par des géographes naturalistes<sup>1</sup> et pratiquée par les écologues, l'écologie du paysage associe à une science qui relève du champ de la biologie un concept qui a constitué l'objet central de nombreux travaux menés par les géographes, et est à l'origine de plusieurs écoles géographiques françaises (celles de Besançon ou de Toulouse notamment). Bien que des liens aient été tissés entre ces disciplines, les géographes français sont de fait peu présents au sein de la communauté des écologues du paysage et plus généralement parmi les biogéographes, « *car d'avoir négligé les fluides, les flux et le vivant, la géographie, française, en tout cas, s'est trouvée impuissante à prendre une position convenable dans les sciences écologiques* » (Brunet, 1997).

Les raisons épistémologiques qui expliquent cette situation proviennent en partie de l'absence de support spatial au concept d'écosystème, mais ont plus globalement partie liée au rejet de tout ce qui relève du « naturel ». Caractérisée par une forte interdisciplinarité, l'écologie du paysage permet pourtant d'associer sciences naturelles et sciences humaines, car ses domaines d'application sont particulièrement vastes (Fournier, 2001a, 2001b). Plus que d'une nouvelle discipline, il s'agit surtout d'une science qui se veut synthétique, et dont l'une des finalités est la gestion et la conservation de la nature et des territoires. Le *paysage* devient dans ce cadre « *une entité totale, spatiale et visuelle de l'espace plus ou moins humanisé comprenant l'intégration fonctionnelle et structurelle de la biosphère, de la technosphère et de la géosphère, avec l'écotope comme la plus petite unité et l'écosphère comme la plus grande* » (Naveh et Lieberman, 1999). On retrouve ici les idées de Georges Bertrand et sa définition du *géosystème*, à l'intersection de l'hydromasse, de l'aéromasse, de la lithomasse et de la biomasse. Apparue dans les années soixante pour tenter d'unifier la géographie physique<sup>2</sup>, il est un « *concept territorial, une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée ; le géosystème est beaucoup plus large que l'écosystème qui devient ainsi une partie du système géographique naturel* » (Beroutchavili et Bertrand, 1978). Le géosystème<sup>3</sup> doit permettre l'analyse des structures spatiales et a pour ambition de remplacer le concept de *paysage*, qui est « *un produit social chargé d'histoire* » (*ibid.*). Pour Blandin et Lamotte (1988), l'écosystème n'est en effet pas le concept le plus adapté pour répondre aux problèmes d'aménagement des territoires, essentiellement pour des raisons d'échelle. L'*écosystème*, notion définie par Tansley (1935), précisée par Lindeman (1942) et développée par Odum (1953), n'a « *pas de support spatial. Il est adimensionnel. Peut-être est-ce là la raison de l'intérêt tardif que lui ont porté les géographes* » (Tricart, 1979). Ce concept « *qui inclut structure, fonction et développement peut s'appliquer à tout niveau de l'échelle spatiale* » (Forman et Godron, 1986). Il a été vivement critiqué par les géographes « *en raison de son caractère biocentrique* » et « *trophique (...)* » (Blandin et Lamotte, 1988).

---

<sup>1</sup> « *La géographie physique a en priorité une finalité naturaliste. Elle étudie le physique de l'espace géographique en lui-même et pour lui-même afin d'en connaître la structure et le fonctionnement. La géographie physique contient sa propre finalité et l'objet se confond avec l'objectif. La démarche naturaliste est un préalable indispensable dont dépend l'autonomie de la géographie physique* » (Bertrand, 1982).

<sup>2</sup> Se référer aux travaux de l'école soviétique du paysage (Sochava, 1963 ; Isachenko, 1962 in Rougerie et Beroutchavili, 1991).

<sup>3</sup> Un autre concept, très proche, celui de *biogécénose* a été proposé par Sukachev et Dylis (1964 in Forman et Godron, 1986).

Le rejet du « naturel » est surtout lié à une interprétation erronée de la véritable nature du concept d'écosystème. Une des tâches assignée à l'écologie consiste en l'étude des niveaux d'organisation du vivant, depuis les gènes jusqu'à la biosphère. Caractériser ces niveaux et tenter de les traduire spatialement représente, encore à ce jour, un défi intellectuel.

Blandin et Lamotte (1988) ont proposé le concept d'*écocomplexe*, qui constitue un ensemble d'écosystèmes en interaction et donc un niveau d'intégration supérieur des systèmes écologiques. Il est le produit et l'assemblage de l'évolution naturelle et humaine d'un territoire. Ce concept est considéré par ses auteurs comme « *moins ambigu que ceux de "paysage" et de "géosystème", et adapté à des démarches combinant sciences de la nature et sciences de la société* ». Il convient mieux aux « *études fondamentales en écologie du paysage* » et « *pour l'aménagement des territoires* » (*ibid.*). Lefeuvre et Barnaud (1988) précisent la dimension spatiale des écosystèmes : « *défini comme tel, l'espace pris en compte par l'écologie du paysage se place sensiblement au même niveau de perception écologique que celui du "secteur écologique", déterminé par Blondel et correspond au "district écotopographique" de Lebreton ou au "secteur fonctionnel" d'Amoros* ». L'écologie du paysage s'intéresse ainsi aux assemblages d'écosystèmes, et s'appuie préférentiellement sur le concept d'écocomplexe et sur sa traduction spatiale : le paysage. Dépouillé de toute connotation anthropocentrée, le paysage devient une mosaïque composée de structures spatiales élémentaires<sup>4</sup>.

## UNE AUTRE GEOGRAPHIE DE LA NATURE

Du latin *geographia* et du grec γεωγραφία, la géographie signifie l'écriture de la Terre, ce qu'il est possible d'interpréter comme la description cartographiée de la surface terrestre<sup>5-6</sup>. L'étude de la Terre est *-graphie* et non *-logie*. Elle est avant tout une « *science des lieux* » et non des Hommes, disait André Meynier. La géographie possède un objet, l'étude des distributions et des répartitions et une méthode, la cartographie, en d'autres termes la spatialisation de l'information géographique. Traditionnellement descriptive, « *l'analyse du géographe ne se situe pas aux échelles d'observation des processus et des mécanismes des écosystèmes. La géographie, à moins d'adopter l'échelle de l'écologie, n'est pas dans la meilleure position pour atteindre le niveau explicatif* » (Pinchemel et Pinchemel, 1988). Les problèmes de délimitation des objets spatiaux sont au cœur de la réflexion géographique, mais se révèlent souvent peu adaptés à traduire la réalité d'une biosphère qui forme un continuum spatio-temporel sans cesse renouvelé<sup>7</sup>. Pour cette raison, les géographes ne sont pas les mieux armés pour tracer les limites, par définition arbitraires, des entités écologiques. Toutefois, l'espace n'a été que récemment pris en compte par l'écologie, avec l'avènement de la théorie biogéographique des

---

<sup>4</sup> « *La définition opérationnelle des éléments du paysage se fait arbitrairement en utilisant des filtres spatiaux de taille spécifique déterminée par les objectifs précis de l'étude. Ce découpage spatial implique de se focaliser sur les phénomènes d'échange, de transfert de flux* » (Lefeuvre et Barnaud, 1988). « *Le monde est une mosaïque de taches d'habitats, que l'on appelle paysage* » (Ricklefs et Miller, 2005).

<sup>5</sup> « *Je n'ai jamais perdu mon temps à me demander ce qu'est la géographie : la preuve du mouvement se fait en marchant (...). Aux bases naturalistes et humanistes de notre discipline, j'ai cru devoir ajouter une coloration écologique, indispensable de nos jours, tant elle est enrichissante.* » (Demangeot, 1998).

<sup>6</sup> « *La géographie, science de la totalité de la surface de la Terre.* » (Pinchemel et Pinchemel, 1988).

<sup>7</sup> Bertrand (1968) disait du paysage qu'il est le « *résultat de la combinaison dynamique, donc instable, d'éléments physiques, biologiques et anthropiques qui, en réagissant dialectiquement les uns aux autres, font du paysage un ensemble unique et indissociable en perpétuelle évolution* ».

îles de Mac Arthur et Wilson (1967) (Auger *et al.*, 1992). De même, la compréhension de la dynamique des populations d'espèces dans un cadre spatial n'est une réalité que depuis peu.

L'écologie du paysage est donc une science récente, puisque la *Landschaftsökologie* ou *Geoökologie* est née, semble-t-il, sous l'impulsion du géographe botaniste allemand Carl Troll en 1939 (Burel et Baudry, 1999 ; Forman et Godron, 1986 ; Wiens *et al.*, 2006). Récemment encore, elle pouvait être rapprochée de la biogéographie, la science de la répartition du vivant, à la nuance près qu'elle insiste sur les processus à l'œuvre à l'échelle du paysage (Blondel, 1995). Dans les années 1950, plusieurs géographes et botanistes français, qui s'intéressaient respectivement aux structures spatiales du bocage et à la cartographie de la végétation, ont parallèlement développé des méthodes permettant de mesurer le paysage. Rapidement, les agronomes se sont emparés de cette discipline pour mieux comprendre les agrosystèmes qu'ils étudiaient. Mais c'est véritablement dans les années 1980 que l'écologie — numérique — du paysage a vu le jour, avec une utilisation accrue des mathématiques et du calcul informatique. Plusieurs laboratoires scientifiques français, à Rennes et à Montpellier notamment, en ont d'ailleurs fait l'un de leurs objets de recherche principaux. L'IALE<sup>8</sup> définit ainsi l'écologie du paysage comme « *l'étude de la variation spatiale des paysages à différentes échelles, incluant les causes biophysiques et sociales et les conséquences de l'hétérogénéité paysagère* ». Selon l'IALE, elle a pour objectifs d'étudier :

i) la répartition spatiale et la structure des paysages,

ii) la relation entre structure et processus à différentes échelles,

iii) la relation entre les activités anthropiques et la structure, les processus et les changements des paysages et, enfin,

iv) les effets d'échelles et de perturbations (naturelles ou anthropiques) sur les paysages.

Cette science considère ainsi l'effet de l'échelle spatiale sur le fonctionnement des écosystèmes, et consiste en l'étude des variations spatiales des paysages à différentes échelles. « *Élucider la relation entre le mode d'organisation du paysage et les processus écologiques est un but principal des recherches écologiques sur les paysages* » (Turner *et al.*, 2001).

## LES ELEMENTS CLES DE L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE

Il a été établi que le fonctionnement d'un écosystème et sa réponse aux perturbations dépendent partiellement de sa structure spatiale (Dajoz, 1996). La structure spatiale d'un paysage est considérée comme une mosaïque composée de trois éléments fondamentaux, ces éléments étant synonymes d'habitats pour les écologues : il s'agit de la *tache*, de la *matrice* et du *corridor*, qui s'organisent ou non en *réseau* (fig. 2C 2) (Gergel et Turner, 2002 ; Klopatek et Gardner, 1999). La *matrice* constitue la partie la plus étendue du paysage, celle qui va contenir les autres éléments (p. ex. une forêt ou un lac). La *tache* est un élément discret, non linéaire, différent, par sa nature, de la matrice (p. ex. une clairière dans la forêt, ou une île au milieu du lac). Enfin, le *corridor* est un élément

---

<sup>8</sup> Une revue spécialisée, *Landscape Ecology*, créée en 1987 et une association internationale (*International Association of Landscape Ecology*, [www.landscape-ecology.org](http://www.landscape-ecology.org)) permettent de diffuser les résultats des dernières recherches et de structurer cette discipline.

linéaire, là encore différent, par sa nature, de la *matrice* qui le contient. Le *corridor* relie certaines taches entre elles, et constitue l'élément structurant du concept de connectivité (p. ex. la haie du bocage). Selon leur nature et leur largeur, les *corridors* constituent des éléments strictement linéaires, en bandes plus ou moins larges, et peuvent être uni- ou bidirectionnels (p. ex. un cours d'eau, une haie). Les intersections des *corridors* au sein des *réseaux* constituent des *nœuds*. Enfin, l'*écotone* constitue un dernier élément fondamental. Il se situe à la périphérie des *taches*, des *matrices* ou des *corridors* en bande (p. ex. la lisière d'une forêt ou le cordon de roselière autour d'un lac).

Il est nécessaire de se remémorer que les taches d'habitat ne constituent pas des éléments pérennes dans le paysage, pour des raisons qui peuvent être naturelles, historiques ou anthropiques, et relèvent parfois de toutes ces dimensions à la fois. Quelques principes ici sont à retenir :

*i)* les taches d'habitat ou les structures spatiales élémentaires ont une qualité variable dans le temps et l'espace,

*ii)* les taches d'habitat sont séparées les unes des autres par des frontières qui ont un effet sur le mouvement des organismes et de la matière à l'intérieur des taches ou entre les taches,

*iii)* les mouvements des organismes et de la matière entre les taches d'habitat déterminent la connectivité de ces éléments et leur sensibilité aux perturbations,

*iv)* enfin, les flux d'énergie et de matière qui existent à l'intérieur d'une tache d'habitat ou entre plusieurs taches d'habitat sont contrôlés par leurs caractéristiques spatiales et par leurs positions respectives au sein de la mosaïque.

Ces structures peuvent être mesurées par leur géométrie (leur forme) et/ou par leur topologie (ou arrangement spatial), c'est-à-dire par la relation spatiale qu'entretiennent les structures élémentaires entre elles. Les métriques spatiales sont calculées à partir d'indices mathématiques fondés pour la plupart sur la relation aire-périmètre des éléments et la distance (euclidienne, de Manhattan) qui sépare les éléments entre eux. Ces métriques sont calculées pour chaque niveau d'organisation du paysage, c'est-à-dire pour chaque tache, pour chaque classe de tache et pour le paysage dans son ensemble (somme de toutes les classes de taches) (fig. 1A). La fragmentation, la diversité ou encore l'hétérogénéité d'un paysage, sa capacité à connecter des habitats entre eux, sa complexité ou au contraire son uniformité, constituent autant de facteurs qui peuvent être analysés à l'aide d'outils mathématiques via des applications informatiques dédiées. Ces applications utilisent le plus souvent des données spatiales généralement rastérisées et géoréférencées dans un Système d'information géographique (SIG<sup>9</sup> – voir Frohn, 1998 ; Haines-Young *et al.*, 1994).

La famille des métriques géométriques regroupe celles qui vont fournir des valeurs numériques sur l'aire, la densité et le périmètre des éléments fondamentaux. La forme, ou plutôt le degré de complexité de la forme de ces éléments peut précisément s'apprécier grâce à leur dimension fractale qui oscille, à aire identique, de 1 (pour une forme très simple) à 2 (pour une forme très complexe). La famille des métriques topologiques regroupe celles qui mesurent le degré d'isolement ou au

---

<sup>9</sup> Une application informatique est communément utilisée : il s'agit du *Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure* (FRAGSTATS), proposé par Kevin MacGarigal (<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>).

contraire de proximité des éléments fondamentaux. Elles permettent aussi, et sans doute surtout, de mesurer le degré d'agrégation et de contagion des éléments entre eux, leur voisinage (l'entremêlement) ou encore leur degré de connectivité (leur connectance et leur traversabilité). Enfin, il est possible de mesurer la diversité paysagère au même titre que la diversité spécifique d'un habitat via des indices classiques comme les indices de diversité de Shannon et de Simpson, ou d'équitabilité de Piélou.

## CHOIX D'ECHELLE ET HETEROGENEITE SPATIALE

Il n'existe pas de paysage strictement uniforme. Tout du moins, l'uniformité apparente n'est perceptible qu'à une certaine échelle, et pas à une autre (Maudsley et Marshall, 1999). À l'opposé, l'hétérogénéité n'est perçue « *qu'à une échelle donnée, d'où la nécessité de préciser les échelles choisies et de les faire varier pour en connaître les effets* » (Baudry, 1992). Burel (1992) précise qu'il est possible d'identifier toute « *une gamme d'échelles auxquelles se rapportent les processus écologiques* ». Ces échelles ne forment toutefois pas un continuum. Au contraire, la théorie de la hiérarchie prédit qu'elles possèdent des valeurs discrètes. La mesure de la forme d'éléments boisés d'un paysage via leur dimension fractale montre qu'elle oscille entre deux valeurs (Burel, 1992). Montrer le rôle de l'espace topologique dans le contrôle des processus écologiques, et ainsi rechercher des causalités impose de choisir méticuleusement le niveau de résolution adéquat en fonction des objectifs fixés. En effet, les méthodes proposées par l'écologie du paysage fonctionnent aussi bien à de micro- qu'à de macro-échelles (Sanderson et Harris, 2000). Le choix de l'échelle reste donc l'élément primordial dès lors que l'on veut analyser une mosaïque paysagère.

L'écologie du paysage offre la possibilité d'analyser l'hétérogénéité spatiale, alors qu'elle était traditionnellement considérée comme un problème pour l'analyse des paysages. Depuis l'avènement de cette discipline, il devient possible d'étudier les processus (le rôle des perturbations par exemple) à l'origine de l'hétérogénéité spatiale, les interactions entre des paysages hétérogènes et la réponse des processus biologiques et des organismes à l'hétérogénéité spatiale (Hansson et Merriam, 1994). Il est admis que pour chaque espèce existe une hétérogénéité optimale du paysage qui équilibre les aspects « positifs » et « négatifs » de la fragmentation, qui est considérée, à tort ou à raison, comme l'une des causes de l'érosion de la biodiversité (Barr et Petit, 2002 ; Bissonette et Storch, 2007 ; Green *et al.*, 2009). L'hétérogénéité d'un paysage peut être générée par des processus très différents, comme le montre la figure 1B. Ces processus de rétraction, de division, de fragmentation ou encore de perforation sont parfois réversibles. L'hétérogénéité peut augmenter selon deux principes, soit par le changement de la proportion et du nombre d'habitats, soit par la variation du degré de fragmentation des habitats (fig. 1C). L'analyse des structures spatiales est un préalable indispensable pour mettre au point des méthodes permettant de comprendre le fonctionnement des habitats perturbés et/ou modifiés et, éventuellement, d'entreprendre leur restauration. Autre conséquence de l'hétérogénéité, un habitat favorable à une espèce, mais entouré par des habitats qui ne le sont pas peut perdre de ses qualités initiales. L'écologie du paysage considère donc l'arrangement spatial des taches, la discontinuité de l'habitat mais aussi la « qualité » intrinsèque et extrinsèque des taches d'habitats. Le niveau de discontinuité influence assez considérablement les populations, car il détermine la « qualité » des habitats et leur distribution.

## LE CONCEPT CENTRAL DE METAPOPOPULATION

Certaines espèces fréquentent généralement plusieurs milieux au cours de leur vie. Les notions de dispersion et de connectivité sont donc au cœur des problématiques de dynamique des populations et, par voie de conséquence, de celles dédiées à la conservation des espèces. Les propriétés spatiales des mosaïques d'écosystèmes définies via la quantification de leurs structures spatiales permettent d'expliquer le fonctionnement des paysages et de mieux comprendre la dynamique des flux en spatialisant les corridors, les réseaux ou encore les écotones. La théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967) explique comment la richesse spécifique (ou diversité alpha) se maintient dans un système d'îles qui sont sujettes à l'immigration et à l'extinction (fig. 2A). Cette théorie a laissé place au concept de métapopulation, qui porte davantage sur la dynamique des populations. Plutôt que de considérer le nombre d'espèces présentes dans une tache isolée (l'île), elle permet d'étudier la dynamique de connexion des taches d'habitat et, ainsi, la survie des populations. Une métapopulation est formée par des populations qui s'éteignent et recolonisent au sein d'un espace restreint. La dynamique d'une métapopulation et sa persistance se basent sur le principe d'un équilibre entre le taux moyen d'extinction et celui du taux de migration entre les populations. Plusieurs modèles de métapopulations existent, comme le montre la figure 2B. Le plus connu d'entre eux est le modèle de Levins (fig. 2B 1 – voir Burel et Baudry, 1999 ; Dajoz, 1996 ; Ricklefs et Miller, 2005). La figure 2C montre les similitudes et les différences qui caractérisent réciproquement les concepts de métapopulation et de paysage. L'écologie du paysage et le concept de métapopulation permettent en effet d'analyser les interactions entre les taches d'habitat sous des angles différents, mais complémentaires. La différence principale réside dans la manière de considérer la matrice dans laquelle s'inscrivent les habitats favorables à l'espèce étudiée. Envisagée sous l'angle de la métapopulation, la matrice qui englobe les taches d'habitats est appréhendée comme défavorable et uniforme (fig. 2C 1). Les caractéristiques spatiales de cette matrice ne sont pas prises en considération. De son côté, l'écologie du paysage va considérer la mosaïque d'habitats dans laquelle les conditions varient continuellement et les frontières entre les habitats qui vont freiner, bloquer ou favoriser les mouvements (fig. 2C 2). La réunion de ces deux concepts est cependant essentielle pour mener à bien toute action dans le domaine de la conservation.

Le corridor constitue un concept clé, puisque cet élément linéaire (rivière, haie, lisière, etc.) a pour fonction de relier les taches d'habitat favorables au maintien d'espèces, de populations ou de communautés. Les corridors facilitent la recolonisation des habitats, les échanges de gènes et plus globalement les flux d'énergie et de matière. Il faut reconnaître qu'ils facilitent aussi la propagation des vecteurs pathogènes. La seule présence du corridor n'est cependant pas suffisante pour que les échanges aient lieu ; encore faut-il que le corridor lui-même constitue un habitat favorable aux espèces qui sont susceptibles de l'utiliser.

## UN OUTIL DE REFLEXION ET UNE METHODE POUR LA CONSERVATION

L'écologie du paysage est une science qui se veut synthétique. Son cœur théorique et conceptuel associe les sciences naturelles et celles dédiées à l'Homme. L'étude du paysage, au sens écologique du terme, n'est pas assujettie à une discipline en particulier. Au contraire, elle implique une forte interdisciplinarité. Les approches sectorielles peuvent difficilement prétendre répondre aux interrogations qui surgissent en termes de fonctionnement. L'écologie du paysage a vocation à s'appliquer à la conservation des espèces et des espaces (territoires), dans une perspective fixiste ou

évolutive selon les choix des gestionnaires (Génot, 2008). Elle permet de mieux comprendre et d'analyser le maintien de la biodiversité au sein d'espaces très divers, qu'ils soient fortement anthropisés ou au contraire caractérisés par une forte naturalité. Des modèles de paysage peuvent être construits pour tenter d'optimiser la relation établie entre activités humaines et protection de la faune et de la flore (Hong *et al.*, 2008). La trame verte et bleue est un exemple d'application concret des recherches plus fondamentales issues de l'écologie du paysage. Cet outil d'aménagement du territoire a pour ambition de réduire la fragmentation des habitats afin de faciliter le déplacement des espèces et les échanges entre elles, de relier les espaces à forte naturalité par l'établissement et la protection des corridors écologiques et d'améliorer la qualité et la diversité des paysages. Cette science entraîne des applications qui peuvent se révéler fortes et très diverses. Déterminer la taille minimale d'un habitat pour y maintenir une population animale ou végétale, le nombre optimal de corridors entre deux habitats éloignés pour permettre des échanges entre espèces ou entre populations en constituent des champs d'application possibles. L'échelle du paysage est pertinente pour répondre à des questions relatives à la taille minimale de forêt à conserver pour maintenir une population viable d'une espèce particulière, ou à celle de la densité optimale de corridors reliant deux habitats pour pérenniser les flux génétiques et d'individus. Déterminer la forme optimale d'une parcelle agricole pour obtenir de bons rendements tout en respectant la nature alentour, prédire la distance minimale entre chaque tache d'un habitat pour que la connectivité d'une métapopulation soit maintenue, ou encore comprendre pourquoi et comment une espèce exotique introduite peut présenter un caractère envahissant dans un paysage et pas dans un autre constituent autant de questions pratiques qui peuvent être résolues en utilisant les méthodes proposées par l'écologie du paysage.

L'écologie du paysage devient dès lors une approche pertinente pour transférer, dans le domaine de l'application, les connaissances nécessaires à l'évaluation des risques écologiques, à l'étude des impacts des aménagements et à la restauration des systèmes naturels dégradés même si, bien souvent, la meilleure façon de restaurer la nature consiste à ne plus intervenir. Aussi discutables que puissent être ces concepts, Lefeuvre et Barnaud (1988) montrent que l'écologie du paysage « *est en fait le courant de pensée qui supporte le mieux l'idée de développement durable et de gestion écologique du territoire* ».

## CONCLUSION

Comprendre l'actuelle *crise de la biodiversité*, c'est tenter de comprendre comment les organismes vivants interagissent entre eux au sein d'un environnement instable et hétérogène. Le réseau d'interactions qui s'exprime dans les écosystèmes est tellement complexe qu'il est nécessaire de trouver de nouveaux outils pour tenter de le décrire et de le comprendre (Wiens et Moss, 2005). Le changement global est devenu si intense que les chercheurs tentent de l'appréhender en s'intéressant à la structure globale des écosystèmes. L'adoption de l'échelle du paysage a permis d'établir que la forme, la taille, la position et l'arrangement spatial des habitats qui composent la mosaïque paysagère sont autant de caractéristiques constitutives des écosystèmes, au même titre que les cycles biogéochimiques, qui contrôlent les flux d'énergie et de matière et leurs réponses aux perturbations. L'écologie du paysage s'intéresse surtout aux vastes échelles d'espace — celles des géographes — et « *aux effets écologiques du mode d'organisation spatiale des écosystèmes* » (Turner et Gardner, 1999). Les changements intervenant dans la mise en valeur et l'occupation des sols vont

croissant dans toutes les régions du monde (Dorst, 1978). Ces changements influent considérablement la diversité biologique et la nature en général (Hainard, 1972). Pour cette raison l'écologie du paysage, en reliant les disciplines des sciences du vivant et de l'Homme, se révèle un bon outil pour comprendre les effets de ces changements sur la nature, et pour proposer des solutions dans des domaines aussi divers que la biologie de la conservation ou l'agriculture, par exemple. Cette discipline est désormais utilisée par les gestionnaires qui désirent maintenir une biodiversité « optimale » en fonction des milieux concernés. Elle s'intéresse aussi à la connectivité permettant aux espèces de se mouvoir, aux effets de la fragmentation et des corridors sur la dispersion des espèces, à l'intérêt de protéger des structures en réseau pour la conservation biologique (Reiners et Driese, 2004). La conservation des espaces et des espèces peut prendre deux orientations, celle de la protection à partir d'un état initial ou celle de la restauration (Gutzwiller, 2002 ; Li *et al.*, 2010). L'écologie du paysage peut aider à soutenir une *gestion humaine de la Terre*, pour reprendre la formule de Deléage (1991, *in* Larrère et Larrère, 1997). Elle fournit des outils pour l'aménagement des territoires, plus précisément pour la réhabilitation, voire la restauration de zones dégradées par des usages impactants, ou pour les prévenir. Elle permet aussi de proposer des zonages permettant une conservation optimale des espaces protégés (Drew *et al.*, 2011). Enfin, bien qu'en grande partie anthropocentrée, cette discipline offre, plus simplement, la possibilité de mieux protéger la nature qui nous entoure en nous permettant de mieux la comprendre (Hainard, 1943).

Jérôme Fournier

#### **Figure 1A.** Métriques spatiales.

Parmi les nombreux indices mathématiques proposés par l'écologie du paysage, en voici trois. L'indice de contiguïté (CONTIG) oscille entre 0 (exemple théorique de gauche) et 1 (exemple théorique de droite) : il n'existe aucune possibilité physique de passer d'une tache à l'autre à gauche (connectivité spatiale nulle), alors que toutes les taches sont reliées les unes aux autres à droite (connectivité spatiale forte). L'indice de dimension fractale (FRAC) permet de mesurer la complexité de la forme d'une tache. Il vaut 1 (à gauche) dans le cas d'une forme simple, et s'approche de 2 dans le cas d'une forme complexe (à droite). L'indice d'interspersion/juxtaposition (IJI) varie entre 0 (à gauche), lorsque qu'une tache d'habitat (ou une classe d'habitat) n'est voisine que d'un autre type d'habitat (un seul type de voisin), et 100 (à droite) lorsque qu'une tache d'habitat (ou une classe d'habitat) est voisine avec tous les autres types d'habitats présents dans la mosaïque.

#### **Figure 1B.** Différents processus de changement d'un paysage.

Les carrés grisés représentent un habitat continu natif. Les carrés situés à droite représentent une réduction de 50 %, puis de 75 % de l'habitat natif, et son remplacement par un habitat secondaire via quatre processus : la rétraction, la division, la fragmentation et la perforation. Ces processus ont des traductions spatiales très différentes. Modifié d'après Forman, 1995 *in* Collinge, 2009.

**Figure 1C.** Composantes de l'hétérogénéité.

Elle augmente par changement de la proportion et du nombre d'habitats (a à c). Elle augmente par variation du degré de fragmentation des habitats (d à f). D'après Burel et Baudry, 1999.

**Figure 2A.** Modèle de la biogéographie insulaire.

Courbe aire-espèce théorique qui prédit que le nombre d'espèces croît en fonction de la surface de l'île (ou de la tache d'habitat), le nombre d'oiseau en fonction de la taille des bosquets boisés par exemple. Modifié d'après MacArthur et Wilson, 1967.

**Figure 2B.** Types de métapopulations.

Les taches noires représentent des habitats occupés par des sous-populations en équilibre dynamique à la suite du processus de colonisation-extinction. Les taches blanches représentent des habitats favorables, mais vacants. Les pointillés représentent les limites des populations locales. Les flèches indiquent le sens de la migration. Quatre modèles de métapopulations sont représentés, un modèle classique dans lequel les populations occupent certains habitats disponibles (1), un modèle fondé sur une population principale qui alimente des populations « puits » (2), un modèle basé sur une population dispersée qui occupe tous les habitats favorables (3), et un modèle en déséquilibre dans lequel les populations ne sont plus connectées les unes aux autres (4). Modifié d'après Collinge, 2009.

**Figure 2C.** 1) Modèle classique de métapopulation. La matrice n'affecte pas les mouvements des individus entre les taches occupées (grisées). La tache blanche représente un habitat vacant. 2) Ce modèle est placé au centre d'une mosaïque d'habitats d'un paysage imaginaire. Chaque teinte représente des habitats aux caractéristiques différentes. Les mouvements des individus sont affectés par la structure et la composition du paysage. On imagine que toute modification de cette structure et de cette composition modifiera en conséquence les mouvements des individus et le fonctionnement de la métapopulation. Modifié d'après Ricklefs R.E., Miller G.L., 2005. 2) Éléments d'un paysage. Le paysage est une mosaïque composée d'éléments discrets : tache, matrice, corridor, écotone, nœud et réseau.