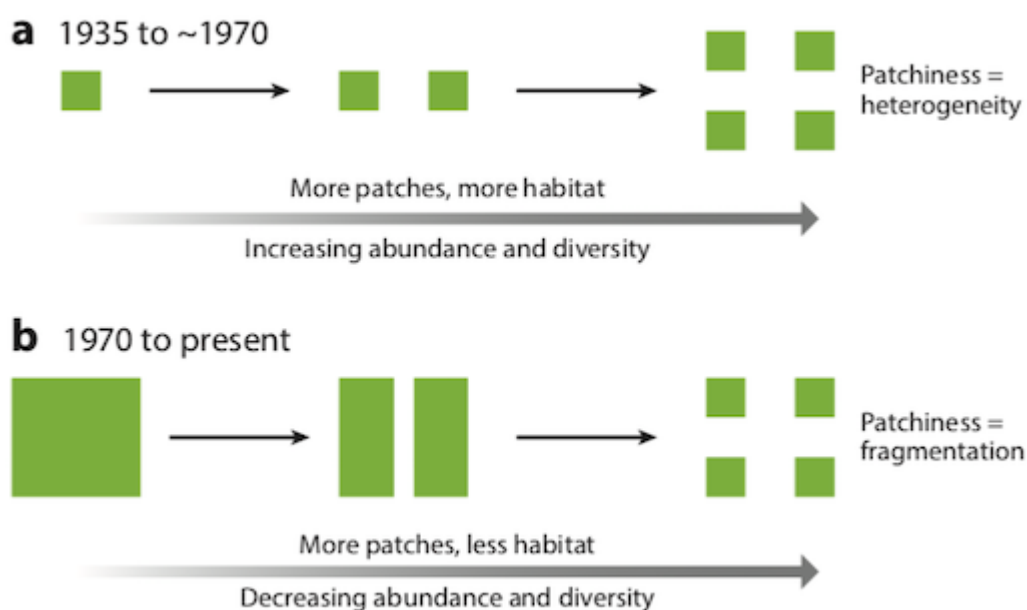


La fragmentation des milieux serait favorable à la biodiversité (Fahrig et al 2019, Fahrig 2017). Les articles et traités d'écologie tiennent pour acquis que la fragmentation d'un milieu serait mauvaise pour sa biodiversité. Le principe de la continuité écologique et de la Trame verte et bleue: rétablir un continuum. Des moyens considérables y sont consacrés depuis une 12 aine d'années. Or les travaux d'une chercheuse (Lenore Fahrig) en 2017, appuyée par 20 autres experts internationaux en 2019, suggèrent que cette hypothèse est fausse. A surface équivalente d'habitat, la fragmentation est sans effet sur la biodiversité dans 70% des cas, et quand elle a un effet significatif, cet effet est positif dans 76% des cas. Cela se vérifie pour les espèces menacées de la liste rouge de l'UICN. Les chercheurs appellent à un renversement de perspective en ce domaine, en prêtant davantage attention à chaque syntaxon et écosystème discontinu, plutôt qu'à chercher à recréer un continuum assez virtuel tellement le territoire a été anthropisé. Si ces travaux concernent essentiellement les milieux terrestres, ils doivent de toute urgence être également étudiés sur les milieux aquatiques. De nombreuses autres recherches suggèrent que la fragmentation, sûrement défavorable à quelques espèces spécialisées, pourrait être bénéfique pour le vivant à échelle de la diversité bêta des rivières et de la diversité gamma des bassins. De plus, cette discontinuité engendrée par des ouvrages hydrauliques (étang des Landes, du Bischwald, lac du Der...) augmentant la surface et le volume en eau, offre des milieux diversifiés pour d'autres espèces et écosystèmes en créant des réservoirs de biodiversité.

La fragmentation de l'habitat est un concept important en écologie scientifique depuis près d'un siècle. Dans un premier temps, sur les milieux terrestres, on a mis en évidence que la persistance de systèmes prédateurs-proies dépend de la disponibilité de refuges distincts pour les proies (Gause 1934) et que la division d'une ressource alimentaire en un grand nombre de « patch » (parcelles) permet au système prédateur-proie de perdurer en fournissant des sites de refuge temporaire pour proies se déplaçant dans le temps et l'espace (Huffaker 1958). Ainsi la parcellisation (« *pathchiness* ») ou fragmentation de l'habitat était associée au concept d'hétérogénéité spatiale et généralement considérée comme ayant une influence positive sur les réponses écologiques au niveau de la population et des communautés d'espèces (biocénoses). Mais tout cela a changé avec l'extrapolation par Levins (1970) de la théorie de la biogéographie insulaire de Mac Arthur et Wilson (1967), disant qu'un habitat réduit est toujours un prédicteur d'extinction. Depuis lors, comme le note Lenore Fahrig (2017), « *la parcellisation a été associée au concept de fragmentation de l'habitat et est généralement considérée comme*

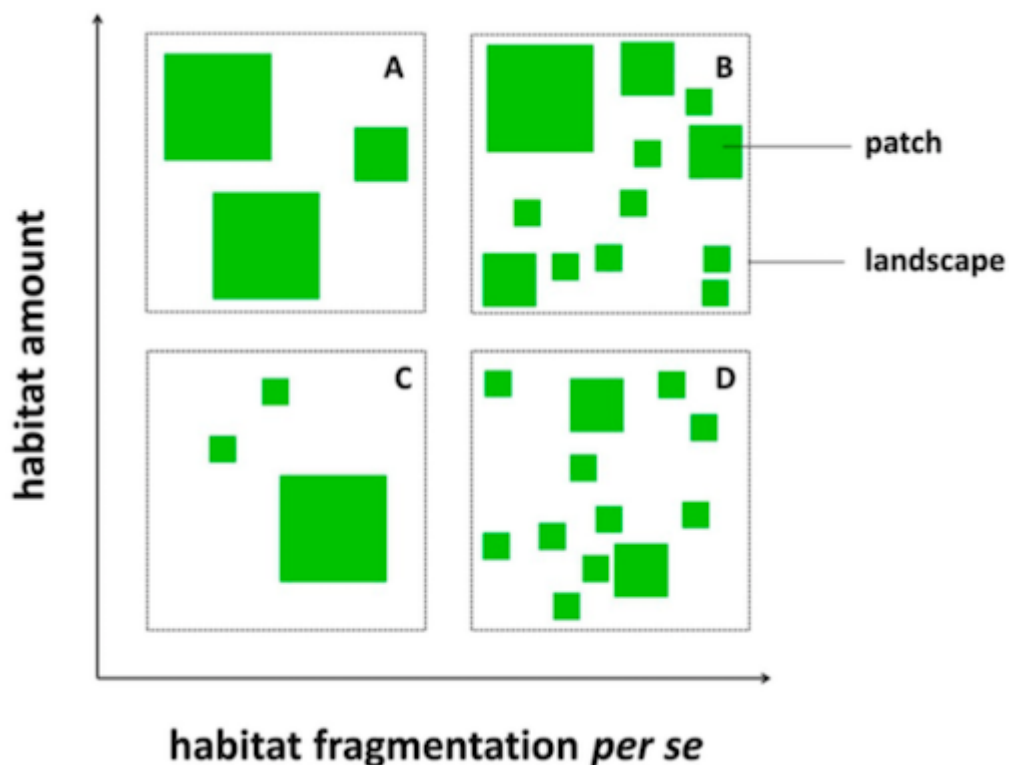
ayant une influence négative sur les réponses de la population et des communautés» .

Ce schéma illustre les deux visions concurrentes : dans la première (en haut), la fragmentation est synonyme d'hétérogénéité spatiale et de diversité écologique ; dans la seconde, elle est synonyme de fragmentation d'un milieu continu et de perte de diversité écologique.



Extrait de Extraits de Farhig 2017

Mais comme le remarque Lenore Fahrig, le point non éclairci est de savoir si la fragmentation est mauvaise en soi ou si elle est mauvaise uniquement dans le cas où elle réduit la surface totale des habitats. Ce schéma aide à le comprendre :

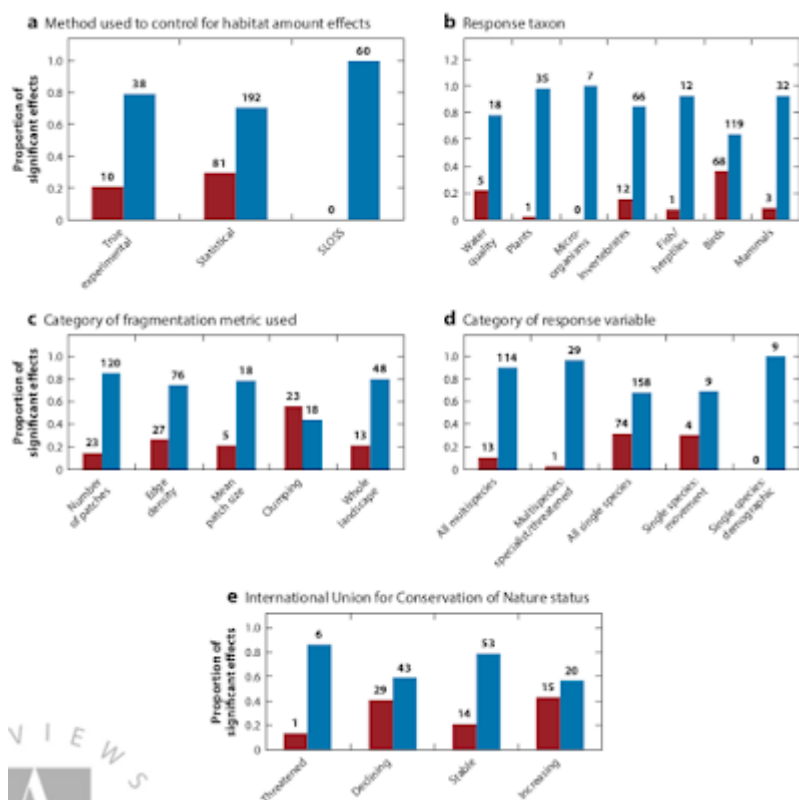


Extrait de Farhig et al 2019

Dans cet exemple théorique, on voit un paysage formé de 30% d'habitats (verts) étudiés dans les cas A et B, de 15% dans les cas C et D. On voit aussi une fragmentation en parcelles (patch) plus forte dans les cas B et D par rapport aux cas A et C. La question est de savoir si la fragmentation en soi (sans le paramètre de la quantité totale d'habitat) est mauvaise ou bonne, c'est-à-dire s'il y a moins ou plus d'espèces dans la situation B par rapport à A, ou D par rapport à C.

En 2017 Lenore Fahrig a passé en revue 118 études rapportant en détail 381 réponses significatives à des fragmentations d'habitat, et permettant de tester son hypothèse discriminante selon la surface de l'habitat.

Ces graphiques montrent les résultats (cliquer pour agrandir) :



Extrait de Fahrig et al 2017

Ils sont sans ambiguïtés : les effets positifs (bleu) de la fragmentation s'observe beaucoup plus souvent, notamment pour la qualité de l'eau, les plantes, les micro-organismes, les invertébrés, les reptiles et poissons, les oiseaux, les mammifères (cadre B), et c'est aussi vrai si l'on prend le critères des espèces menacées dans la liste rouge de l'IUCN (cadre E)).

Les travaux de Lenore Fahrig avaient été contestés en 2018 par R.J. Fletcher et des collègues (références ci-dessous). Mais dans la revue *Biological Conservation*, plus de 20 experts internationaux soutiennent que les calculs de Farhig 2017 sont corrects, et qu'ils ont des implications importantes pour la conservation de la biodiversité.

Voici le résumé de leur étude:

« Dans une revue d'études empiriques à l'échelle du paysage, Fahrig (2017) a constaté que les réactions écologiques à la fragmentation de l'habitat en soi (fragmentation indépendante de la quantité d'habitat) étaient généralement non significatives

(> 70% des réponses) et que 76% des relations significatives étaient positives, l'abondance, l'occurrence, la richesse et d'autres variables de réponse des espèces augmentant avec la fragmentation de l'habitat en soi. Fahrig a conclu qu'il n'existait à ce jour aucune preuve empirique à l'appui de l'hypothèse répandue selon laquelle un groupe de petites parcelles d'habitat a généralement une valeur écologique inférieure à celle de grandes parcelles de la même superficie totale.

Fletcher et al. (2018) contestent cette conclusion, arguant que la littérature à ce jour indique des effets écologiques généralement négatifs de la fragmentation de l'habitat en soi. Leur argumentation repose en grande partie sur une extrapolation des schémas et des mécanismes à l'échelle d'une parcelle (effets de la taille et de l'isolation de la parcelle, effets de bordure) sur les effets de la fragmentation de l'habitat à l'échelle du paysage.

Nous soutenons que cette extrapolation n'est pas fiable pour les raisons suivantes: (1) elle ignore d'autres mécanismes, en particulier ceux agissant à l'échelle du paysage (par exemple, diversité accrue de l'habitat, extension du risque, complémentation du paysage) et pouvant contrecarrer les effets des mécanismes documentés à l'échelle de parcelles; (2) l'extrapolation d'un mécanisme à petite échelle à un modèle à grande échelle n'est pas une preuve de ce modèle, mais plutôt une prédiction qui doit être testée à grande échelle. Ces tests ont fait l'objet du passage en revue de Fahrig : nous ne trouvons aucun appui à l'affirmation de Fletcher et al. selon laquelle un parti-pris modifierait les conclusions. Nous encourageons d'autres études empiriques à l'échelle du paysage sur les effets de la fragmentation de l'habitat en soi, ainsi que des recherches visant à découvrir les mécanismes qui sous-tendent les effets positifs de la fragmentation.»

Les auteurs ajoutent dans la conclusion de cet article de 2019 :

« Partout dans le monde, la protection de l'habitat met presque toujours l'accent sur les grands habitats «intacts» tout en ignorant les petites parcelles d'habitat, même lorsqu'elles couvrent une superficie totale importante. Par exemple, la plupart des petites zones humides ont peu ou pas de protection (analysé par Hill et al 2018). (...) L'hypothèse répandue selon laquelle les effets de fragmentation sont importants et négatifs a clairement contribué à ce manque de préoccupation pour la conservation des petites parcelles. Cela a conduit à l'érosion cumulative d'habitats naturels, une petite parcelle à la fois, car la perte de ces parcelles passe inaperçue, même dans des paysages fortement dégradés (Arroyo-Rodríguez et al 2009; Bennett et Arcese 2013; Tulloch et al 2016). Une première étape pour mettre fin à la perte d'habitat et au déclin de la biodiversité est la reconnaissance générale qu'il n'y a aucune justification biologique empirique à une règle générale attribuant automatiquement une valeur de conservation inférieure aux petites parcelles à une superficie équivalente à l'intérieur de grandes parcelles. **Toute perte d'habitat a des conséquences écologiques.** »

Discussion

La fragmentation de l'habitat est présumée mauvaise pour la préservation de la diversité biologique. Ce postulat explique l'importance donnée à la « *continuité écologique* », dont les « besoins » s'expriment dans la Trame verte et bleue.

Or, comme le rappellent ces échanges entre experts sur la fragmentation, on ne doit pas valider trop vite des modèles et des hypothèses en science, et en particulier dans des sciences jeunes étudiant des systèmes complexes avec peu de données de qualité sur le long terme, comme c'est le cas de l'écologie.

Les principales conséquences des travaux de Lenore Fahrig (si leurs conclusions étaient confirmées par d'autres recherches) sont que :

les notions de continuité ou de fragmentation ne sont pas des règles absolues et universelles, dans certains cas (76%) la fragmentation est positive, dans d'autres (24%) elle est négative, on n'a donc pas de prédiction forte ni de généralisation possible;

l'attention première en écologie de la conservation doit être portée à chaque milieu, y compris de petites dimensions, sans poser simplement qu'un grand milieu continu serait par croyance forcément meilleur.

Les biomes terrestres forment l'essentiel de l'étude de Lenore Fahrig. Il importe de mener des études similaires sur les milieux aquatiques continentaux. De nombreux travaux de recherche scientifique suggèrent en effet que des habitats fussent-ils isolés, ont de l'intérêt en soi et qu'ils peuvent préserver voire augmenter la bêta diversité à échelle de bassin. A plus grand échelle, on a trouvé par exemple en France que la richesse spécifique piscicole n'évolue pas significativement avec la fragmentation chez Van Looy et al 2014 (à tout prendre, elle évolue positivement), ce qui est aussi retrouvé chez Kuczynski et al 2018, que des ouvrages et canaux artificiels peuvent agir comme corridor aussi bien que des linéaires naturels (Guivier et al 2019); en Espagne que des ouvrages aident à protéger la diversité des poissons de tête de bassin par rapport à l'aval (Vera et al 2019) ce qui est aussi vrai en Italie (Manenti et al 2018) ; dans le monde que la fragmentation physique de milieux d'eaux douces est associé à la diversité des poissons (Tedesco et al 2017)...

Ces quelques exemples récents indiquent l'urgence de ré-examiner les principes initiaux. D'autant que les ouvrages en milieu aquatique *augmentent* la surface et le volume du milieu de vie disponible (eau douce) par rapport à une situation naturelle.

Par ailleurs, dans le cas de l'écologie de la conservation, il y a d'autres débats importants entre experts sur les objet et les méthodes, non sans lien à celui de la fragmentation:

faut-il s'intéresser aux écosystèmes vierges, « *pristine* » , sauvage, très peu impactés par l'homme (devenus rarissimes), ou faut-il aussi s'intéresser aux nouveaux écosystèmes créés par l'homme (voir par exemple Basktrom et al 2018)? faut-il juger la biodiversité locale uniquement par l'analyse des modifications des populations endémiques, ou faut-il aussi intégrer désormais les espèces transférées et les espèces exotiques (voir par exemple Schlapefer 2018), en particulier quand

on observe qu'elles augmentent la diversité spécifique mais aussi fonctionnelle des milieux (voir par exemple Toussaint et al 2018) ?

Les réponses à ces questions déterminent des hypothèses de recherches différentes, et pourraient suggérer des stratégies politiques publiques différentes, si tant est que l'on ait envie que la science prime la croyance. On le voit très bien dans le cas de la continuité écologique des milieux aquatiques en France : certains administratifs, ONG et Fédérations de pêcheurs ont conseillé l'Etat dans le sens d'une conservation d'espèces d'intérêt pour elles, officiellement pour les milieux « *naturels* ». Mais ces hypothèses n'ont pas forcément de fondement en écologie, outre le fait qu'elles n'ont aucune évidence non plus en choix sociétal ni en perception citoyenne de quelle nature on veut désormais.

Références

Fahrig L et al (2019), Is habitat fragmentation bad for biodiversity?, Biol Conserv, 230, 179-186

Fletcher RJ (2018), Is habitat fragmentation good for biodiversity?, Biol. Conserv, 226, 9-15

Fahrig L (2017), Ecological responses to habitat fragmentation per se, Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 48, 1-23