

ECHELLES D'ESPACE ET DE TEMPS

Perte de la diversité d'un écosystème suite à une dégradation du milieu

Résumé : La problématique que nous allons présenter concerne les conséquences que peut avoir une dégradation d'un milieu sur un écosystème, représenté sous forme de réseau reliant les différentes espèces directement ou indirectement par l'intermédiaire d'autres espèces. Ces réseaux écologiques, bien que complexes, ont des caractéristiques statistiques bien déterminées empiriquement. En particulier, la distribution du nombre de liens k partant d'un noeud (ce qu'on appelle son degré) suit une loi de puissance $P_k \propto k^{-\gamma}$. En comparant avec la théorie de la percolation, nous prendrons conscience que les réseaux écologiques ont une grande robustesse face à des extinctions aléatoires d'espèces, mais surtout une grande fragilité face à des extinctions ciblées. Enfin, des modèles d'évolution en fonction d'un paramètre de dégradation permettent de prévoir les extinctions.



Introduction

Dans cette étude, nous allons essayer d'appliquer des théories et des raisonnements physiques pour comprendre comment un réseau écologique peut évoluer après une dégradation du milieu. Trouver des échelles caractéristiques, des équations capables de décrire ces phénomènes sera notre but, dans l'espoir de pouvoir à long terme prévoir les répercussions que pourront avoir des activités humaines (déforestation, création de réserves d'eau,...) ou des catastrophes écologiques (séismes, éruptions volcaniques, inondations,...) sur les écosystèmes. Nous considérerons pour cela les interactions complexes entre les espèces. Ces interactions sont très variées, certaines sont antagonistes comme entre les prédateurs et leurs proies, d'autres sont à la base d'une association, comme la pollinisation des fleurs par certains insectes. Ces interactions peuvent être visualisées dans des réseaux écologiques dans lesquels les différentes espèces sont reliées par des liens directement ou indirectement par des espèces intermédiaires.

Bien que complexes et peu connus, les réseaux écologiques ont des caractéristiques bien déterminées, qui peuvent nous permettre de comprendre leur stabilité ou leur fragilité.

Trois écosystèmes[1] ont été étudiés en détail par de nombreuses institutions écologiques (OceanLab, Pacific Ecoinformatics and Computational Ecology Lab,...) :

- l'estuaire d'Ythan
- le parc Silwood
- le lac Little Rock

Nous nous intéresserons donc à la dégradation de ce genre de milieu et les impacts sur la diversité des espèces en essayant de modéliser statistiquement les processus que l'on observe.

I) Dégradation du milieu

Une espèce est en général liée à d'autres de façon essentielle, de sorte que la disparition de celle-ci peut entraîner des extinctions secondaires. La perte de liens entre les espèces peut également mener à une isolation d'une communauté. La destruction d'habitats peut être la cause de ces troubles dans les écosystèmes. Il existe plusieurs types de dégradation du milieu[2] :

- la suppression d'habitats (exemples : suppression d'un terrier, arrachage des arbres possédant des nids,...), menant à la fragmentation du milieu, est la situation la plus habituelle. Les espèces réagissent alors plus ou moins bien à ces agressions.
- on peut citer le fait de tuer à outrance certaines espèces (exemples : braconnage). Cela va entraîner un creux dans la chaîne trophique et déséquilibrer le milieu. Ce sont particulièrement les herbivores vertébrés et les prédateurs qui sont les victimes, bien que les insectes soient aussi sur-collectés. La pêche abusive est aussi un problème qui mène à la disparition de nombreux poissons.
- enfin, insérer une nouvelle espèce dans un milieu qui ne s'y attendait pas peut créer un déséquilibre, voire une menace, pour la biodiversité. Les exemples ne manquent pas : l'introduction des ragondins, de parasites, d'insectes prédateurs,... Les répercussions sont souvent sous-évaluées.

L'interaction entre ces trois facteurs de dégradation de l'écosystème reste inconnue. En effet, est-ce que les effets sont indépendants ou est-ce qu'il existe une synergie entre les trois ? Trop peu de données sont encore disponibles pour y répondre.

Il serait intéressant de savoir quelles espèces disparaîtront en premier suite à la dégradation du milieu. Par exemple, on peut penser que les plantes, les décomposeurs ou les bactéries auront des taux de disparition plus faibles que pour les espèces qui se situent directement en haut de la chaîne alimentaire (voir figure 1).

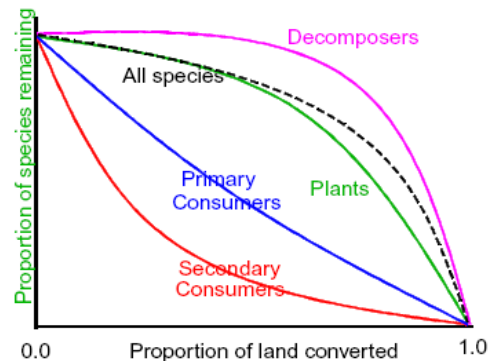


Figure 1 : perte de la biodiversité écologique suite à une altération du milieu [2]

Savoir si les interactions entre les espèces amplifient ou ralentissent les répercussions d'une perturbation est un enjeu essentiel pour comprendre l'évolution des écosystèmes agressés. Les scientifiques tentent alors d'évaluer la robustesse des réseaux écologiques, ou leur capacité à résister à des événements qu'ils n'ont jamais rencontré au cours de leur développement. De nombreuses questions émergent alors :

- est-ce que les réseaux écologiques de différent type (terrestre, aquatique,...) répondent aux perturbations de manière prédictible (étude au niveau statistique) ?
- présentent-ils la même robustesse face à différentes perturbations (dégradation de l'habitat, suppression d'espèces, invasions, agressions chimiques,...) ?
- comment va varier la réponse en fonction de l'intensité de la perturbation ?
- existe-t-il des seuils de réponse ?
- la robustesse peut être mise en évidence de différentes manières : est-ce que les résultats sont identiques ?

Nous allons essayer de répondre à ces questions en modélisant physiquement les réseaux écologiques, et en trouvant des équations mathématiques capables de décrire les phénomènes de perte d'espèces.

II) Présentation des trois écosystèmes étudiés

Pour pouvoir étudier un écosystème dans sa totalité, il faut a priori en connaître les moindres détails. Ces données manquent souvent étant donné la complexité de ce genre de milieu, et c'est entre autres ce qui motive le type d'analyse statistique et de modélisation que nous allons présenter. Néanmoins, trois écosystèmes différents ont été largement décrits[3].

Le **lac Little Rock** est situé aux Etats Unis. C'est un milieu aquatique. Il possède 182 espèces, avec un nombre moyen de liens par espèce de 26,05 (noté $\langle k \rangle$).

Le **parc Silwood** est situé au Royaume-Uni. C'est un milieu terrestre. Il possède 154 espèces réparties de la manière suivante : 60 prédateurs, 66 parasites, 5 omnivores, 19 herbivores, 3 pathogènes, 1 plante. $\langle k \rangle = 4,75$.

Enfin, l'**estuaire d'Ythan** constitue un milieu intermédiaire situé en Ecosse. Il possède 134 espèces, avec $\langle k \rangle = 8,7$.

Malgré des conditions de vie différentes, ces trois milieux présentent des caractéristiques comparables. Pour s'en rendre compte, les spécialistes ont modélisé les interactions entre les espèces par des graphes, où un nœud correspond à une espèce, et une allée entre deux nœuds implique un lien entre les deux espèces (voir figure 2).

Il a été montré que ces milieux présentaient la propriété de « Small Worlds » (SW)[4] : chaque espèce peut être reliée à une autre par une courte chaîne. Pour cela, il convient d'étudier le « Clustering Coefficient » (C) qui correspond au nombre de clusters formés, et la « Path Length » (L) qui correspond à la longueur entre deux nœuds. Des SW présentent un fort C et un petit L.

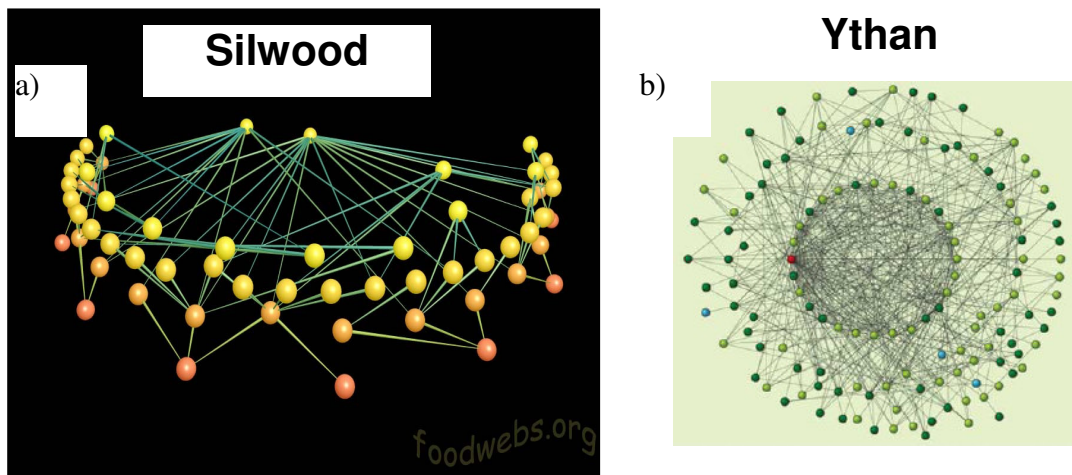


Figure 2 : a) réseau écologique du parc Silwood [5] ; b) réseau écologique de l'estuaire d'Ythan [6]

En comparant les caractéristiques de nos milieux avec des réseaux présentant le même nombre de nœuds mais créés aléatoirement, on remarque que les trois milieux sont dans la zone des SW pour le coefficient C. Par contre, pour L, on s'en rapproche excepté pour le lac Little Rock (voir figure 3).

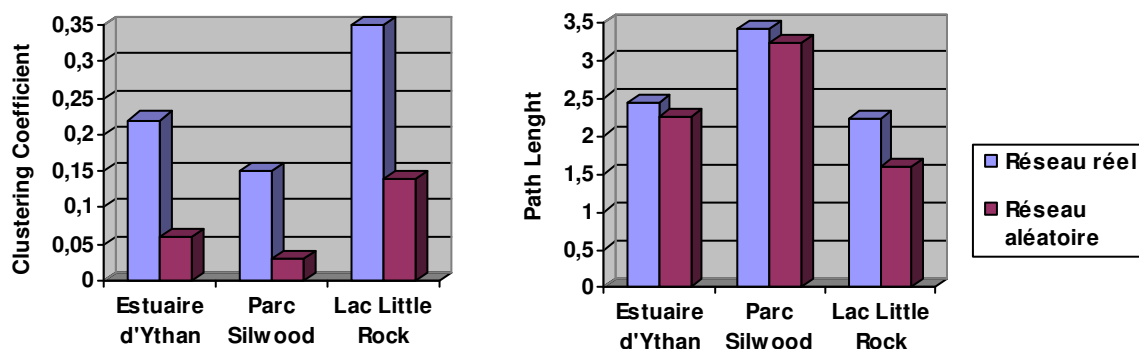


Figure 3 : Clustering Coefficient et Path Length des trois réseaux réels confrontés à des réseaux aléatoires[4].

Les distributions des degrés suivent des lois de puissance[3,4] : on trouve que la probabilité P_k qu'une espèce soit reliée à k autres espèces se comporte comme : $P_k \propto k^{-\gamma}$ (voir figure 4). On parle de réseau « scale free », c'est-à-dire sans échelle caractéristique en ce qui concerne le degré. Cette loi de puissance prouve une certaine hétérogénéité dans la distribution : certaines espèces ont de nombreux liens, d'autres beaucoup moins.

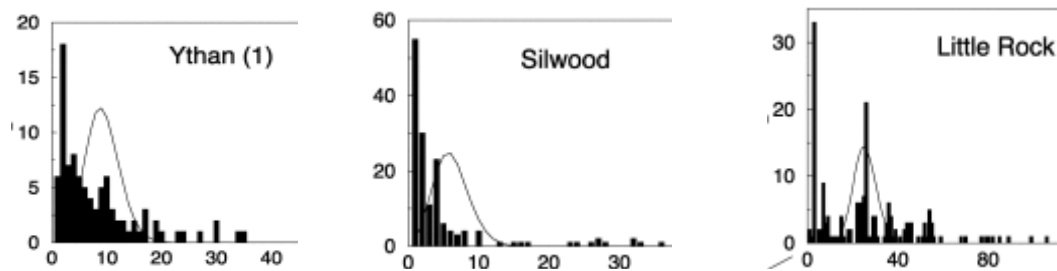


Figure 4 : histogrammes montrant la distribution totale des liens au sein des trois milieux [3]

Les graphes d'Ythan et de Silwood montrent une loi de puissance relativement nette :

- $\gamma_{Ythan} = 1,04 \pm 0,05$ ($r^2 = 0,83$)

- $\gamma_{Silwood} = 1,13 \pm 0,06$ ($r^2 = 0,79$)

Le graphe de Little Rock présente des irrégularités, probablement dû à la faible diversité en tant que catégorie d'espèces que l'on trouve dans cet écosystème (bien que ce soit l'écosystème étudié possédant le plus grand nombre d'espèces).

En général, les réseaux SW font preuve d'une grande stabilité et d'une réponse rapide aux perturbations. Pourtant, les écosystèmes sont connus pour être fragiles.

III) Modélisation physique

III.1) Réponse à des suppressions d'espèce

A partir des réseaux déterminés par l'étude des trois milieux décrits ci-dessus, des suppressions aléatoires ou spécifiques (nœud le plus connecté) ont été simulées par des équipes de recherche[7].

La fragilité de la communauté et sa persistance sont caractérisés par leur faculté à résister pour ne pas devenir un réseau fragmenté et créer alors des sous-réseaux (ce qui correspondrait à une percolation). Les trois réseaux étudiés montrent des comportements similaires face à ces suppressions d'espèce. Notons f la fraction d'espèces retirées.

Quand on procède à des suppressions aléatoires, les réseaux ont montré une fragmentation seulement à partir de très grandes valeurs de f notée $f_c^{aléa}$.

Lorsqu'on s'intéresse à la suppression du nœud le plus connecté (suppression spécifique), la situation est clairement différente : les réseaux deviennent très vulnérables. La fragmentation du réseau devient importante pour une très faible valeur de f notée f_c^{spec} . Une des grandeurs pertinentes est la fraction d'espèces retirées π_c à partir de laquelle la moitié des espèces ont disparu. Celle-ci est très faible.

Toutes les données comparatives des trois réseaux sont disponibles dans le tableau suivant [7] :

	Estuaire d'Ythan	Park Silwood	Lac Little Rock
$\langle k \rangle$	8,7	4,75	26,05
$f_c^{aléa}$ (suppression aléatoire)	0,94	0,93	0,97
f_c^{spec} (suppression spécifique)	0,25	0,07	0,24
π_c (suppression spécifique)	0,17	0,06	0,20

La suppression du nœud le plus connecté a donc montré d'importants effets sur la stabilité de la communauté, et malheureusement, les activités humaines touchent principalement ce genre de nœuds.

III.2) Comparaison avec le modèle de la percolation[8]

En supposant que le réseau possède N nœuds, nous allons supprimer m nœuds. Nous définissons alors $q = \frac{m}{N}$ le ratio de nœuds retirés et $p = 1 - q$ le ratio de nœuds existants.

Nous allons introduire un nouveau paramètre F qui correspond au ratio entre le nombre de paires de nœuds qui sont connectés dans le réseau fragmenté, et celui lorsque le réseau n'est pas fragmenté. Mathématiquement, cela correspond à la formule suivante :

$$F = 1 - \frac{\sum_{j=1}^m N_j(N_j - 1)}{N(N - 1)} = 1 - C \quad (\text{équation 1})$$

où C est la connectivité du réseau (quand $C = 1$ (ou $F = 0$), le réseau est totalement connecté (réseau non endommagé) ; quand $C = 0$ (ou $F = 1$), le réseau est totalement dissocié (réseau entièrement fragmenté)).

Nous allons relier ce paramètre F au paramètre utilisé en percolation qui correspond à la taille relative du plus gros cluster noté $P_\infty = \frac{N_\infty}{N}$ où N_∞ est la taille du plus gros cluster. Nous allons, tout comme dans le paragraphe III.1) considéré deux types de suppression de nœuds :

- suppression aléatoire (RR pour Random Removal)
- suppression du nœud possédant le plus de liens (HDR pour High Degree Removal)

On peut observer dans des simulations des transitions du second ordre dont on notera le seuil $p_c = 1 - q_c$. En dessous de ce seuil p_c , le paramètre P_∞ tend vers 0. p_c dépend du degré de distribution, de la topologie du réseau, et de la stratégie de suppression de nœuds. Pour des lois de puissance comme celles auxquelles nous nous intéressons, il a été démontré numériquement que p_c tendait vers 0 (nombreux nœuds retirés) pour des RR, alors qu'il devenait très proche de 1 (peu de nœuds retirés) pour des HDR. Sur la figure 8, nous montrons les résultats de simulations sur des réseaux possédant une loi de puissance, dans le cas des RR et des HDR. Pour un RR, on remarque que la transition n'est pas si marquée, et C et P_∞ ne s'effondrent pas en même temps. On ne peut même pas parler de transition contrairement aux HDR où l'on note que pour $p \approx p_c$, C se comporte de la même façon que P_∞ .

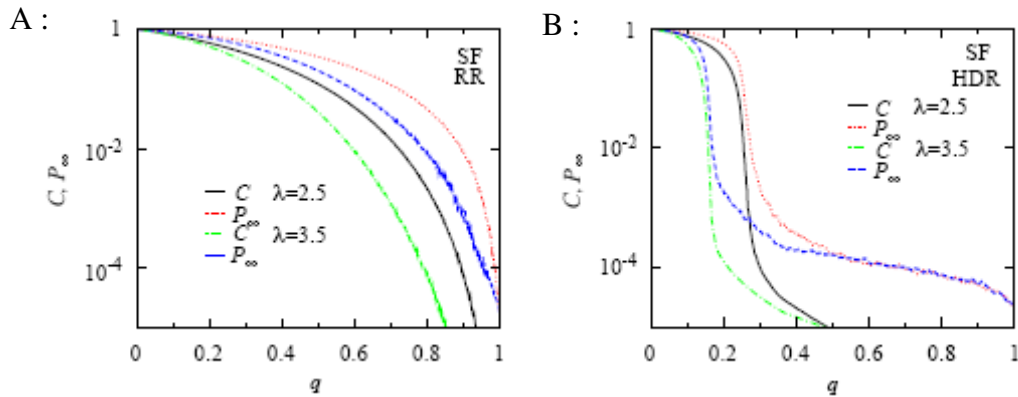


Figure 8 : comportement de C et P_∞ en fonction de $q = 1 - p$ [8] pour des réseaux à loi de puissance de la forme $P_k = k^{-\lambda}$ pour différentes valeurs de λ , A : Random Removal, B : High Degree Removal

Pour $p > p_c$ (ou $q < q_c$), le cluster infini domine le système et $P_\infty \approx p$ signifiant que la plupart des nœuds non supprimés sont connectés. Les petits clusters auront donc peu d'effets sur C contrairement aux grands. Avec cette approximation, on peut simplifier l'équation 1 :

$$C = 1 - F = \frac{\sum_{j=1}^m N_j(N_j - 1)}{N(N - 1)} \approx \frac{N_\infty(N_\infty - 1)}{N(N - 1)} \approx \frac{N_\infty^2}{N^2} \approx P_\infty^2$$

On attend donc que pour $p > p_c$ (ou $q < q_c$), P_∞ se comporte comme la racine carrée de C (voir figure 9). Quand $p < p_c$ (ou $q > q_c$), le cluster infini perd sa dominance dans le système et $P_\infty \approx \ln(N)/N \rightarrow 0$ pour de grands N .

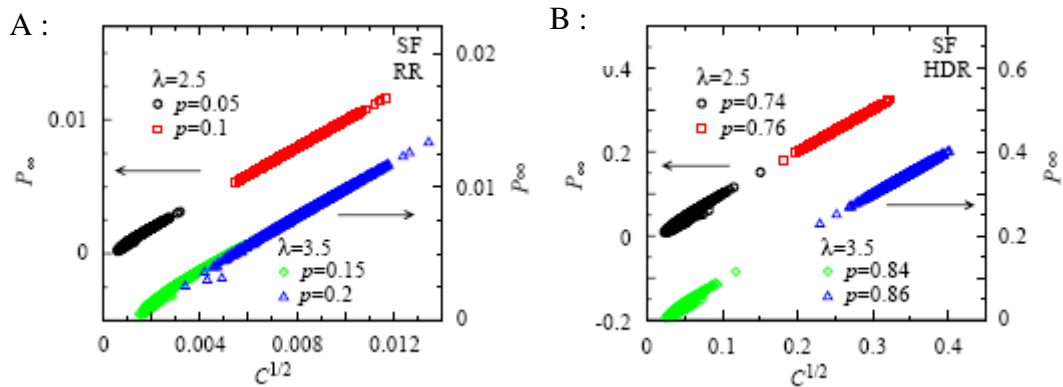


Figure 9 : relations entre $C^{1/2}$ et P_∞ pour différentes valeurs de p au dessus de p_c [8], différentes valeurs de λ , A : Random Removal, B : High Degree Removal
La pente est égale à 1 dans tous les cas.

Ces simulations montrent que la théorie de la percolation s'applique correctement à ce modèle de réseaux dans les écosystèmes. L'information la plus importante à retenir est la robustesse des réseaux face à des suppressions aléatoires (RR), mais surtout leur fragilité face à des suppressions sélectives du nœud au plus haut degré (HDR).

III.3) Modèle de Levin : simulation et résolution numérique sur Matlab

A partir d'équations trouvées dans la littérature[9], nous avons réalisé une résolution numérique décrivant l'évolution d'un système proie-prédateur dans une approche de champ moyen (voir annexe).

Le premier modèle physique que nous allons utiliser est celui de Levin (1969). On considère que chaque espèce est caractérisée par un coefficient d'extinction et un coefficient de colonisation. On peut relier les espèces par un coefficient d'affinité. Le milieu est fragmenté en domaines (voir figure 5), où chaque fragment pourra être :

- libre
- occupé par une espèce
- dégradé irréversiblement

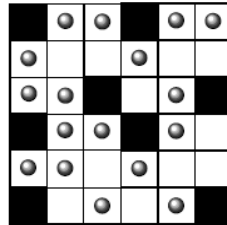


Figure 5 : modélisation du milieu [9] : case blanche : espace libre ; point gris : espace occupé ; case noire : espace dégradé

Considérons la présence de deux espèces dans le milieu, une constituant la proie de l'autre :

- espèce x : prédateur
- espèce y : proie

Soient :

- x la fraction du milieu occupée par l'espèce x
- y la fraction du milieu occupée par l'espèce y
- e_x le coefficient d'extinction de l'espèce x
- e_y le coefficient d'extinction de l'espèce y
- c_x le coefficient de colonisation de l'espèce x
- c_y le coefficient de colonisation de l'espèce y
- μ le coefficient d'affinité qui correspond à la surmortalité de la proie par le prédateur
- D la fraction du milieu dégradé

La mortalité des proies dépend de deux termes :

- elles possèdent une mortalité naturelle (e_x) sur les sites où aucun prédateur n'est présent
- elles possèdent également une surmortalité μ où les prédateurs sont présents

On suppose que les prédateurs ne peuvent seulement occuper les sites déjà occupés par les proies : c'est la recherche de la nourriture qui dicte cette interaction.

On a alors comme équations [9] :

$$\frac{dx}{dt} = c_x x(1 - x - D) - e_x x - \mu y$$

$$\frac{dy}{dt} = c_y y(x - y) - e_y y$$

On considère une solution stationnaire donc $\frac{dx}{dt} = 0$ et $\frac{dy}{dt} = 0$: cela constitue une situation d'équilibre entre la proie et le prédateur.

Dans notre modèle, nous obtenons donc deux seuils de disparition en fonction du paramètre de destruction D : celui des prédateurs (D_c^1) et celui des proies (D_c^2) qui proviennent des équations suivantes :

- Pour $D < D_c^1$:

$$x = \frac{-[\mu + e_x + D(1 - c_x)] + \sqrt{[\mu + e_x + D(1 - c_x)]^2 + 4\mu \frac{c_x}{c_y} e_y}}{2c_x}$$

$$y = \frac{-[\mu + e_x + D(1 - c_x)] + \sqrt{[\mu + e_x + D(1 - c_x)]^2 + 4\mu \frac{c_x}{c_y} e_y}}{2c_x} - \frac{e_y}{c_y}$$

- Pour $D_c^1 < D < D_c^2$:

$$x = 1 - D - \frac{e_x}{c_x}$$

$$y = 0$$

- Pour $D > D_c^2$:

$$x = 0$$

$$y = 0$$

En dessous de D_c^1 , les proies et les prédateurs coexistent dans leur environnement. Toutefois, une fois ce seuil franchi, les prédateurs n'existent plus (voir figure 6). En augmentant le paramètre jusqu'au deuxième seuil, ce sont les proies qui disparaissent.

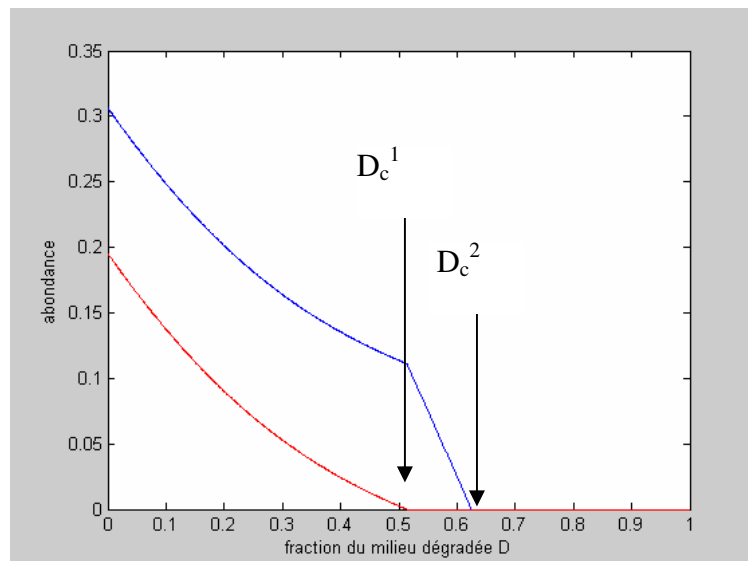


Figure 6 : évolution de l'abondance en proies (bleu) et en prédateurs (rouge) en fonction de la fraction de milieu dégradé. Paramètres choisis : $\mu = 0,2$; $e_x = 0,15$; $c_x = 0,4$; $e_y = 0,1$; $c_y = 0,9$

On a montré en outre qu'à partir de ce modèle, les extinctions commencent par le niveau trophique le plus élevé présent dans le milieu. Ce résultat est seulement vrai si chaque niveau trophique s'attaque au suivant. Dans le cas contraire, la destruction du milieu ne va pas simplement réduire la biodiversité, mais aussi raccourcir la chaîne alimentaire.

Le résultat le plus important auquel on ne s'attendait pas est que la réponse des proies à une dégradation du milieu dépend de la fraction qui a déjà été détruite. Quand les prédateurs sont présents, l'abondance en proies diminue plus lentement que lorsqu'ils ont disparu. Tant que les prédateurs sont présents, les proies font face à deux phénomènes opposés : leur propre habitat est réduit de par la dégradation du milieu, et cela tend à diminuer leur abondance. Toutefois, la dégradation touche particulièrement les prédateurs et cela réduit la pression appliquée sur les proies par les prédateurs, qui tend à augmenter l'abondance des proies. Quand les prédateurs ont disparu, cet équilibre entre les deux tendances disparaît, et l'abondance en proies diminue rapidement, signifiant que les proies possèdent alors une sensibilité accrue à la dégradation du milieu.

Ce modèle est néanmoins un peu trop simpliste pour décrire parfaitement les phénomènes observés dans les écosystèmes. Nous devons prendre en compte d'autres paramètres (ne plus se placer en champ moyen) pour obtenir des résultats plus réalistes.

III.4) Modèle spatial stochastique

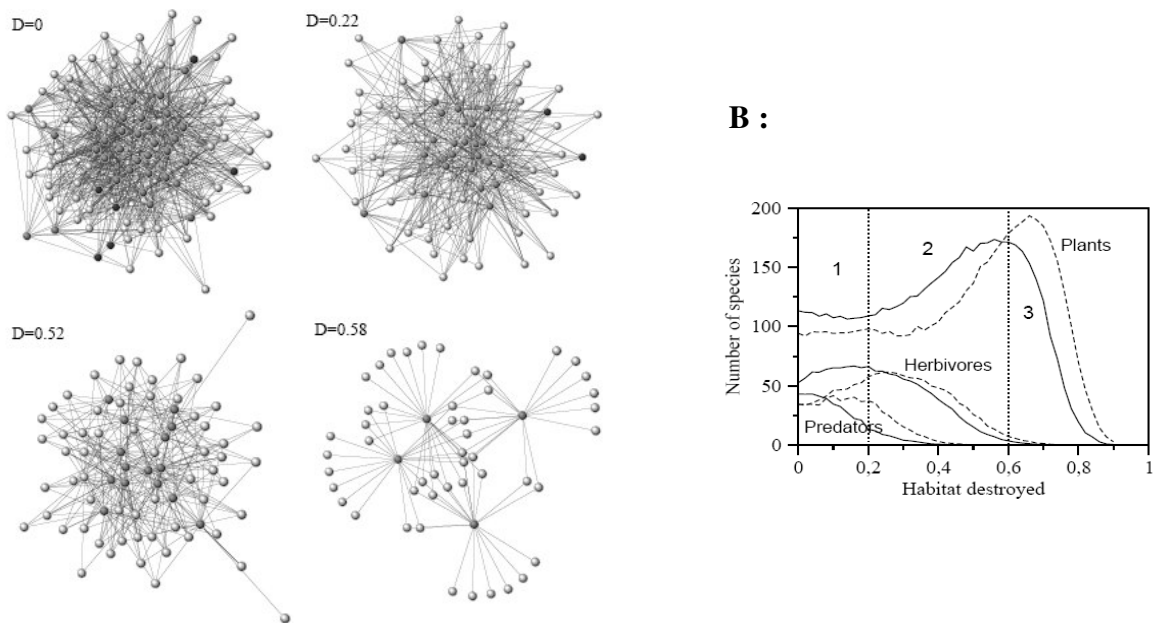
Le précédent modèle avait un aspect stochastique (dégradation aléatoire), mais l'évolution était traitée dans une approche de champ moyen, ce qui conduisait à des équations déterministes pour des concentrations de prédateurs et de proies. On garde ici le caractère explicitement aléatoire de la dégradation, on prend de plus en compte la structure spatiale des écosystèmes, ainsi que le caractère stochastique de la dynamique à l'échelle des espèces individuelles (via leurs interactions et migrations)[9].

On étudie l'évolution des graphes obtenus en étudiant certains écosystèmes comme ceux de l'estuaire d'Ythan, du lac Little Rock ou du parc Silwood (voir figure 2). On va tenir compte de l'abondance des individus dans chaque espèce, de la stabilité des connexions entre les espèces, de l'espace occupée par les espèces, ainsi que d'autres propriétés dynamiques. On considère un milieu avec S espèces, avec trois niveaux trophiques qui sont statistiquement occupés par le même nombre d'espèces ($S/3$). Le milieu est constitué de sites où une espèce est présente, et d'autres qui sont vides. On va donc introduire plusieurs paramètres :

- **probabilité d'immigration** d'un site occupé vers un site vide : μ (pour simplifier, on utilisera la même probabilité pour toutes les espèces).
- **mortalité** : un site occupé peut se libérer après la mort : $e_i = 0,2$ (la même pour toutes les espèces)
- **colonisation des plantes** (premier niveau trophique) : probabilité p
- **interactions biotiques** : une probabilité permet de décrire les interactions entre deux espèces
- **paramètre de destruction D** (même définition que pour le modèle de Levin)

Pour un paramètre de destruction nul, on obtient un réseau où les trois niveaux trophiques sont représentés. Lorsque la dégradation du milieu augmente ($D < 0,2$), le réseau commence à perdre principalement ses prédateurs alors que le nombre d'herbivores va augmenter, et le nombre de plantes va diminuer légèrement. La deuxième région est caractérisée par une

diminution du nombre d'herbivores, et par une augmentation des plantes. C'est la région où les prédateurs disparaissent. Enfin, la dernière région correspond à la disparition des herbivores et des plantes. En effet, la colonisation des plantes n'est pas suffisamment importante pour contrer la dégradation du milieu. L'évolution des réseaux du même type que ceux déterminés dans les écosystèmes de la figure 2 est représentée sur la figure 7.



**Figure 7 : A : exemple de changements dans un écosystème à trois niveaux trophiques [9].
Noir : prédateurs ; Gris foncé : herbivores ; Gris clair : plantes
B : évolution du nombre d'espèces en fonction du paramètre de dégradation [9]
Trait continu : $p=0,15$; Trait pointillé : $p=0,25$**

Ce modèle ne tient pas compte des interactions bénéfiques entre les espèces comme la pollinisation par l'intermédiaire des insectes. Il faudra donc introduire de nouveaux développements dans ce modèle pour prendre en compte ces données et prévoir de manière plus réaliste les scénarios possibles d'évolution des réseaux.

Conclusion

Les taux actuels de destruction de milieux écologiques sont extrêmement élevés, bien sûr principalement à cause des activités humaines. Certains auteurs estiment que le taux d'extinction a été multiplié par 1000 ces 300 dernières années, ce qui est comparable à une des cinq extinctions massives. Réussir à quantifier ces phénomènes, à prévoir les conséquences de la dégradation de milieux, tout ceci est nécessaire pour comprendre la perte de la diversité des espèces et y pallier. D'autres écosystèmes réels comme ceux de l'estuaire d'Ythan, du parc Silwood, ou du lac Little Rock devront être étudiés en précision pour ensuite appliquer des simulations numériques qui constituent le seul outil vraiment efficace pour effectuer des prévisions. Trouver des équations ayant des réalités physiques pour ce genre de réseaux semblent être une illusion, pourtant, nous avons montré que cela était possible. Espérons donc que la physique jouera un rôle important dans la survie des espèces, en changeant certaines mentalités, et en donnant conscience aux principaux responsables de ces désastres de ce qu'ils sont en train de provoquer.

Bibliographie

[1] Eric L. Berlow, Anje-Margiet Neutel, Joel E. Cohen, Peter C. de Ruiter, Bo Ebenman, Mark Emmerson, Jeremy W. Fox, Vincent A. Jansen, J. Iwan Jones, Giorgos D. Kokkoris, Dmitrii O. Logofet, Alan J. McKane, Jose M Montoya and Owen Petchey: Interaction strengths in food webs: issues and opportunities, *Journal of Animal Ecology*, 2004, **73**, 585–598

[2] Jane Memmott, David Alonso, Eric L. Berlow, Andy Dobson, Jennifer A. Dunne, Ricard Solé, Joshua Weitz : Biodiversity Loss and Ecological Network Structure, *Santa Fe Institute*, July 21, 2005, Ch14-Memmott page 325

[3] Jose M. Montoya, Ricard V. Solé : Topological properties of food webs: from real data to community assembly models, *OIKOS* 102 (2003), 614–622

[4] Jose M. Montoya, Ricard V. Solé: Small World Patterns in Food Webs, *J. theor. Biol.* (2002) 214, 405–412

[5] <http://www.foodwebs.org/index.html>

[6] José M. Montoya, Stuart L. Pimm & Ricard V. Solé : Ecological networks and their fragility, *Nature* 04927, Vol 442, 20 July 2006

[7] Ricard V. Solé, José M. Montoya : Complexity and fragility in ecological networks, *Proc. R. Soc. Lond. B* (2001) **268**, 2039/2045

[8] Yiping Chen, Gerald Paul, Reuven Cohen, Shlomo Havlin, Stephen P. Borgatti, Fredrik Liljeros, H. Eugene Stanley : Percolation theory and fragmentation measures in social networks, *Physica A* 378 (2007) 11–19

[9] Ricard V. Solé, José M. Montoya : Ecological network meltdown from habitat loss and fragmentation, *Santa Fe Institute*, February 14, 2005

Annexe : modèle de Levin

Programme de simulation de l'évolution de l'abondance en proies et en prédateurs en fonction de la fraction du milieu dégradée

```
%choix des paramètres
mu=0.2;
cx=0.4;
cy=0.9;
ex=0.15;
ey=0.1;

%définition de la résolution
D=zeros(1,1000);

for i=2:1000
    D(1,i)=D(1,i-1)+0.001;
end

%calcul des variables
for i=1:1000
    X(1,i)=(-(mu+ex+D(1,i)*cx-cx)+sqrt((mu+ex+D(1,i)*cx-
    cx)^2+4*mu*ey*cx/cy))/2/cx;

    Xbis(1,i)=1-D(1,i)-ex/cx;

    Y(1,i)=(-(mu+ex+D(1,i)*cx-cx)+sqrt((mu+ex+D(1,i)*cx-
    cx)^2+4*mu*ey*cx/cy))/2/cx-ey/cy;
end

%affichage des courbes
for i=1:1000
    if Y(1,i) > 0
        plot(D(1,i),X(1,i));
        hold on
        plot(D(1,i),Y(1,i),'r');
        hold on
    elseif Xbis(1,i)>0
        plot(D(1,i),Xbis(1,i));
        hold on
        plot(D(1,i),0,'r');
    else
        plot(D(1,i),0);
        plot(D(1,i),0,'r');
    end
end
end
```

