

Fondements Scientifiques pour une Liste Rouge des Écosystèmes de l'UICN*

David A. Keith^{1,2*}, Jon Paul Rodríguez^{3,4,5,6}, Kathryn M. Rodríguez-Clark³, Emily Nicholson⁷, Kaisu Aapala⁸, Alfonso Alonso⁹, Marianne Asmussen^{3,5}, Steven Bachman¹⁰, Alberto Basset¹¹, Edmund G. Barrow¹², John S. Benson¹³, Melanie J. Bishop¹⁴, Ronald Bonifacio¹⁵, Thomas M. Brooks^{6,16}, Mark A. Burgman¹⁷, Patrick Comer¹⁸, Francisco A. Comín¹⁹, Franz Essl^{20,21}, Don Faber-Langendoen¹⁶, Peter G. Fairweather²², Robert J. Holdaway²³, Michael Jennings²⁴, Richard T. Kingsford¹, Rebecca E. Lester²⁵, Ralph Mac Nally²⁶, Michael A. McCarthy⁷, Justin Moat¹⁰, Maria A. Oliveira-Miranda⁴, Phil Pisanu¹⁵, Brigitte Poulin²⁷, Tracey J. Regan⁷, Uwe Riecken²⁸, Mark D. Spalding²⁹, Sergio Zambrano-Martínez³

1 Australian Wetlands Rivers and Landscapes Centre, University of New South Wales, Sydney, New South Wales, Australia, **2** New South Wales Office of Environment and Heritage, Hurstville, New South Wales, Australia, **3** Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela, **4** Provita, Caracas, Venezuela, **5** EcoHealth Alliance, New York, New York, United States of America, **6** IUCN Commission on Ecosystem Management and IUCN Species Survival Commission Gland, Switzerland, **7** Centre of Excellence for Environmental Decisions, University of Melbourne, Victoria, Australia, **8** Finnish Environment Institute, Helsinki, Finland, **9** Smithsonian Conservation Biology Institute, National Zoological Park, Washington, D.C., United States of America, **10** Royal Botanic Gardens, Kew, England, **11** Department of Biological and Environmental Science, Ecotekne Center, University of Salento, Lecce, Italy, **12** IUCN Global Ecosystem Management Programme, Nairobi, Kenya, **13** Royal Botanic Gardens Trust, Sydney, New South Wales, Australia, **14** Department of Biological Sciences, Macquarie University, New South Wales, Australia, **15** Science Resource Centre, Department of Environment and Natural Resources, Adelaide, South Australia, Australia, **16** NatureServe, Arlington, Virginia, United States of America, **17** Australian Centre of Excellence for Risk Assessment, University of Melbourne, Victoria, Australia, **18** NatureServe, Boulder, Colorado, United States of America, **19** Pyrenean Institute of Ecology, Zaragoza, Spain, **20** Environment Agency Austria, Vienna, Austria, **21** Department of Conservation Biology, Vegetation and Landscape Ecology, University of Vienna, Vienna, Austria, **22** School of Biological Sciences, Flinders University, Adelaide, South Australia, Australia, **23** Landcare Research, Lincoln, New Zealand, **24** Department of Geography, University of Idaho, Moscow, Idaho, United States of America, **25** School of Life and Environmental Sciences, Deakin University, Warrnambool, Victoria, Australia, **26** Australian Centre for Biodiversity, School of Biological Sciences Monash University, Victoria, Australia, **27** Tour du Valat Research Center, Arles, France, **28** German Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, Germany, **29** The Nature Conservancy and Conservation Science Group, Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge, England

Résumé

Il faut comprendre les risques encourus par la biodiversité afin de planifier des actions qui permettent de ralentir les taux actuels de déclin et de garantir les services futurs des écosystèmes à usage humain. Alors que la liste rouge des critères de l'UICN fournit un protocole d'évaluation efficace des espèces, une norme d'évaluation globale des risques à des niveaux plus élevés de la biodiversité est, à l'heure actuelle, limitée. En 2008, l'UICN a commencé le développement de critères d'évaluation de risque afin d'appuyer une liste rouge globale des écosystèmes. Nous présentons un nouveau modèle conceptuel pour l'évaluation des risques des écosystèmes sur la base d'une synthèse des théories écologiques pertinentes. Pour soutenir le modèle, nous examinons les éléments clés de la définition d'écosystème et introduisons le concept d'effondrement de l'écosystème, un analogue de l'extinction des espèces. Le modèle identifie quatre symptômes distributionnels et fonctionnels du risque de l'écosystème comme une base pour les critères d'évaluation : A) des taux de déclin dans la distribution de l'écosystème ; B) des distributions restreintes avec une constante déclinaison ou des menaces ; C) des taux de dégradation de l'environnement (abiotique) ; et D) des taux d'interruption de processus biotiques. Un cinquième critère, E) des estimations quantitatives du risque d'effondrement de l'écosystème, permet une évaluation intégrée des multiples processus et fournit un point d'ancrage conceptuel pour les autres critères. Nous présentons la justification théorique pour la construction et l'interprétation de chaque critère. Le protocole d'évaluation et les catégories menacées reflètent la liste rouge des espèces de l'UICN. Un essai du protocole sur available, and that results are consistent with assessments carried out by local experts and authorities. The new protocol provides a consistent, practical and theoretically grounded framework for establishing a systematic Red List of the world's ecosystems. This will complement the Red List of species and strengthen global capacity to report on and monitor the status of biodiversity.

Citation: Keith DA, Rodríguez JP, Rodríguez-Clark KM, Nicholson E, Aapala K, et al. (2013) Scientific Foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. PLoS ONE 8 (5): e62111. doi:10.1371/journal.pone.0062111

Éditeur: Matteo Convertino, University of Florida, United States of America

Reçu Janvier 8 2013; **accepté** le 16 Mars 2013; **Publié** le 8 mai 2013

Cet article est de libre accès, il peut être librement reproduit, distribué, copié, modifié ou utilisé autrement par toute personne à n'importe quel but légitime. Il est rendu accessible sous la licence de certification du domaine public Creative Commons CC0.

Financement: Les auteurs remercient le soutien financier de la Fondation MAVA, Gordon et Betty Moore Foundation, le Smithsonian Institution, EcoHealth Alliance, Provita, le Fulbright Program, Tour du Valat, the Australian Centre of Excellence for Environmental Decisions et le Centre de Suive Ecologique. Les sponsors n'ont eu aucun rôle dans la conception de l'étude, la collecte de données et l'analyse et la décision dans la publication ou la préparation du manuscrit.

Intérêts concurrents: Provita est une organisation non gouvernementale de conservation établie au Venezuela. Elle est axée sur la conservation des espèces et les écosystèmes menacés (www.provitaonline.org ou www.provita.org). Depuis plusieurs années, Provita participe à la création de la liste de rouge d'écosystèmes de l'UICN et de ce fait, elle a parrainé certaines des activités des auteurs (qu'elle reconnaît). Cela ne modifie pas l'adhésion des auteurs à toutes les politiques de PLOS ONE à propos du partage des données et des matériaux.

* Traduction française de l'article original

** E-mail: david.keith@unsw.edu.au

Introduction

La biodiversité mondiale continue de diminuer à mesure que les populations humaines et les activités se développent [1], [2], [3], [4]. Afin de mieux de planifier des actions permettant de ralentir le taux de déclin, de garantir les futures fonctions des écosystèmes à usage humain et de promouvoir les investissements dans la gestion de l'écosystème [5], il est nécessaire de bien comprendre les risques qui menacent la biodiversité. Par le biais de l'identification des espèces menacées d'extinction, les critères de la liste rouge de l'UICN [6] offrent des informations aux gouvernements et à la société de l'état actuel de la biodiversité [7] et l'évolution concernant les risques d'extinction [8]. Ces critères fournissent également des données permettant de formuler des priorités et des stratégies de gestion pour la conservation [9].

Malgré les points forts de la Liste rouge des espèces menacées de l'UICN [10] et son l'acceptation généralisée, il est reconnu depuis longtemps la nécessité d'une évaluation de la biodiversité sur des niveaux supérieurs d'organisation biologique [11], [12]. Ce besoin se reflète dans la publication récente de listes nationales et régionales sur les écosystèmes, les communautés et les habitats [13] et dans les décisions prises lors du Congrès mondial de conservation pour le développement des critères quantitatifs d'évaluation des écosystèmes [14]. Les possibilités de répondre au besoin d'une évaluation du risque des écosystèmes s'appuient sur les nouvelles théories au sujet de la dynamique et la fonction des écosystèmes [15], [16], [17], les méthodes pour gérer l'incertitude, [18], [19], les mesures spécifiques de l'écosystème à propos des changements écologiques [20], [21], [22] et le développement des données temporelles sur la distribution et les processus des écosystèmes [23], [24].

Les défis scientifiques par rapport à la création d'un cadre unifié d'évaluation du risque pour les écosystèmes sont probablement plus élevés que ceux rencontrés au cours de l'élaboration des critères de la Liste rouge des espèces [25]. L'un de ces défis est trouver un équilibre entre le besoin de spécificité (soutenir l'évaluation constante et quantitative du risque) et le besoin d'une généralité (soutenir l'application des concepts théoriques communs parmi la grande variété d'écosystèmes). Pour parvenir à ce compromis et faire face à d'autres défis scientifiques décrits ci-dessous, nous construisons d'abord un cadre comprenant des concepts génériques et des modèles dérivés des théories écologiques plus importantes et puis nous proposons des conditions ou des « normes » pour traduire les concepts en évaluations pratiques, illustrées par des exemples. Notre objectif est de décrire les concepts suffisamment en détail de sorte que les applications soient conformes dans plusieurs contextes. Nous voulons également éviter les définitions normatives ou arbitrairement exactes qui n'incluent pas ou qui classifient de très nombreux cas ou qui ne s'adaptent pas à la variété de contextes dans lesquels une évaluation des écosystèmes est requise. Même si nous reconnaissons que cette approche comporte un certain risque d'application incohérente entre les écosystèmes définis dans des différents environnements ou régions, nous pensons que ce compromis est nécessaire pour atteindre la généralité

et la flexibilité requises d'un protocole d'évaluation de risque applicable à l'échelle mondiale.

Le développement initial des critères de la liste rouge pour les écosystèmes naît des analogies avec les critères des espèces et des protocoles existants conçus pour des applications régionales [12], [13]. Les protocoles d'évaluation de risques existants étaient principalement axés sur les communautés de plantes terrestres et avaient une portée nationale ou régionale (par exemple, [26], [27], [28]). L'évaluation du déclin dans la fonction écologique était principalement qualitative et de différents traitements de facteurs de risque communs s'appliquaient tels que les taux de déclin et de étendue restreinte [13]. Les différences entre les protocoles existants étaient difficiles à comprendre car la documentation fournit une justification théorique limitée [13]. Notre objectif ici est de développer une méthode d'évaluation de risque de l'écosystème basée sur un modèle conceptuel explicite. La portée envisagée des évaluations s'étend sur les environnements terrestres, souterrain, aquatique continental et marin, ainsi que sur les environnements de transition et leurs interfaces. Elle comprend également des milieux culturels et semi-naturels [29]. Tout d'abord nous elucidons les objectifs et les concepts clés qui soutiennent notre approche d'évaluation des risques. Ensuite, nous décrivons le modèle conceptuel pour évaluer des risques d'effondrement de l'écosystème et justifier la construction des critères d'évaluation de risque à l'égard de la théorie écologique pertinente. Finalement, nous essayons les critères en contrastant les écosystèmes de différents endroits du monde dans le but d'évaluer leur applicabilité et rendement par rapport aux évaluations existantes et d'identifier les défis pour la recherche future.

Objectifs et concepts clés de l'évaluation de risques

Objectifs d'une liste rouge des écosystèmes

Idéalement, une liste rouge devrait identifier les écosystèmes dont la diversité, les fonctions écologiques et ou les services des écosystèmes risquent de disparaître, puisque ces trois éléments sont étroitement liés et sont importants pour la conservation [30]. Cependant, une approche visant à évaluer ensemble ces risques est complexe (dans la section suivante nous analysons cet aspect). Les changements écologiques qui engendrent des services de l'écosystème peuvent nuire à la biodiversité, ou vice versa, et conduire ainsi à des conflits logiques si une seule évaluation devait confondre la biodiversité, les fonctions et les services. Par conséquent, afin de clarifier conceptuellement un processus d'évaluation de risque simple et largement applicable, nous avons choisi de nous concentrer sur les risques pour la biodiversité comme principal objectif d'une liste rouge des écosystèmes, car elle est la base de nombreuses fonctions de l'écosystème [30], [31]. Selon cette approche, les changements dans les fonctions et les services peuvent contribuer à l'évaluation des risques si ces changements menacent la persistance du biote de l'écosystème caractéristique. Néanmoins, il y aura un effet contraire si une réponse biotique n'est pas obtenue.

Des relations complexes entre biodiversité, fonctions des écosystèmes et services. Il y a de plus en plus des preuves

empiriques et théoriques sur le rapport entre les services et fonctions de l'écosystème et la biodiversité [30], [32], [33], [34], [35], [36], [37]. Toutefois, en raison de ces relations complexes, il est difficile qu'un service ou une fonction représente l'autre ou qu'ils partagent un seul objectif pour l'analyse des risques. Tout d'abord, les rôles fonctionnels de nombreuses espèces sont seulement détectables à des échelles spatiales et temporelles particulières [16], [37]. Certains services de l'écosystème peuvent être initialement insensibles à la perte biotique car plusieurs espèces peuvent exercer des fonctions similaires d'une manière remplaçable (redondance fonctionnelle) ; certaines espèces peuvent contribuer peu au fonctionnement général du système ; ou certaines fonctions peuvent dépendre d'éléments abiotiques des écosystèmes [34]. À l'inverse, légères baisses en abondance des espèces peuvent perturber sensiblement ou cesser de proposer des services des écosystèmes avant qu'une perte réelle du biote caractéristique survienne [38]. Le sous-ensemble de biote qui soutient les fonctions et les services est donc incertain, dépendant de l'échelle et temporellement variable au sein d'un écosystème. Par conséquent, la définition à propos de la relation entre biodiversité et de nombreux services des écosystèmes est inadéquate [30].

Deuxièmement, l'identification et l'évaluation des services des écosystèmes dépendent de facteurs sociaux, culturels et économiques et peuvent varier localement [39]. Ainsi, les risques pour les services des écosystèmes ne sont pas toujours concordants avec les risques pour la biodiversité ; certains processus qui favorisent des services peuvent augmenter les risques pour la biodiversité.

Troisièmement, si bien les changements directionnels particuliers dans la fonction des écosystèmes ou dans l'environnement abiotique sont « bons » ou « mauvais » pour la conservation, souvent des jugements de valeur locale existent [16]. En revanche, la perte du biote caractéristique est clairement négative à des fins de conservation [40], et offre, par conséquent, un objectif clair et simple pour l'évaluation des risques.

Unités d'évaluation

Notre but ici est de développer une méthode d'évaluation de risques robuste et générique appliquée à n'importe quel classement cohérent des écosystèmes. Un protocole d'évaluation des risques génériques nécessite des unités d'évaluation clairement définies, mais il exige aussi la souplesse nécessaire pour évaluer les risques dans l'ensemble contrastant les écosystèmes. Les caractéristiques biologiques et environnementales, ainsi que les échelles d'organisation sont très variées, et les niveaux de connaissances disponibles sont différents. C'est pourquoi nous, présentons tout d'abord, une définition opérationnelle des écosystèmes afin de guider la délimitation des unités d'évaluation, ce qui sera instructif sur l'état de conservation des niveaux supérieurs de la biodiversité. Deuxièmement, nous identifions les possibles sensibilités de l'évaluation des risques à l'échelle des unités d'évaluation et nous proposons un degré acceptable de classification des écosystèmes pour l'évaluation de la biodiversité mondiale. Finalement, nous présentons un certain nombre d'exigences

pour la description des écosystèmes qui sont nécessaires pour traduire la définition opérationnelle dans une unité de l'évaluation pratique.

Définition opérationnelle des écosystèmes. Dans l'Annexe S1 nous définissons les termes utilisés pour décrire les écosystèmes et autres concepts nécessaires à l'évaluation des risques. Nous employons le terme « types d'écosystème » pour les unités d'évaluation qui représentent un ensemble d'organismes et leur environnement physique associé au sein d'une zone (après [41]). Bien que de nombreux auteurs ont proposé des définitions révisées d'un écosystème, la plupart encapsule quatre éléments essentiels implicites dans le concept original de Tansley [42] : i) un ensemble biotique ou assemblage d'espèces ; ii) un environnement abiotique associé ou complexe ; iii) les interactions avec et entre ces ensembles ; et iv) un espace physique dans lequel ils opèrent. Ainsi, les écosystèmes sont définis par un degré d'unicité dans la composition et les processus (impliquant le biote et l'environnement) et une limite spatiale. Pour nos objectifs, nous prenons en compte d'autres termes utilisés dans les évaluations de conservation, telles que les « communautés écologiques », « habitat », « biotopes » et (en grande partie dans le contexte terrestre) « types de végétation », comme des synonymes opérationnels de « types d'écosystème » [13].

L'effet de l'échelle. Les caractéristiques uniques qui définissent les types d'écosystèmes individuels dépendent de l'échelle. Les quatre éléments clés d'un type d'écosystème peuvent être organisés sur les échelles spatiales, temporelles et thématiques [43]. Du point de vue spatial, les écosystèmes varient en étendue et taille de grain, dès gouttes d'eau aux océans [44], avec délimitation de frontières physiques et fonctionnelles [45]. Dans le contexte temporel, les écosystèmes peuvent se développer, persister et changer dans le temps avec des variations à partir d'heures jusqu'à millénaires. Ils apparaissent stables à certaines échelles temporelles, et peuvent subir des tendances ou des fluctuations dans d'autres [44]. L'échelle thématique se réfère à la similitude de caractéristiques au sein des écosystèmes et entre eux, leur degré d'unicité dans la composition et les processus, ce qui peut être représenté hiérarchiquement [46].

Les résultats de l'évaluation des écosystèmes sont également susceptibles de dépendre des échelles spatiales, temporelles et thématiques [13], [43]. Néanmoins, l'applicabilité de la notion d'écosystème sur les milieux terrestres, souterrains, dulcicoles et marins à n'importe quelle échelle [47] offre une flexibilité importante et une portée générale dans l'évaluation des risques. La diversité des besoins de planification de conservation nécessitera probablement des évaluations des risques de l'écosystème à plusieurs échelles, du global au local.

Dans cette étude, nous ne prenons pas en compte les classifications écologiques en détail, même si nous reconnaissons qu'une liste rouge mondiale nécessitera une classification globale de types d'écosystèmes [12], [14]. Afin de fournir une orientation initiale, nous proposons qu'une classification comprenant une centaine de types d'écosystèmes dans chaque continent et dans chaque bassin océanique soit une échelle thématique pratique pour l'évaluation globale. Ces types d'écosystèmes identifiables dans le monde entier

devraient être des unités plus petites que les écorégions et les biomes [48], [49], et devraient comprendre la variation pouvant être reconnaissable comme des communautés différentes aux échelles régionales et locales. Par exemple, une classification d'environ 500 unités d'évaluation a été adoptée pour l'évaluation des écosystèmes terrestres en Amérique [14]. Ces unités correspondent au niveau de groupe macro de classification des végétaux (voir [50], [51]). D'autres classifications similaires peuvent s'avérer appropriés dans l'évaluation globale des écosystèmes d'eau douce et marins. Nous anticipons que les évaluations sous-globales de l'écosystème sont plus utiles lorsqu'elles sont basées sur les classifications nationales ou régionales établies et qui sont des références croisées avec des unités d'évaluation globale. Elles se sont révélées aussi comme des indicateurs appropriés pour des assemblages écologiques (voir exemples en l'Annexe S2).

Description de types d'écosystèmes

Puisqu'il n'existe encore aucune taxonomie globale des écosystèmes universellement acceptée, une première étape vers un processus d'évaluation reproductible est la description cohérente de l'unité d'évaluation d'intérêt. À partir de notre définition opérationnelle d'un écosystème, nous proposons qu'une description comporte les quatre éléments qui définissent l'identité du type d'écosystème (Tableau 1) : le biote indigène caractéristique ; le milieu abiotique, les processus et les interactions clés et la distribution spatiale [41], [45]. Pour chacun de ces éléments, une description doit : i) justifier la conformité d'un type d'écosystème avec la définition opérationnelle ; et ii) élucider l'échelle de l'unité d'évaluation, ses caractéristiques principales et uniques et ses différences et les relations avec d'autres unités. Un renseignement essentiel devrait inclure la référence à la classification et des descriptions plus détaillées à propos de l'origine de l'unité d'évaluation, ainsi que les références croisées pour la classification des habitats de l'UICN afin d'élucider le contexte et de faciliter les comparaisons. En outre, une description devrait établir les états de référence et les éléments représentatifs appropriés des caractéristiques de la définition qui permettront de diagnostiquer la perte de la biodiversité de l'écosystème (nous l'abordons dans la section sur l'effondrement de l'écosystème). Les études détaillées de cas (Annexe S2) illustrent la traduction de notre définition d'écosystème opérationnel dans des unités d'évaluation fonctionnelles, à l'aide d'une variété de systèmes de classification des écosystèmes existants dans un large éventail d'écosystèmes terrestres, d'eau douce, marins et souterrains.

Biote natif caractéristique. Le concept de «biote indigène caractéristique» (Annexe S1) est très important pour l'évaluation des risques dans les écosystèmes et donc pour leur description (Tableau 1) : nous le définissons comme un sous-ensemble du biote natif qui différencie un écosystème des autres (composants diagnostiques) ou qui joue un rôle non négligeable dans le fonctionnement des écosystèmes et dans la persistance d'autres organismes (composants fonctionnels). Au contraire, le biote caractéristique exclut des espèces rares ou vagabondes qui contribuent peu avec la fonction et peuvent être plus fréquents dans d'autres écosystèmes. Les composantes

de diagnostique d'un écosystème présentent une abondance ou une fréquence élevées par rapport à d'autres écosystèmes [52], et par conséquent justifient d'une unicité de composition dans le domaine d'une l'évaluation (c.-à-d. globale, régionale, nationale).

Les composantes fonctionnelles du biote caractéristique comprennent des espèces qui stimulent la dynamique des écosystèmes comme des ingénieurs de l'écosystème, des dominants trophiques ou structurels ou des éléments fonctionnellement uniques (voir exemples Annexe S2). Ces composantes essentielles de l'identité de l'écosystème jouent un rôle clé dans l'organisation de l'écosystème en proposant des conditions ou des ressources essentielles pour compléter le cycle de vie des espèces ou pour contribuer à maintenir la diversité des niches ou autres mécanismes de coexistence. Généralement, ils sont communs à l'intérieur de l'écosystème [53] et parfois ils peuvent être plus fréquents dans d'autres écosystèmes. Citons comme exemples les prédateurs qui organisent les communautés animales dans de nombreux écosystèmes, les espèces d'arbres qui créent des microclimats différents dans leur feuillage ou au niveau du sol, les coraux de récifs et les huîtres qui favorisent la diversité de niches pour la cohabitation de poissons et macro-invertébrés, les plantes nourrices et celles qui fournissent les sites pour l'évasion des prédateurs, les plantes inflammables qui favorisent les incendies récurrents, etc.

Ainsi, le biote indigène caractéristique peut être décrit en utilisant des caractères taxonomiques ou fonctionnels. Les descriptions pour l'évaluation des risques ne doivent pas forcément inclure des inventaires exhaustives d'espèces. Cependant, ils devraient montrer un niveau d'unicité de composition et identifier des éléments fonctionnellement importants dans l'évaluation de chaque type d'écosystème (voir l'Annexe S2 pour des exemples).

Caractéristiques abiotiques. Les caractéristiques abiotiques sont le deuxième élément essentiel de la notion d'écosystème. De même, les descriptions devraient identifier les caractéristiques abiotiques qui agissent sur la distribution ou la fonction d'un type d'écosystème, définissent l'impact de distribution naturelle de variabilité et le différentiel d'autres systèmes (Tableau 1). Pour ce qui est des principales caractéristiques abiotiques dans les écosystèmes terrestres, il est possible d'inclure les substrats, les sols et les reliefs, ainsi que les principales variables climatiques, tandis que dans les écosystèmes d'eau douce et les écosystèmes marins, il est possible d'inclure des aspects clés des régimes hydriques, les marées, les courants, les facteurs climatiques et les propriétés physiques et chimiques de la colonne d'eau (voir les exemples de l'Annexe S2).

Processus caractéristiques et interactions. Les processus écologiques caractéristiques sont un troisième élément important à inclure dans la description des écosystèmes pour l'évaluation des risques (Tableau 1). Une vision qualitative des processus qui régissent la dynamique de l'écosystème est indispensable pour l'évaluation des risques liés au déclin fonctionnel. Encore une fois, dans la pratique cet élément de la description de l'écosystème ne devrait pas nécessiter une connaissance approfondie des réseaux d'interactions ou flux

Tableau 1. Modèle de description des types 'écosystèmes.

Éléments de définition opérationnelle	Éléments de description de l'écosystème
1. Assemblage caractéristique du biote	Identifier les caractéristiques biotiques distinctives a) Énumérer les espèces indigènes diagnostiques et décrire leur dominance relative et le caractère unique b) Énumérer le composant fonctionnel du biote caractéristique et identifier leurs rôles c) Décrire les limites de variabilité dans le biote de l'écosystème d) Exemple des photographies
2. Environnement physique associé	Identifier des caractéristiques abiotiques déterminantes (p. ex. le climat, le relief, la chimie de l'eau, la profondeur, la turbidité, les courants océaniques, le substrat, etc.) a) Description de textes et citations pour des états caractéristiques ou des valeurs de variables abiotiques b) Descriptions graphiques des variables abiotiques c) Exemple des photographies
3. Processus et interactions entre les composants	Décrire les principaux processus et les menaces
- entre le biote	a) Descriptions de textes et citations
- entre le biote et l'environnement	b) Des modèles de processus schématiques c) Exemple des photographies
4. Extension spatiale	Décrire la distribution et l'extension a) Cartes b) Estimation de zone c) Série de temps, projections (passé, présent, future)
5. Contexte de classification	Références croisées à des classifications écologiques c) Classifications écoregionales
6. État de référence (s)	Décrire point de collapse de l'écosystème spécifique a) Proxy variable b) Seuil d'effondrement délimité

Voir Annexe S2 pour les exemples
doi: 10.1371/journal.ppone.0062111.t001

de matière et d'énergie : dans des nombreux écosystèmes il manque des études directes des processus écologiques. Cependant, les mécanismes génériques de la dynamique de l'écosystème peuvent souvent être déduits à partir des systèmes connexes. Par exemple, les systèmes marins pélagiques sont invariablement dominés par des interactions trophiques dans lesquelles les éléments des principaux niveaux trophiques sont connus, même si les relations prédateur - proie plus particulières ne le sont pas. De même, la dynamique arbre - graminée dans les savanes du monde entier est influencée par les régimes des feux, les herbivores et les précipitations, bien que leurs rôles respectifs puissent varier entre les types de savane. Dans de nombreux cas, une compréhension globale des processus écosystémiques peut suffire pour attribuer un écosystème à une catégorie de risque, surtout si les principales menaces clés pour la persistance de l'écosystème peuvent être identifiées. Les conditions de base requises pour les évaluations de risque fondées sur des processus écologiques, sont identifier les principaux facteurs du changement, déduire les états de référence et conclure les symptômes mesurables de transformation de l'écosystème (voir section suivante).

Les modèles de processus schématiques simples [54] sont un moyen utile pour comprendre les principales fonctions des écosystèmes pour l'évaluation du risque (voir exemples en Annexe S2). Ces modèles peuvent être structurés pour décrire les transitions entre états alternatifs d'un écosystème (par exemple, [55], [56]) ou pour montrer les dépendances de cause à effet entre les composants et les processus +a l'intérieur du système (p. ex., [57]). D'autres modèles plus complexes peuvent identifier les variables et les seuils qui définissent les états alternatifs, les voies de transition entre eux et les conditions ou les processus qui gouvernent les transitions (p. ex., [58], [59]). Les modèles de simulation détaillée peuvent prédire la dominance relative des états alternatifs, étant donné les estimations des facteurs environnementales, même si ceux-ci ont été développés pour relativement peu d'écosystèmes [60], [61].

Répartition spatiale. Finalement, une description des propriétés de l'écosystème doit être précisée et limitée à une résolution d'observation en particulier [62]. L'élément spatial de la définition de l'écosystème est mieux décrit par le biais de cartes ou d'inventaires de lieux (Tableau 1). La cartographie

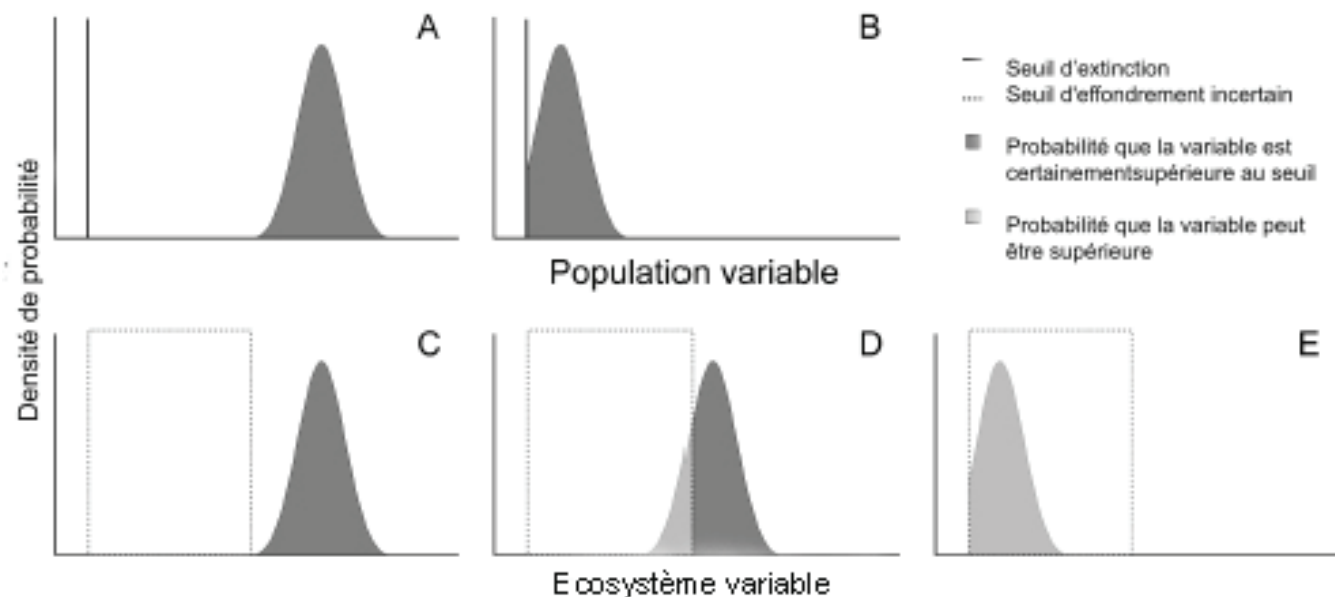


Figure 1. Des fonctions de densité de probabilité pour les variables de population et écosystème qui mesurent la proximité aux seuils qui définissent les espèces en extinction (A, B) et l'effondrement de l'écosystème (C, D). Les fonctions de densité de probabilité représentent l'incertitude de la mesure des variables. Pour les espèces, le seuil de la population qui définit l'extinction est connu avec certitude (p. ex. zéro abondance d'une espèce, définie par la ligne verticale en A et B). En A, la population considérée est certainement supérieure au seuil d'extinction, ce qui démontre que l'espèce est encore vivante. Alternativement, la probabilité de l'abondance d'être au-dessus du seuil (la zone sous la courbe) pourrait être inférieure à un (B), auquel cas l'espèce aurait pu disparaître ou même survivre. La zone ombrée indique la probabilité que l'espèce demeure existante. Pour les écosystèmes, l'axe des abscisses pourrait représenter la distribution spatiale, le nombre d'espèces, la qualité de l'eau, etc. Contrairement aux espèces, l'incertitude concernant la définition d'effondrement de l'écosystème mène à une suite de valeurs possibles pour ce seuil (partie rectangulaire en pointillés sur C et D). La variable de l'écosystème est, dans certains cas (C), au-dessus de cette limite supérieure, ce qui confirme l'existence de l'écosystème. D'autre part, les valeurs probables pour la variable de l'écosystème pourraient traverser le seuil incertain (D) et, dans ce cas, l'écosystème peut être effondré ou non. Dans ces circonstances, il y a une probabilité que le paramètre de l'écosystème est au-dessus de la limite supérieure du seuil (zone en gris foncé), ce qui place la probabilité de persistance de l'écosystème dans une limite inférieure (c'est-à-dire qu'il n'est pas effondré). Il y a une probabilité supplémentaire (gris clair) que le paramètre de l'écosystème est au-dessus du seuil qui dépend de la quantité d'incertitude du seuil (c'est-à-dire la zone large de la partie rectangulaire). Le résultat de ces deux probabilités place dans une limite supérieure la probabilité de persistance de l'écosystème. Avec davantage de détérioration (E), la limite inférieure de la probabilité de persistance de l'écosystème est zéro (zone non ombrée) et la limite supérieure est la zone ombrée claire.
doi:10.1371/journal.pone.0062111.g001

est disponible pour de nombreux types d'écosystème dans des environnements terrestres, d'eau douce, aquatiques et benthiques marines, soit dérivée de la télédétection, des modèles de distribution biophysique ou une combinaison des deux (voir exemples en Annexe S2). Les caractéristiques spatiales de certains types d'écosystème, comme les pêches pélagiques, sont intrinsèquement incertaines et dynamiques sur une période relativement courte et, par conséquent, les données spatiales sont rares et les distributions ne peuvent être définies qu'à des niveaux de résolution très bas. En raison de la diversité des méthodes et des cartes disponibles, un aspect important à prendre en compte au moment de faire une description est de justifier la sélection d'une carte base particulière comme étant une représentation adéquate de la distribution de l'écosystème.

Effondrement de l'écosystème et l'évaluation des risques

Le protocole d'inscription de la Liste rouge doit synthétiser les différentes preuves, les causes, les mécanismes et les voies du déclin de l'écosystème dans un cadre d'évaluation des risques génériques [63]. Pour estimer le « risque » – la probabilité d'une issue défavorable sur un espace de temps spécifié [64] – ce cadre doit d'abord définir un point final pour le déclin de l'écosystème (l'effet indésirable). Pour les espèces et les populations, ce point de terminaison est l'extinction, lorsque le dernier individu meurt [25]. D'un point

de vue conceptuel, l'extinction des espèces est un point final relativement discret, bien que sa mesure puisse être incertaine (Fig. 1a–b). L'extinction peut être incertaine car, par exemple, les individus peuvent ne pas être détectés [65]. Pour les écosystèmes, un point final analogue peut être identifié en termes de taille de distribution – quand la dernière occurrence d'un écosystème disparaît. Toutefois, un examen plus attentif révèle que le concept d'un point final discret (aussi bien pour les espèces que pour les écosystèmes) est problématique pour plusieurs raisons, qui seront analysées dans la section suivante.

Incertitudes dans les « points finaux » pour l'évaluation des risques écologiques

La théorie de l'évaluation de risques suppose un point ou un événement discret (Fig. 1a–b) qui agit sur l'actif en cours d'évaluation [64]. Cependant, la mise en pratique de la théorie fait face à des incertitudes dans la définition de l'actif, ainsi que dans le seuil du point final. Par exemple, les limites entre les espèces apparentées ou entre les types d'écosystème sont intrinsèquement vagues [66]. Ces incertitudes incluent la connaissance incomplète de la variation de caractères parmi les occurrences d'un écosystème, des modèles de variabilité continues plutôt que discrètes entre des unités taxonomiques inconsistantes qui varient dans le temps. Ces sources d'incertitude sont probablement supérieures pour les écosystèmes que pour les espèces, mais elles existent dans les deux cas. Ainsi, les risques dans une évaluation de risques sont

Tableau 2. Évaluation de l'effondrement fonctionnel dans l'écosystème de la mer d'Aral avec des variables biotiques et abiotiques. Valeurs de référence lorsque l'écosystème était dans un état fonctionnel (entre 1911 et 1960) et un seuil délimité définissant l'état d'effondrement en considérant qu'il y eut lieu entre 1976 et 1989.
doi:10.1371/journal.pone.0062111.t002

	État fonctionnel de référence (1911 – 1960)	Seuil délimité d'effondrement (données de référence 1976, 1989)
Richesse d'espèces de poissons et activité commerciale	20, 44,000	4–10, 0
Volume de la mer (km ²)	1,089	364–763
Superficie de la mer (km ²)	67,499	39,734–55,700
Salinité moyenne (g.l ⁻¹)	10	14-30

Données à partir de (78). Plus de détails dans l'annexe 2.5)
Doc.10.1371/journal.pone.0062111.t002

plus exactement représentés sous forme d'intervalles délimités que comme des points finaux discrets (Fig. 1c–e).

Les incertitudes deviennent plus visibles lors de l'examen des points finaux en dégradation fonctionnelle, que lors des baisses de distribution (Fig. 1) [12], [13]. Pour les écosystèmes, de nombreux éléments caractéristiques peuvent disparaître bien avant que la dernière espèce caractéristique disparaît de la dernière occurrence de l'écosystème (« extinction de l'ensemble » [53]). Certains changements préjudiciables dans les écosystèmes peuvent résulter de la perte d'espèces particulières [53]. En outre, les écosystèmes peuvent ne pas disparaître, mais plutôt se transformer en nouveaux écosystèmes avec un biote caractéristique différent et de nouveaux mécanismes d'auto-organisation [67]. À différence des événements théoriquement discrets, les points de transition des écosystèmes originaux à nouveaux sont intrinsèquement incertains [66], bien qu'ils puissent être considérés dans des limites plausibles (Fig. 1). Un analogue évident de ce processus en espèces est la transformation par hybridation [68], mais l'imprécision des extinctions devient évidente lorsque le concept d'espèces est dans le contexte d'une taxonomie artificielle et en développement continu superposé à des constellations dynamiques des gènes des génotypes. En outre, différents écosystèmes auront différents points de transition vers de nouveaux systèmes car ils varient dans la résilience et la variabilité naturelle [69], [70], [71], sont menacés par des processus divers et présentent différents symptômes de dégradation.

La définition du point final de la dégradation doit être suffisamment discrète pour permettre l'évaluation du risque, mais suffisamment générale pour réunir la diversité de contextes dans lesquels des évaluations des risques sont nécessaires. Pour faire face à ce compromis, nous proposons tout d'abord une définition opérationnelle générique du point final de la dégradation de l'écosystème. Deuxièmement, nous fournissons des conseils sur comment traduire la définition opérationnelle d'effondrement pour des écosystèmes spécifiques dans un seuil explicite identifiant les incertitudes inhérentes. Troisièmement, nous proposons un modèle conceptuel de risque de l'écosystème comme base pour un protocole d'évaluation des risques

d'effondrement.

L'effondrement de l'écosystème : une définition opérationnelle

Pour reconnaître les contrastes avec les espèces en extinction, nous proposons le concept de « effondrement de l'écosystème » comme la transition au-delà d'un seuil délimité dans une ou plusieurs variables qui définissent l'identité de l'écosystème. L'effondrement est donc une transformation d'identité, la perte des traits caractéristiques et le remplacement par un nouvel écosystème. Il se produit lorsque toutes les occurrences perdent les caractéristiques biotiques ou abiotiques déterminantes, et le biote caractéristique n'est plus maintenu. Par exemple, l'effondrement peut se produire lorsque la plupart des composants du biote caractéristique disparaît du système, ou lorsque les composants fonctionnels (biote qui joue un rôle clé dans l'organisation de l'écosystème) sont considérablement réduits et perdent leur capacité à recruter. Les changements chroniques dans le cycle des nutriments, les régimes de perturbations, la connectivité ou d'autres processus écologiques (biotiques ou abiotiques) qui soutiennent le biote caractéristique peuvent aussi indiquer un effondrement de l'écosystème. Les nouveaux écosystèmes peuvent conserver certaines ou plusieurs caractéristiques biotiques et abiotiques des systèmes avant l'effondrement, mais leur abondance relative sera différente. Ils peuvent être organisés et interagir de différentes manières et la composition, la structure et/ou la fonction du nouveau système aura déménagé à l'extérieur de la zone naturelle de variation spatiale et temporelle du système antérieur. Un écosystème effondré peut se rétablir conformément à une échelle de temps donnée, ou après la récupération, mais dans de nombreux systèmes la récupération ne sera pas possible.

Dans la section suivante, nous illustrons comment la définition opérationnelle de l'effondrement de l'écosystème peut être mise en application. Cela sera plus facile pour les écosystèmes qui sont déjà effondrés et où les données de séries chronologiques existent pour les variables pertinentes (Annexe 2.5). Toutefois, comme indiqué dans d'autres études de cas (Annexe S2), il sera souvent possible d'en déduire

les caractéristiques de l'effondrement à partir d'occurrences localisées dans la distribution de l'écosystème, même si la plupart de l'écosystème continue d'exister et est fonctionnelle.

Les transitions vers l'effondrement peuvent être progressives, soudaines, linéaires, non linéaires, déterministes ou hautement stochastiques [54], [72], [73], [74], [75]. Il s'agit de changements de régime [72], mais aussi d'autres types de transitions qui peuvent ne pas impliquer rétroaction. La dynamique dominante dans un écosystème dépendra des influences abiotiques ou des influences externes (par exemple, des conditions météorologiques ou des perturbations d'origine humaine), des processus biotiques internes (compétition, prédation, épidémies), d'héritages historiques et contexte spatial [76], [77]. Un écosystème peut ainsi s'effondrer à cause des différents processus menaçants et par le biais de multiples voies alternatives [54]. Les symptômes indiquant qu'un écosystème est en danger d'effondrement peuvent différer selon

les caractéristiques qui définissent l'identité de l'écosystème, la nature des processus menaçants et les voies du déclin qu'elles génèrent.

Un exemple moderne de l'effondrement de l'écosystème.

La mer d'Aral (voir Annexe 2.5), la quatrième plus grande masse d'eau continentale du monde est alimentée par deux grands fleuves, le Syr Dar'ya et l'Amou-Daria, en Asie centrale. Le biote indigène caractéristique comprend des poissons d'eau douce (20 espèces), une faune invertébrée unique (>150 espèces) et roselières de rivage, qui fournissent un habitat aux oiseaux aquatiques, y compris les espèces migratrices. D'un point de vue hydrologique, la mer était plus ou moins stable entre 1911-1960, avec des entrées d'eau qui équilibraient l'évaporation nette [78]. L'intensification de l'extraction de l'eau pour soutenir l'expansion de l'agriculture par irrigation a provoqué le rétrécissement et la salinisation de la mer. En 2005, seulement 28 espèces aquatiques (y compris les poissons) ont été enregistrés,

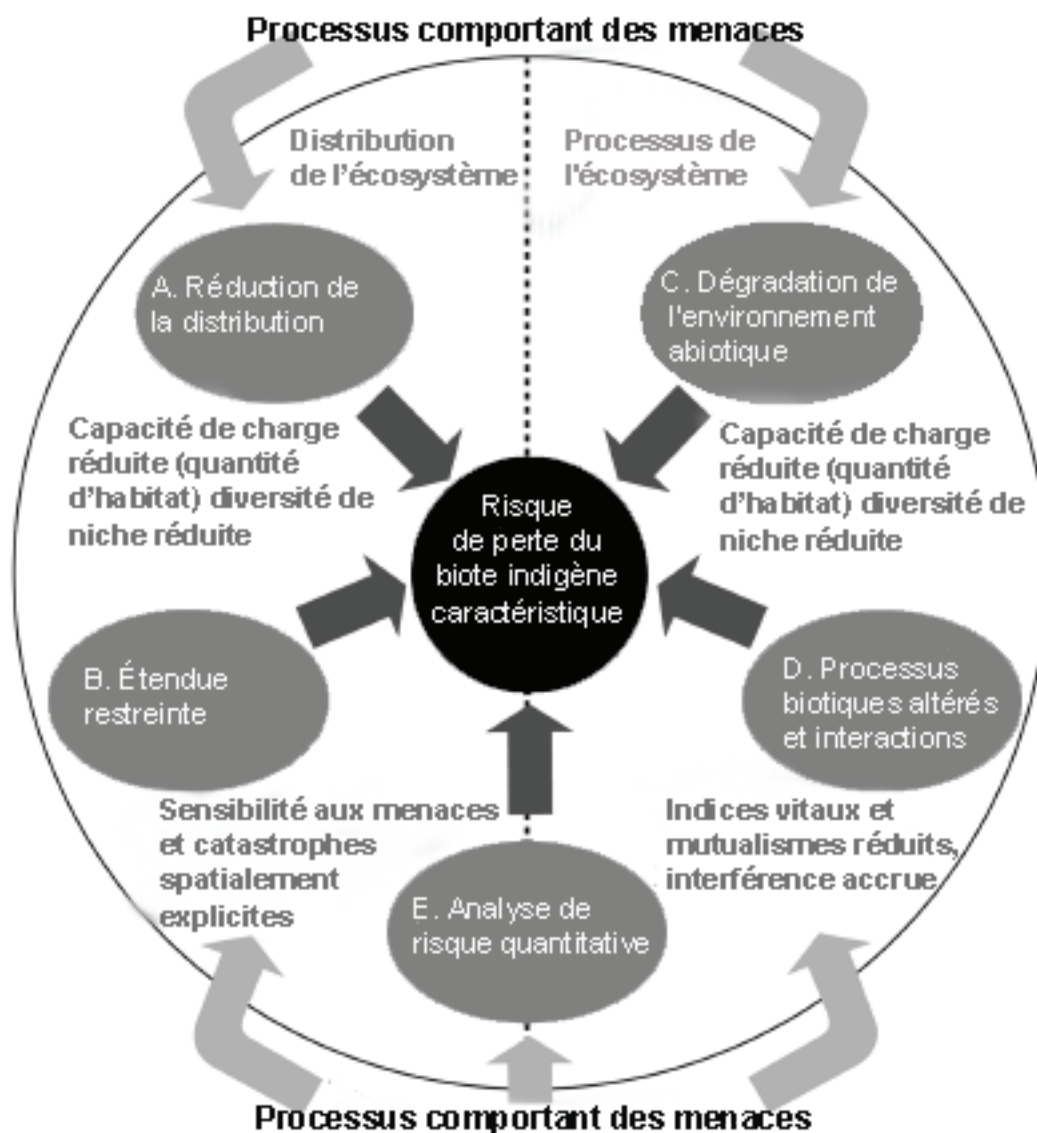


Figure 2. Mécanismes de l'effondrement de l'écosystème et symptômes du risque d'effondrement
doi:10.1371/journal.pone.0062111.g002

Tableau 3. Critères de la Liste rouge pour les écosystèmes, version 2.0

		Danger critique d'extinction	En voie de disparition	Vulnérable
A	Réduction de la distribution spatiale sur N'IMPORTE QUEL des périodes suivantes			
	1 Présent (sur les 50 dernières années)	≥80%	≥50%	≥30%
	2a Futur (les 50 prochaines années)	≥80%	≥50%	≥30%
	2b Futur (toute période de 50 ans comprenant le présent et se projetant dans l'avenir)	≥80%	≥50%	≥30%
	3 Au cours de la période historique récente (autour de 1750)	≥90%	≥70%	≥50%
B	Étendue restreinte indiquée par SOIT			
	1 L'aire du plus petit polygone convexe englobant l'écosystème (zone d'occurrence (EOO)), OU	≥2,000 km ²	≥20,000 km ²	≥50,000 km ²
	2 Le nombre de maille de 10x10 km occupées (zone d'occupation (AOO))	≥2	≥20	≥50
	ET au moins une des formes suivantes (a-c) :			
	(a) un déclin continu observé ou inféré en SOIT :			
	i. une mesure de l'étendue spatiale appropriée à l'écosystème ; OU			
	ii. une mesure de la qualité de l'environnement appropriée pour le biote caractéristique de l'écosystème ; OU			
	iii. une mesure de la perturbation des interactions biotiques appropriées au biote caractéristique de l'écosystème			
	(b) Processus menaçants observés ou inférés qui risquent d'entraîner le déclin continu en distribution spatiale, qualité de l'environnement ou interactions biotiques dans les 20 prochaines années			
	(c) Un écosystème existe à...	1 localité	≥ 5 localités	≥ 10 localités
	3 Un nombre de localités très limité (généralement moins de 5) ET pouvant montrer une très rapide réaction aux effets d'activités humaines ou d'évènements naturels provoquant une réaction en chaîne dans un avenir proche. Dont il est possible que l'écosystème disparaisse ou devienne en Danger Critique (CR) d'effondrement dans un avenir proche.			
C	1 Dégradation environnementale les 50 dernières années, basée sur le changement dans une variable abiotique qui touche...	≥ 80% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative**	≥ 50% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative
			≥ 80% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative	≥ 80% d'étendue avec ≥ 30% de sévérité relative
				≥ 30% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative
	2 Dégradation environnementale au cours des 50 prochaines années, ou toute autre période de 50 ans, y compris le présent et le future, basée sur le changement dans une variable abiotique qui touche...	≥ 80% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative
			≥ 80% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative
				≥ 30% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative
	3 Dégradation environnementale depuis 1750, basée sur le changement dans une variable abiotique qui touche...	≥ 90% d'étendue avec ≥ 90% de sévérité relative	≥ 70% d'étendue avec ≥ 90% de sévérité relative	≥ 70% d'étendue avec ≥ 70% de sévérité relative
			≥ 90% d'étendue avec ≥ 70% de sévérité relative	≥ 90% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative

≥ 50% d'étendue
avec ≥ 90% de
sévérité relative

Tableau 3. Suite

		Danger critique d'extinction	En voie de disparition	Vulnérable
D	1 Perturbation des processus biotiques ou des interactions au cours des 50 dernières années basée sur un changement d'une variable biotique qui touche...	≥ 80% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative
			≥ 80% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative	≥ 80% d'étendue avec ≥ 30% de sévérité relative
	2 Perturbation des processus biotiques ou interactions au cours des 50 prochaines années, ou toute période de 50 ans, y compris le présent et l'avenir, sur la base d'un changement dans une variable biotique qui touche...	≥ 80% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 80% de sévérité relative	≥ 50% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative
			≥ 80% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative	≥ 80% d'étendue avec ≥ 30% de sévérité relative
	3 Perturbation des processus biotiques ou interactions depuis 1750, sur la base d'un changement dans une variable biotique qui touche...	≥ 90% d'étendue avec ≥ 90% de sévérité relative	≥ 70% d'étendue avec ≥ 90% de sévérité relative	≥ 70% d'étendue avec ≥ 70% de sévérité relative
			≥ 90% d'étendue avec ≥ 70% de sévérité relative	≥ 90% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative
				≥ 50% d'étendue avec ≥ 90% de sévérité relative
E	Analyse quantitative pour déterminer la probabilité d'effondrement de l'écosystème d'être...	≥ 50% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative	≥ 20% d'étendue avec ≥ 50% de sévérité relative	≥ 10% dans 100 ans

Ceux-ci remplacent une série antérieure de quatre critères [12]. Voir annexe S1 pour les définitions des termes. *voir le texte à titre d'orientation sur le choix de la variable appropriée pour le biote indigène caractéristique de l'écosystème. **voir texte et Fig. 6 pour une explication de la sévérité relative de déclin.

doi:10.1371/journal.pone.0062111.t003

les roselières s'étaient desséchées et avaient disparu, la mer s'était réduit à une fraction de son ancien volume et surface et la salinité avait décuplé. Suivant notre définition opérationnelle de l'effondrement de l'écosystème, ces changements montrent que la mer d'Aral avait subi une transformation d'identité, avait perdue beaucoup de ses caractéristiques déterminantes (biote aquatique, roselières, oiseaux aquatiques, bilan hydrologique et hydrochimie saumâtre) et avait été remplacé par les nouveaux écosystèmes (des lacs salés et des plaines désertiques). Selon cette interprétation, l'effondrement s'est produit avant que le volume et la surface du corps d'eau diminuent à zéro. Bien que le point exact de l'effondrement de l'écosystème soit incertain, les données de séries temporelles pour certaines variables sont adaptés pour définir un état fonctionnel de référence (avant les changements de 1960) et un seuil d'effondrement limité (cf. Fig. 1c–e), en admettant que cela s'est produit pendant 1976–1989 lorsque la plupart du biote a disparu (Tableau 2).

Le choix des variables disponibles pour l'évaluation de

l'état de l'écosystème va dépendre de la façon précise dont ces variables peuvent représenter les caractéristiques de l'écosystème, de la quantité et de la qualité des données et de la sensibilité des différentes variables aux changements écologiques. Parmi ces aspects, la richesse des espèces de poissons et leur abondance peuvent être la variable biotique la plus proche des caractéristiques qui définissent l'identité de l'écosystème de la mer d'Aral. Le volume de la mer peut être un indicateur abiotique raisonnable, car il est fonctionnellement lié à la salinité, qui à son tour contrôle la présence de la faune marine et d'eau douce caractéristiques. La surface de la mer est moins directement liée à ces caractéristiques et processus, mais il est possible de l'estimer par télédétection, ce qui peut être utile dans l'évaluation, lorsque les données ne sont pas disponibles pour d'autres variables.

L'effondrement de l'écosystème de la mer d'Aral peut ou ne peut pas être réversible. S'il est possible de rétablir le régime hydrologique d'une petite partie de l'ancienne mer [78], certains

composants du biote caractéristique sont apparemment éteints (p. ex. le saumon Aral, *Salmo trutta aralensis*), empêchant la reconstruction de l'écosystème avant effondrement.

Modèle d'évaluation des risques

Notre modèle d'évaluation de risques (Fig. 2) groupe les symptômes d'un écosystème effondré en quatre grandes catégories et identifie les mécanismes correspondants qui relient les symptômes au risque de perdre les caractéristiques déterminantes d'un écosystème (biote indigène caractéristique et ou processus écologiques). Deux des quatre mécanismes produisent des symptômes de distribution (Fig. 2) : A) des baisses continues dans la distribution, qui réduisent la capacité de charge pour le biote dépendant ; et B) étendue restreinte, ce qui prédispose le système aux menaces spatialement explicites. Deux autres mécanismes produisent des symptômes fonctionnels (Fig. 2) : C) dégradation de l'environnement abiotique, réduisant la qualité de l'habitat ou la diversité de niches abiotiques pour le biote ; et D) interruption des processus biotiques et interactions, entraînant la perte des mutualismes, la diversité biotique de niches ou l'exclusion de certains composants du biota par d'autres. Les interactions entre deux ou plusieurs de ces quatre mécanismes de contraste peuvent produire des symptômes additionnels de transition vers l'effondrement de l'écosystème. Des mécanismes multiples et leurs interactions peuvent être intégrés dans un modèle de simulation de la dynamique des écosystèmes pour produire des estimations quantitatives du risque d'effondrement (E). Ces cinq groupes de symptômes constituent la base de critères de la Liste rouge de l'écosystème (Tableau 3).

Structure du protocole. Le protocole d'évaluation de risques comprend cinq critères basés sur des règles et des seuils pour les symptômes distributionnels et fonctionnels représentés dans le modèle de risque (Fig. 2, Tableau 3). Les symptômes peuvent être mesurés selon une ou plusieurs variables. Elles peuvent être génériques ou spécifiques à des écosystèmes particuliers (voir le texte sur les critères respectifs pour des conseils sur le choix de la variable). Les critères et les seuils permettent de placer chaque écosystème dans une des trois catégories ordinales du risque (Tableau 3, Fig. 3), ou bien dans une des catégories qualitatives.

Un écosystème devrait être évalué à l'aide de tous les critères dont les données sont disponibles. Dans l'ensemble, l'état de menace correspondra au niveau de risque plus élevé de n'importe lequel des critères (Fig. 3), étant donné que le risque est déterminé par le facteur le plus limitant [25]. Les catégories quantitatives de risque [12] reflètent celles de la Liste rouge des espèces menacées de l'UICN (UICN 2001) : en danger critique d'extinction (CR) ; en danger (EN) ; et vulnérable (VU). D'autres catégories qualitatives s'ajoutent : 1) des écosystèmes qui ne parviennent pas à satisfaire aux critères quantitatifs pour les trois catégories menacées (NT, quasi menacé) ; 2) des écosystèmes qui, sans aucun doute, ne répondent pas à des critères quantitatifs (LC, préoccupation mineure) ; 3) des écosystèmes avec très peu de données pour pouvoir appliquer n'importe quel critère (DD, données insuffisantes) ; et 4) des écosystèmes qui n'ont pas encore été évalués (NE, non évalué). Une catégorie supplémentaire (CO, effondré) est attribuée

aux écosystèmes effondrés tout au long de leur distribution, semblable à la catégorie d'espèce disparue (EX) [6].

Échelles de temps. Les critères évaluent la dégradation dans trois contextes temporels : actuel, historique et futur (Fig. 4). Les dégradations actuelles sont évaluées pour une période comprenant les 50 dernières années : assez récentes pour détecter les tendances actuelles, mais assez longues pour diagnostiquer avec fiabilité un changement directionnel, les distinguer des fluctuations naturelles dans la plupart des cas et pour planifier des mesures de gestion. Les causes de la dégradation sont souvent incertaines, mais d'un point de vue préventif, pour le protocole la dégradation actuelle indique des risques futurs, quelle que soit la cause.

L'évaluation de la dégradation future a besoin des prédictions concernant les changements dans les 50 prochaines années ou sur une période de 50 ans, y compris le présent et l'avenir (Fig. 4). Les dernières dégradations peuvent servir de base à ces prédictions et elles peuvent être prédites à l'avance, même lorsque l'écosystème est stable. Ces prédictions ont besoin d'une hypothèse basée sur le modèle des changements futurs (accélération, constance, décélération). Des modèles alternatifs de changement possible doivent être étudiés [79], cependant, un indice de dégradation proportionnelle et constant est souvent une hypothèse de base raisonnable pour une variété d'écosystèmes (p. ex. [80]).

Les évaluations des déclinaisons historiques sont essentielles pour les écosystèmes contenant un biote avec de longues périodes générationnelles et changements de population lents [25]. Même si le taux futur de déclin diminue, les réductions historiques dans la distribution ou la fonction d'un écosystème peuvent le prédisposer à d'autres menaces [81], [82] et réduire sa capacité à absorber des changements néfastes [68]. Le déclin historique est évalué par rapport au statut de l'écosystème à une date de référence théorique de 1750 (Fig. 4). Cette date correspondant plus ou moins au début de l'exploitation des écosystèmes à l'échelle industrielle, bien que l'apparition réelle varie selon la région. Des changements anthropiques ont eu lieu avant 1750 [83], mais la connaissance sur les distributions antérieures, les tendances et leurs causes pour des dates antérieures sont limitées. Les modèles de distribution avec des indicateurs environnementaux peuvent être utilisés pour estimer les déclinaisons historiques basées sur la différence entre l'état actuel d'un écosystème et son état attendu en l'absence d'effets anthropiques.

Seuils de dégradation. Les catégories ordinales du risque sont délimitées par les différents seuils de dégradation. Nous nous sommes appuyés sur des bases théoriques et pragmatiques pour établir ces seuils, tout en reconnaissant que : i) la théorie fournit une base qualitative pour établir des seuils de dégradation ordonnés, mais offre une orientation limitée pour définir les valeurs absolues ; et ii) notre but est de classer les écosystèmes dans des catégories de risque ordinales informatives, plutôt que d'estimer les probabilités précises de l'effondrement.

Les relations espèces-surface [84] fournissent une orientation théorique pour estimer la perte du biote comme résultat de la baisse de superficie de l'habitat disponible. Cependant, l'utilisation générique de relations espèces-

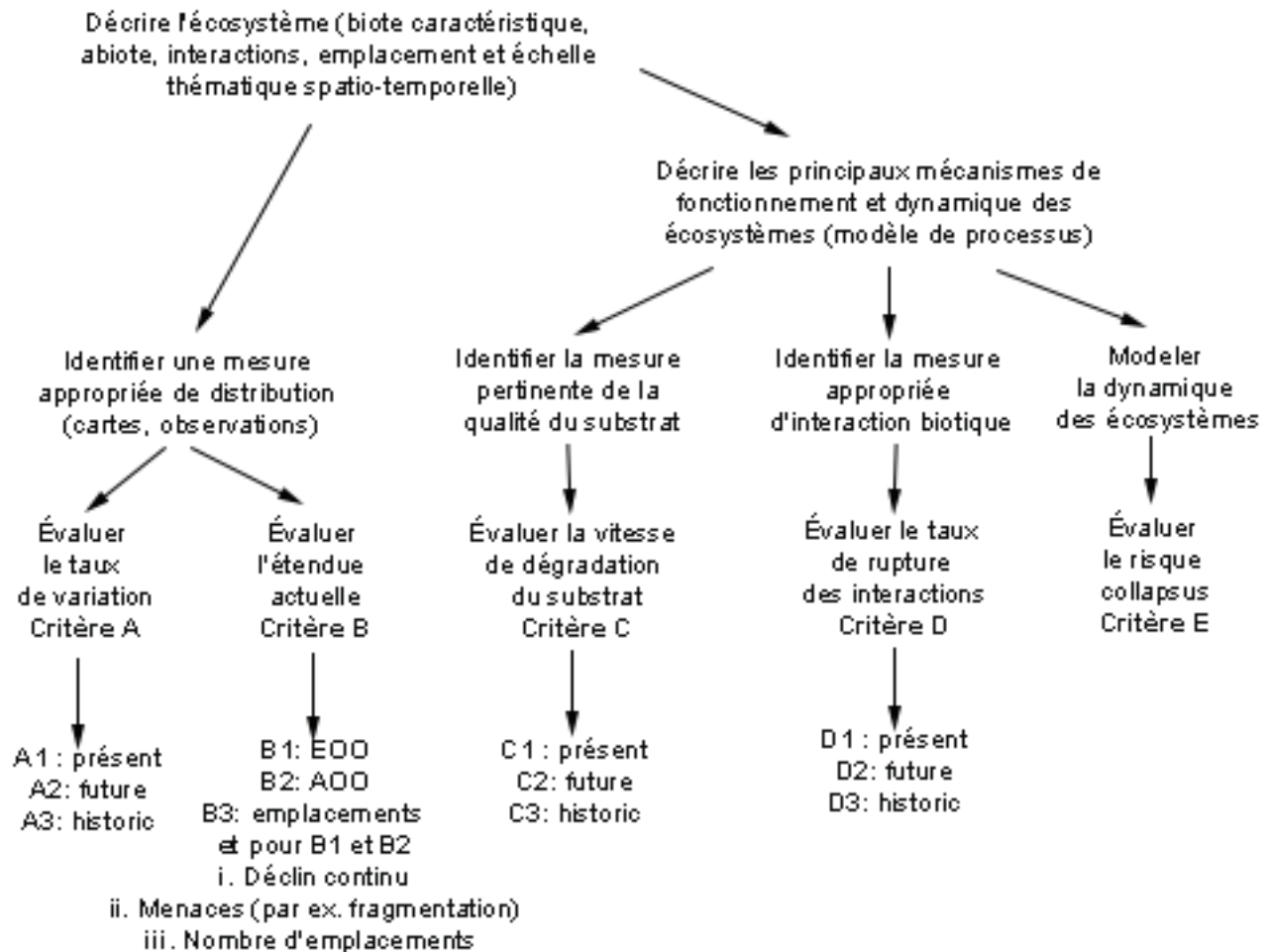


Figure 3. Protocole pour évaluer le risque de l'effondrement d'un écosystème en utilisant les critères proposés dans la Liste rouge v2.0 (voir Tableau 3)

doi:10.1371/journal.pone.0062111.g003

surfaces dans de nombreux écosystèmes et à grandes échelles est problématique pour plusieurs raisons. Tout d'abord, la perte d'espèces ne peut pas être calculée en inversant les courbes d'accumulation des espèces [85] : la zone dans laquelle le dernier individu d'une espèce disparaît (extinction) est toujours plus grande que la zone d'échantillon nécessaire pour localiser le premier individu d'une espèce. Deuxièmement, la pente (z), de la relation espèce-surface varie empiriquement de 0,1 à 0,25, selon les groupes taxonomiques évalués [84], la qualité de l'habitat [86], l'hétérogénéité de l'habitat [87], le contexte l'île-continent [84] et les déphasages pour atteindre l'équilibre [82], [88]. Un troisième problème est l'application des relations espèces-surface aux paysages terrestres et marins, qui ne tient pas compte de l'irrégularité de la présence d'espèces dans les types d'écosystèmes [89]. Par ailleurs, certains relations ont un comportement limite qui dépend d'un contexte différent entre les groupes taxonomiques et les types de paysage [90], [91]. Quatrièmement, les relations espèces-surfaces seulement prévoient la richesse des espèces et non leur abondance, ce

qui peut affecter le fonctionnement de l'écosystème [53]. De ce fait, les modèles espèces-surface ne sont pas susceptibles de soutenir des valeurs limites de dégradation universelle pour évaluer l'état de l'écosystème.

Il convient de souligner que la relation entre la biodiversité et l'écosystème, en moyenne, a une forme monotone similaire aux relations espèces-surfaces et la pente varie aussi [31]. Ainsi, en l'absence d'un fondement théorique clair afin d'établir des seuils particuliers pour les critères entraînant une baisse de la la zone ou le fonctionnement d'un écosystème (A, C et D), nous établissons des valeurs seuils à intervalles relativement uniformes pour des dégradations /déclinaisons actuelles et futures (30 % espèces vulnérables, 50 % espèces en danger, et 80% en danger critique d'extinction). Le but de seuils entre zéro et 100% est d'obtenir un classement informatif des écosystèmes, plutôt qu'une classification très asymétrique parmi les catégories. Par contre, le seuil le plus bas de 30% reconnaît qu'une preuve d'une baisse appréciable dans la distribution ou fonctionnement d'un écosystème est nécessaire

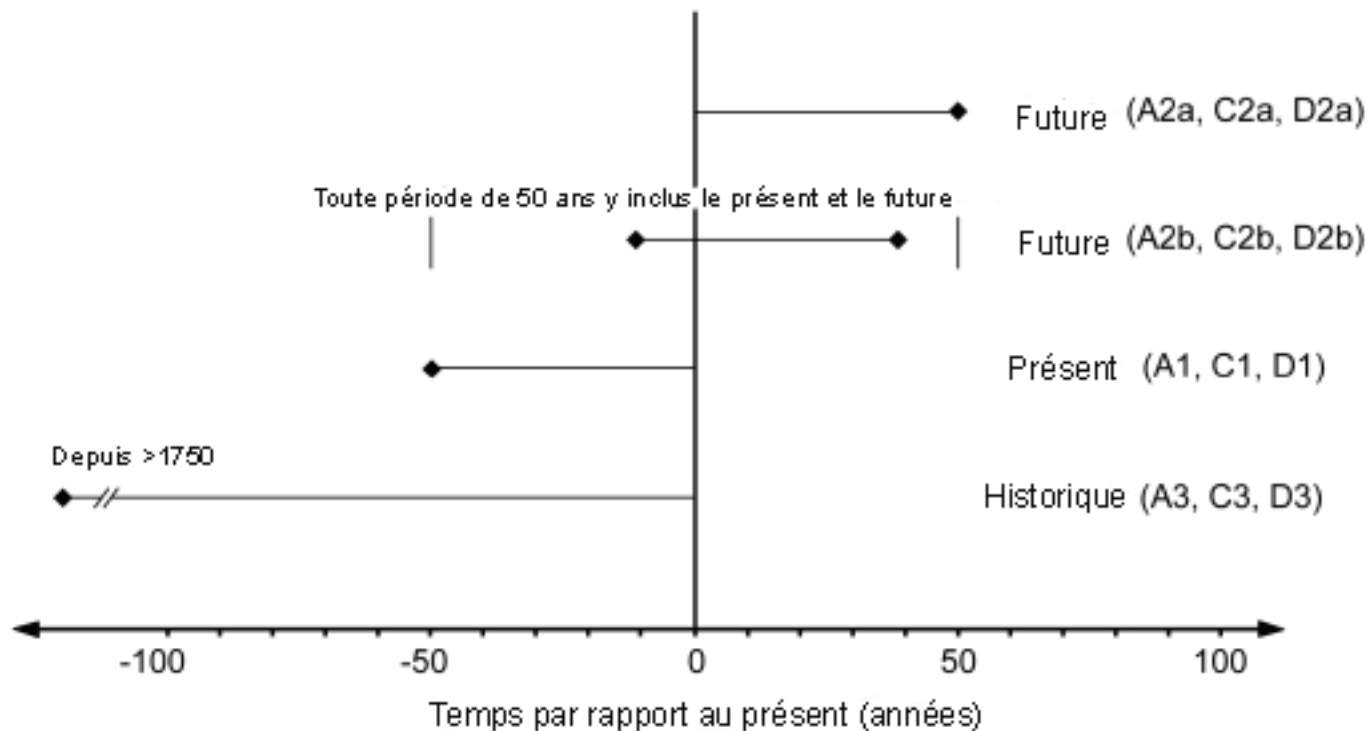


Figure 4. Échelles de temps pour évaluer des changements sous critères A, C et D.
doi:10.1371/journal.pone.0062111.g004

pour appuyer l'inscription dans une catégorie menacée. Ces seuils de base sont conformes aux seuils de réduction de la population signalés dans les critères de la Liste rouge (UICN 2001). Nous établissons des seuils plus élevés pour de déclin historiques (50%, 70%, 90%) car les périodes sont plus longs. Les diminutions entre 5 à 10 % du seuil VU peuvent être classifiées comme NT (Fig. 5), bien que nous ne proposons pas de seuils quantitatifs pour cette catégorie. Ci-dessous, nous analysons le degré de sensibilité des résultats d'évaluation de risque à la variation de ces seuils.

Seuils de l'effondrement. Chacun des cinq critères entraîne un seuil d'effondrement (Fig. 1). En ce qui concerne les critères fondés sur l'étendue spatiale (A et B), en général les écosystèmes se sont effondrés si leur distribution décline à zéro (Fig. 1a–b) - lorsque l'écosystème a subi une transformation tout au long de sa gamme. Toutefois, le seuil zéro dépendra des variables et des cartes utilisées pour représenter la distribution des écosystèmes, et certains écosystèmes peuvent s'effondrer avant que sa distribution attribué baisse à zéro (par exemple, Tableau 2).

Pour les critères fondés sur des variables fonctionnelles (C et D), une plage de valeurs définira typiquement l'effondrement pour une variable donnée (Fig. 1c–e). Cette fourchette doit être délimitée entre la valeur minimale possible, où il est évident que l'écosystème s'est effondré, et une valeur maximale plausible basée sur des observations de cas localisés où l'écosystème semble avoir dépassé son écart naturel de variation (défini dans la description de son biote indigène caractéristique et processus) et en conséquence a perdu le biote indigène caractéristique (voir des exemples dans l'Annexe S2). Une

approche similaire peut être appliquée lorsque des modèles de simulation sont utilisés pour estimer le risque d'effondrement au titre du critère E. Le ou les états d'effondrement doivent être identifiés parmi ceux représentés dans le modèle et les seuils délimités d'abondance relative et ou persistance, et doivent être spécifiés pour identifier les limites de variation naturelle du système.

Critères d'évaluation des risques

Les cinq critères d'évaluation des risques sont résumés dans le Tableau 3. Un glossaire des termes utilisés dans les critères et concepts de support se trouve à l'Annexe S1. Ci-dessous, nous présentons l'analyse théorique qui sert de base à chaque critère et offre une orientation pour choisir et déterminer les variables nécessaires pour les évaluer.

Critère A. Réduction de la distribution

Théorie. Dans les protocoles d'évaluation de risque des écosystèmes existants [13] le déclin de la distribution est un élément presque universel et semblable au paradigme de déclin de la population de Caughley [92]. Ils représentent la diminution de l'abondance du biote. La diversité persistante des espèces dans un écosystème est positivement liée à la zone ou au volume du substrat disponible [93]. En revanche, une réduction de la surface d'un écosystème entraîne la diminution de la capacité de charge pour les espèces qui la composent, la diversité des niches et les opportunités pour la partition spatiale des ressources et l'évasion des concurrents, prédateurs et agents pathogènes [87], [94], [95]. Ces changements vont augmenter le risque d'extinction des espèces qui composent un écosystème

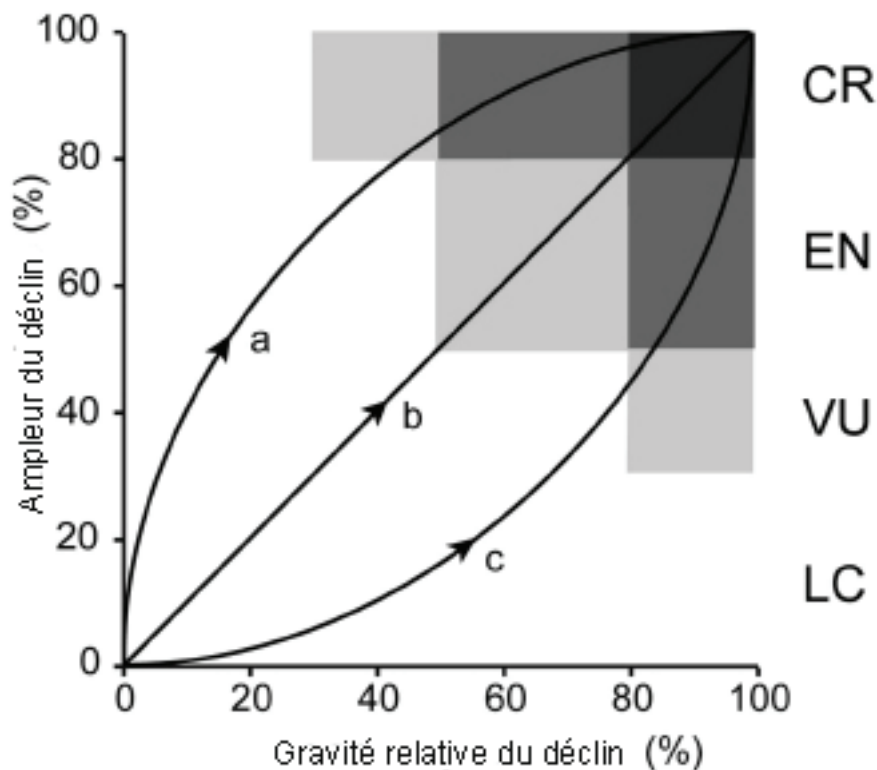


Figure 5. Contraste des voies de dégradation environnementale ou biotique et leurs classifications de risque correspondantes suivant les critères C et D. (a) dégradation initialement généralisée et bénigne, augmentant plus tard en sévérité. (b) la sévérité et le développement du degré la dégradation augmentent au même rythme. (c) dégradation sévère mais localisée, se propageant plus tard. Les écosystèmes qui n'atteignent pas les seuils d'un niveau vulnérable (p. ex. déclin extrêmement sévère (>80%) en qualité de l'environnement au tour de 20-30% de distribution, ou déclin sévère (>30%) au tour de 70-80% de distribution) peuvent être classifiés dans le niveau de presque menacé (NT). doi:10.1371/journal.pone.0062111.g005

et vont réduire la capacité de maintenir son biote caractéristique (Fig. 2). Avec la réduction de la superficie d'un écosystème, la perte résultante du biote dépend de sa configuration spatiale pour ce qui est des menaces et les mesures de conservation [96], [97]. Alors que les effets d'échantillonnage entravent la réversion du modèle quantitatif de l'espèce-zone [85], la relation qualitative reste, même pour les espèces qui perdent un habitat inoccupé. Ces pertes diminuent les possibilités de colonisation et de récupération pour compenser les extirpations stochastiques et les déclin [98].

Calcul. Les taux de déclin dans la distribution d'un écosystème sont généralement évalués à partir de cartes chronologiques (p. ex., [80]), des observations sur le terrain [65] ou des cartes de répartition construites à partir des emplacements spécifiques (par exemple, [99]). Les représentations spatiales potentielles pour la distribution d'un écosystème, incluent les observations sur le terrain d'ensembles d'organismes, le climat, le substrat, la topographie, la bathymétrie, les courants océaniques, les régimes de crue, les aquifères ou une synthèse d'eux qui puisse être justifiée comme une représentation valable de la distribution du biote d'un écosystème ou de l'espace de sa niche. La cartographie de la végétation [100] et la télédétection [23] fournissent des indications utiles pour les écosystèmes terrestres, d'eau douce, benthiques et marins [101]. Les études de cas (Annexe S2) offrent une diversité d'exemples de telles cartes. Dans les écosystèmes marins, les cartes de facteurs

physiques, tels que les caractéristiques des fonds marins, les courants océaniques, les températures de l'eau et la chimie de l'eau peuvent également être appropriées [49], [102], [103]. Dans certains écosystèmes souterrains, d'eau douce et marins, les tendances dans la dimension de profondeur peuvent être un indicateur approprié de déclin de distribution (par exemple, Tableau 2), dans la mesure où elles reflètent les tendances de la capacité de charge et de la diversité de niche pour le biote caractéristique.

Les réductions actuelles de la distribution peuvent être calculées directement si des données d'il y a 50 ans sont disponibles ou par le biais d'un taux annuel de diminution comme une base pour une extrapolation prudente. Des modèles spatiaux [104] peuvent être utilisés pour projeter les distributions attendues dans le passé récent (critère A1, Tableau 3), le futur (critère A2) ou pour estimer des changements anthropiques historiques (critère A3) [105].

Critère B. Étendue restreinte

Théorie. De nombreux processus qui menacent les écosystèmes sont spatialement autocorrélés (groupés). Les exemples incluent les catastrophes ou perturbations [106], [107], les invasions localisées d'espèces méconnues [108] et des changements climatiques régionaux [74], [109], [110]. Les risques associés à ces processus sont réparties sur plusieurs correctifs indépendants multiples dans des écosystèmes largement répandus, mais pas dans des écosystèmes avec des

Tableau 4. Exemples de variables qui pourraient convenir pour évaluer la gravité de la dégradation de l'environnement conformément au critère C.

Processus de dégradation	Variabes d'exemple	Sources
Désertification des pâturages	Couverture proportionnelle du sol nu, densité du sol, indices de compactage du sol, indices d'occupation du sol par télédétection	[159,160]
Eutrophisation des sols, vapeurs d'eau douce ou de lacs	Niveaux d'azote du sol ou dissous, phosphore, cations, oxygène, turbidité, test biologique	[15]
Dé-humidification des forêts de nuages	Couverture de nuages, altitude des nuages	[161]
Déforestation par les pluies acides	Chimie de l'eau de pluie	[62]
Homogénéisation des microhabitats	Diversité de caractéristiques du micro-terrain, variance spatiale dans la profondeur de l'inondation et durée	[162]
Modification du régime des eaux ou hypopériode	Suivi sur le terrain du débit de flux ou de la profondeur piézométrique de la nappe ; la télédétection de l'étendue spatiale des eaux superficielles, fréquence et profondeur des inondations	[57]
Salinisation des sols ou zones humides	Suivi sur le terrain de la salinité des sols ou des eaux souterraines, télédétection de la surface du sol albédo	[163]
Sédimentation des cours d'eau, récifs coralliens	Taux d'accumulation de sédiments, charge de sédiments de ruisseaux, décharge, turbidité de la colonne d'eau, fréquence et d'intensité des signatures spectrales de sédiments en panache	[164]
Simplification structurelle des écosystèmes marins benthiques (p. ex. par le chalutage de fond)	Microrelief, abondance des débris benthiques, fréquence de chalutage et répartition spatiale	[165]
Élévation du niveau de la mer	Suivi acoustique du niveau de la mer, étendue de l'inondation des marées	[166]
Recul de masses de glace	Télédétection de l'étendue de la couverture glacielle	[167]

doc.10.1371/journalpone.0062111.t004

distributions géographiquement limitées [13]. Le rôle principal du critère B est d'identifier les écosystèmes dont la distribution est tellement limitée qu'ils risquent de s'effondrer à partir de la réunion d'événements ou des processus menaçants [13], [79]. Il sert également à évaluer l'habitat occupé par le biote composant qui, grâce à la capacité de charge, est positivement lié à la viabilité de la population indépendamment de l'exposition à des événements catastrophiques [64]. Ces concepts sont similaires au paradigme de faible population (1994) de Caughley [25], [92], et font parti des protocoles d'évaluation de risque existants [13].

Calcul. Deux indicateurs, mesure de l'étendue de la zone d'occurrence (EOO) et zone d'occupation (AOO), représentent, du point de vue conceptuel, des aspects différents de la taille des espèces [111] et concernent également les écosystèmes (Tableau 3). EOO (critère B1) mesure la capacité des risques de se répandre sur une zone contiguë qui comprend toutes les occurrences à l'aide d'un polygone convexe minimum, alors que AOO (critère B2) mesure la capacité des risques de se répandre entre les correctifs occupés avec un compte de cellules de la grille occupée [53], [79], [112]. Les mêmes protocoles de mesure conviennent à des entités avec des dimensions de

profondeur ou de modèles linéaires de distribution [25]. Dans certains cas, les données spatiales peuvent être insuffisantes pour estimer EOO ou AOO, mais des évidences existent qu'un petit nombre d'événements menaçants plausibles peut provoquer qu'un écosystème passe, dans un futur proche, vers la catégorie de danger critique d'extinction. Ces écosystèmes peuvent être classifiés comme vulnérables conformément au critère B3 s'ils occupent quelques « lieux » par rapport à l'ampleur des événements en danger (Annexe S1).

Les estimations d'AOO sont très sensibles à un grain spatial et thématique [13], [79], [113]. Les écosystèmes peuvent être classés d'une façon tellement générale ou représentés si approximativement qu'ils ne répondent jamais aux seuils des catégories menacées ou, inversement, d'une façon si juste ou détaillée qu'ils peuvent toujours être classifiés dans le statut de menacés [13]. Afin de réduire les différences, toutes les estimations d'AOO doivent, aux effets de l'évaluation de la Liste rouge, être standardisées au même grain spatial. Nous conseillons les quadrillages 10 × 10 km pour l'estimation d'un écosystème AOO (contrairement aux quadrillage 2 × 2 km conseillées pour les évaluations d'espèces ; [79]), d'abord parce que les limites de l'écosystème sont intrinsèquement

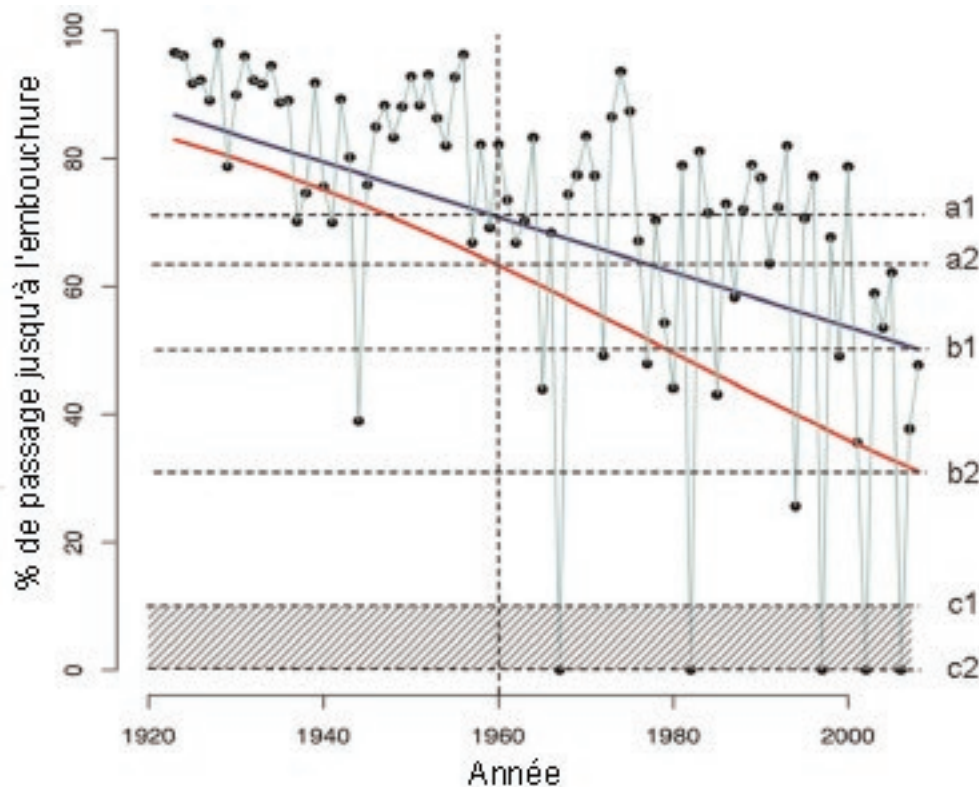


Figure 6. Détermination de la sévérité relative de la dégradation de l'environnement (critère C) ou modification des interactions biotiques (critère D).

Exemple avec des données du débit du courant comme pourcentage des débits non réglementés moyen (ligne turquoise unie par des cercles) dans le fleuve Murray adapté de [57], voir Annexe S2.8. Il y a incertitude dans le taux de déclin du débit (deux lignes de régression alternées) et le niveau de débit où les écosystèmes dépendant de l'eau s'effondreraient (zone ombrée). Le seuil d'effondrement est le niveau de débit du courant qui est à l'origine de la mort généralisée de l'arbre et le remplacement de la végétation forestière (le plus probable par des buissons). Normalement cela se produit lorsque le débit moyen (selon l'estimation par régression à long terme) tombe à 0-10% des niveaux de débit non réglementée (représenté par un c1-c2 délimité, lignes en pointillés), lorsque le dépérissement généralisé de l'arbre a commencé à se produire lorsque le débit était zéro dans plusieurs années de la dernière décennie (voir Annexe S2.8 pour le modèle de processus et de justification). Basé sur un modèle de régression gaussienne plus adéquat des données de débit (ligne bleu foncé), le débit moyen est passé de 71% en 1960 (ligne pointillée a1) à 50% en 2009 (ligne pointillée b1). Un modèle de régression bêta (ligne rouge) a permis un ajustement des données et indique une baisse du débit moyen de 63% en 1960 (a2) jusqu'à 31% en 2009 (b2). Une estimation standardisée de la sévérité relative de la dégradation hydrologique au cours des derniers 50 ans = $100 \times (b-a)/(c-a)$. L'estimation minimale plausible = $100 \times (b1-a1)/(c1-a2) = 100 \times (71-50)/(71-0) = 30\%$ et l'estimation maximale plausible = $100 \times (b2-a2)/(c2-a1) = 100 \times (63-31)/(63-10) = 60\%$. Sur la base de l'incertitude des modèles de régression de débit et le seuil d'effondrement, une estimation délimitée de dégradation hydrologique dans cet écosystème est, en conséquence, entre 30 à 60% au cours des 50 dernières années.

doi:10.1371/journal.pone.0062111.g006

vagues (sensu [66]), il est donc plus facile de déterminer qu'une occurrence d'un écosystème s'inscrit dans un quadrillage plus grand que dans un plus petit. Deuxièmement, des cellules plus grandes peuvent être requises pour déterminer la présence d'écosystèmes caractérisés par des processus qui opèrent à des grandes échelles spatiales ou pour diagnostiquer des fonctionnalités qui sont clairsemées, cryptiques, groupées ou mobiles (p. ex. des systèmes pélagiques ou artésiens). Finalement, les plus grandes cellules permettent d'estimer AOO même lorsque les données de haute résolution sont limitées. Ainsi, ces considérations indiquent qu'une cellule de plus grande taille est plus appropriée pour les écosystèmes que celle conseillée pour les espèces [79]. Une possible limitation dans les estimations d'AOO sur la base d'une taille plus grosse de grain, est qu'ils peuvent être gonflés pour les écosystèmes avec de nombreux petits correctifs, dispersés (par exemple les

fragments forestiers, les correctifs de petites zones humides), pourtant ces occurrences ne peuvent pas contrebalancer substantiellement les risques. Pour réduire cet effet, il est conseillé de compter les cellules comme étant occupées seulement si l'écosystème s'étend sur plus de 1 km² (1%) de la superficie de la cellule.

Seuils et sous-critères. Des écosystèmes en danger critique, en danger et les écosystèmes vulnérables sont délimités par des seuils AOO de deux, 20 et 50 quadrillages, respectivement (Tableau 3). Les seuils EOO avaient un ordre de grandeur plus élevé (Tableau 3) car, de même que les espèces, les écosystèmes s'étendent généralement sur des zones plus grandes que celles qu'ils occupent [6]. Nous reconnaissons que ces seuils sont un peu arbitraires et ci-après, nous explorons la sensibilité des résultats d'évaluation de risque à la variation dans les seuils. Cependant, les seuils proposés sont basés sur notre expérience

Tableau 5. Exemples des variables biotiques qui pourraient convenir pour évaluer la gravité de la perturbation des interactions biotiques conformément au critère D.

Variable	Rôle dans la résilience et fonction de l'écosystème	Exemple
Richesse d'espèces (nombre des espèces dans un groupe taxonomique par unité de surface)	Les processus écologiques diminuent à un rythme accéléré avec la perte des espèces [168]. La richesse d'espèces est liée indirectement avec les fonctions des écosystèmes et la résilience à travers ses corrélations avec la diversité fonctionnelle, la redondance et la complémentarité (voir ci-dessous).	La réponse de la diversité et l'abondance relative des graminées a la variation de pâturage dans les prairies.
Composition et domination d'espèces	Les changements dans la domination et structure de la communauté sont symptômes de changement dans le comportement et identité de l'écosystème	Les modifications des régimes alimentaires des grands prédateurs (épaulards) a raison de les effets de la superpêche sur les phoques, a causé le déclin des populations d'outres de mer et par conséquent la prédation des oursins de varech-alimentation s'a réduit. Provoquant l'explosion de leur populations et ainsi l'effondrement conséquent de varech géant, dominant structurelle du benthos. [58] . Voir l'annexe S2
L'abondance des espèces clés (ingénieurs de l'écosystème, prédateurs clés, dominants structurelles, concurrents dominants, espèces envahissantes)	Invasions des certaines espèces exotiques peuvent modifier le comportement et l'identité de l'écosystème, et rendre l'habitat impropre pour la persistance du biote indigène. Les espèces exotiques « transformateur » se distinguent des invasions bénignes que n'ont pas des grands impacts sur la fonction et dynamique de l'écosystème.	L'invasion de <i>Paratrechina</i> simplifie la structure de la forêt, réduit la diversité de faune et des ingénieurs indigène de l'écosystème [108]. L'invasion des fruticeés et prairies arides australiennes par <i>Cenchrus ciliaris</i> les rendre plus vulnérable aux incendies et moins favorable pour la persistance des espèces de plantes indigènes [169,170].
La diversité fonctionnelle (nombre et régularité des types)	Grande diversité de types de espèces fonctionnelles (i.e. types d'utilisation des ressources, types de réponses à la perturbation) favorise la co-existence par la partition de ressource, la diversification de niche et mutualismes. (voir ci-dessous)	La grand diversité des ressources d'origine végétale, soutient la composition, diversité et fonctionnement du biote du sol [171]. Les régimes d'incendies favorisent la co-existence de plusieurs types fonctionnels des plants [134]. Annexe S2.
Redondance fonctionnelle (nombre de taxa par type, redondance intra- et inter-échelle) ; (voir Allen et al. 2005)	Espèces mineurs fonctionnellement équivalent peuvent remplacer la perte ou décline de les espèces dominants si plusieurs jouent des rôles fonctionnelles similaires (redondance fonctionnelle). Une richesse d'espèces faible peut être associée avec une faible résilience et des risques élevés pour les fonctions des écosystèmes en raison des changements de l'environnement [71,135].	La réponse des communautés d'oiseaux a différent niveaux de intensité d'utilisation des terres [138].
Complémentarité fonctionnelle (dissemblance entre deux types ou espèces)	La complémentarité fonctionnelle entre espèces (i.e. l'utilisation des ressources, taille, état trophique, phénologie) renforce la co-existence à travers de la partition de niche et entretiens les processus de l'écosystème [172].	La grande complémentarité fonctionnelle des assemblages de plantes et pollinisateurs, favorise le recrutement d'une communauté végétales plus divers.
La diversité des interactions (fréquence et dominance des interactions, propriétés de matrices de réseaux)	Les interactions modèle l'organisation de l'écosystème, contrôle l'évolution et la persistance des espèces qui participe et ont d'influence sur les fonctions de l'écosystème. Par exemple, la productivité [173].	Le surpâturage a réduit la diversité des interactions de pollinisation [129].
Diversité trophique (nombre de niveaux trophiques, interactions entre niveaux, structure du réseau trophique)	Les effets compensatoires de la prédation et la compétition pour ressources soutiennent la coexistence des concurrents inférieurs et de la proie. La perte ou déclin de quelques interactions (i.e. en raison de la surexploitation des grands prédateurs) peut précipiter cascades trophiques par l'élimination concurrentiel ou surabondance de prédateurs généralistes.	Les assemblages de carnivores diverses (i.e. comportement et densités variés) favorisent la coexistence des espèces végétales [142], le déclin de la proie primaire précipite les changements de régime et de phase [174].
Flux spatial des organismes (taux, temps, fréquence et la durée des déplacements des espèces entre les écosystèmes)	Les échanges spatiaux entre systèmes locaux dans paysages hétérogènes fournissent l'assurance spatiale pour la fonction de l'écosystème [143]. Les échanges peuvent concerner ressources, des gènes ou implications dans les processus [130].	Les poissons et invertébrés herbivores migrent de les herbiers marins et les mangroves a les récifs, et pourtant réduisent la abondance des algues dans les récifs et maintient les substrats appropriés pur l'établissement de coraux après une perturbation [175].

doi:10.1371/journal.pone.0062111.t005

Tableau 6. Résumé des évaluations des essais avec 17 écosystèmes d'eau douce (F), terrestres (T), marins (M) et souterrains (S).

	État de menace local	État UICN	# Critères évalués	# Sous-critères évalués	# Sous-critères appui l'état global	Critères spatiaux évalués	Critères fonctionnels évalués	Critères déterminant l'état global
1 Grès des côtes, marécages de terres hautes, Australie (F)	EN	EN-CR	4	9	2	+	+	A2, C2
2 Tourbières hautes, Allemagne (F)	CR	CR	3	6	2	+	+	A3, C3
3 Tamaris Allemand végétation pionnière, Europe (F)	EN	EN	2	5	3	+		A1, A3, B2a,b
4 Marais, marécages et lacs dans le Bassin Murray-Darling, Australie (F)	NE	EN-CR	4	10	2	+	+	D1, D3
5 Mer Aral, Ouzbékistan et Kazakhstan (F)		CO	4	12	9	+	+	A1-3, B1-3, D1-3
6 Roselières, Europe (F)	LC	VU	4	8	3	+	+	A1, A3, D1
7 Forêts du Gonakier au Sénégal Rivière plaine inondable		CR	3	6	2	+	+	A1, A3
8 Écosystème de plaines inondables de Gommier des rivières et black box, Australie sud-est (F)	NE	VU	4	12	3	+	+	A2, C1, C2
9 Coolibah – zone boisée Black Box, Australie (F/T)	EN	EN	3	7	1	+	+	C1
10 Taillis de vigne semi-persistants, Australie (T)	EN	EN	2	2	2	+	+	A3, B2a
11 Tepuy shrubland, Venezuela (T)	LC	LC	3	8	8	+	+	
12 Granit, champs de gravier et plaines de sable, Nouvelle Zélande (T)	LC	LC	4	11	11	+	+	A1-3, B1-3, D1-3
13 Cap Sand Flats fynbos, Afrique du Sud (T)	CR	CR	2	6	1	+	+	A1-3, B1-3, C1-3, D1-3
14 Forêt Tapia, Madagascar (T)	NE	EN	2	4	1	+	+	B1a,b
15 Grands Lacs Alvar (T)		VU-EN	3	5	1	+	+	A3
16 Forêts Giant kelp, Alaska (M)	NE	EN-CR	2	4	2	+	+	A3
17 Récifs coralliens des Caraïbes	NE	EN-CR	2	5	2	+	+	C3, D1
18 Prairies sous-marines, Australie du sud (M)	NE	EN-CR	3	6	2	+	+	A1, C1
19 Lagunes de Coorong, Australie (F/M)	NE	CR	5	9	4	+	+	B1a,b, C2, D1, E
20 Exsurgences karstiques, Australie du sud (S/F)	NE	CR	3	7	3	+	+	B1b, C1 y D2

doi:10.1371/journal.pone.0062111.t006

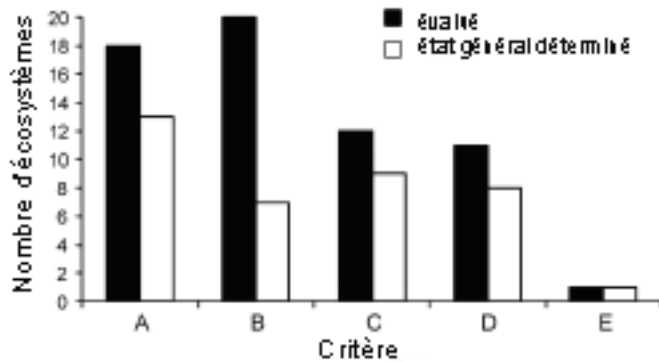


Figure 7. Nombre d'écosystèmes évalués pour chaque critère et nombre d'écosystèmes pour lesquels chaque critère a déterminé l'état général.
doi:10.1371/journal.pone.0062111.g007doi:10.1371/journal.pone.0062111.g001

collective pour ce qui est de l'ampleur des incendies de forêt, les événements météorologiques extrêmes, les déversements de produits chimiques, les épidémies, la conversion des terres et d'autres menaces spatialement explicites. Des études sur les risques des processus spatiaux de différent degré à travers une variété d'écosystèmes sont nécessaires pour informer sur l'adéquation de ces valeurs.

Pour être admissible dans une catégorie de menace conformément au critère B, un écosystème doit également respecter au moins un des trois sous-critères qui portent sur diverses formes de déclin. Ces sous-critères distinguent les écosystèmes restreints avec un risque d'effondrement non négligeable de ceux qui persistent pendant longtemps au sein de petites ensembles stables [114], [115]. Il suffit d'une preuve de déclinaison qualitative pour mettre en avant les sous-critères, mais les déclinaisons doivent i) réduire la capacité d'un écosystème de maintenir son biote caractéristique indigène ; ii) être non négligeable dans la grandeur ; et iii) être susceptible de continuer à l'avenir (Annexe S1). Ces déclinaisons peuvent avoir lieu dans la distribution ou dans les procédés (abiotiques ou biotiques) d'un écosystème. Les preuves de déclinaisons passées ne sont pas indispensables, mais les déclinaisons futures peuvent être déduites à partir de menaces graves et imminentes ou des occurrences dans quelques endroits, ce qui indique une capacité limitée pour répartir les risques [79].

Critère C. Dégradation environnementale

Théorie. La dégradation de l'environnement (abiotique) peut diminuer la capacité d'un écosystème de maintenir son biote indigène caractéristique en changeant la variété et la qualité de niche de l'environnement disponible à chaque espèce. Cette interprétation s'appuie sur la mesure des variables abiotiques et exclut des mécanismes biotiques de dégradation. La plupart des protocoles existants rassemblent l'évaluation des déclin biotiques et abiotiques dans le fonctionnement de l'écosystème [13]. En revanche, notre modèle d'évaluation de risques définit des voies d'évaluation séparées (critères C et D, Fig. 2) en raison des menaces, leurs causes, les effets et les mécanismes du déclin fonctionnel qui diffèrent fondamentalement entre dégradation biotique et abiotique de même que pour les variables nécessaires pour les évaluer.

Une reformulation de la relation espèce-zone [86] constitue

une base théorique pour les critères de dégradation en intégrant l'influence de la qualité de l'habitat sur la quantité d'espèces capables de rester dans une zone donnée. Ce modèle prédit la richesse d'espèces d'oiseaux en incluant un score de complexité d'habitat par rapport à une valeur optimale. Nous le transposons dans un indice de « sévérité relative » de la dégradation. Cet indice correspond au rapport entre changement observé dans l'adaptabilité environnementale (pour le biote de l'écosystème) sur une période donnée aux différents changements qui sont susceptibles de provoquer l'effondrement d'un écosystème (Fig. 6). Théoriquement, la pertinence est ajoutée à travers tout le biote caractéristique, mais dans la pratique elle peut être estimée à partir de variables environnementales clés qui contrôlent le comportement de l'écosystème (par exemple le débit d'un fleuve sur les terres humides riveraines, voir des exemples dans l'Annexe S2).

Le critère C (Tableau 3) est structuré pour tenir compte des écosystèmes en cours de dégradation de l'environnement avec des scénarios contrastés de gravité et d'étendue (Fig. 5). Ainsi, les écosystèmes sont seulement admissibles comme en danger critique si le changement environnemental qui menace la persistance de son biote caractéristique est à la fois extrêmement sévère ($\geq 80\%$ de gravité) et extrêmement vaste (≥ 805 de la distribution). En revanche, ces dégradations extrêmement sévères mais localisée ou moins sévères sur des superficies très vastes peuvent être admissibles dans les catégories de menace inférieure (Fig. 5).

Estimation. Nous proposons quatre conditions pour évaluer les risques des écosystèmes par dégradation de l'environnement. Tout d'abord, une preuve plausible d'un lien de causalité doit exister entre un processus de changement environnemental et la perte du biote indigène caractéristique (Fig. 2). Par exemple, une évaluation de la dégradation des zones humides, basée sur le changement dans la qualité de l'eau, pourrait exiger des preuves confirmant que la diminution de la qualité de l'eau était associée à la perte de biote des zones humides, au moins dans des écosystèmes comparables. Le développement de modèles de processus diagrammatique simple peut aider à rendre explicite le diagnostic des processus importants qui agissent sur les transitions entre les états d'écosystèmes dégradés et fonctionnels, ainsi que les caractéristiques qui différencient les états [54], [56]. En conséquence, ces modèles comportent les conditions minimales pour la déduction des mesures appropriées de dégradation de l'environnement pour l'évaluation des risques (voir exemples dans l'Annexe S2).

Deuxièmement, afin d'estimer l'ampleur et la gravité de la dégradation, des variables spatiales et scalaires adaptés sont nécessaires dans l'évaluation de la dégradation abiotique. Les caractéristiques de l'écosystème, les dépendances environnementales des biotes et des agents de dégradation détermineront les variables pertinentes. Les plus appropriées seront celles dont les relations de cause à effet sont les plus proximales et avec la plus grande sensibilité à la perte du biote. Les approches qui appliquent des indices génériques dans des écosystèmes contrastant fonctionnellement sont peu susceptibles d'évaluer d'une façon précise la dégradation, car les principaux processus peuvent différer entre les écosystèmes. Par ailleurs, l'accumulation de multiples variables risquerait

de confondre les différents mécanismes et les orientations du changement environnemental, rendant l'index moins sensible à la dégradation que les variables individuelles. Le Tableau 4 répertorie des exemples de variables abiotiques qui pourraient convenir à de différents écosystèmes, et l'Annexe S2 fournit des justifications plus détaillées de sélection de variables pour des écosystèmes spécifiques. Pour certains écosystèmes, il convient de signaler que les mesures d'hétérogénéité environnementale peuvent être plus appropriées que des mesures absolues, car la diminution du nombre de ressources limitantes (dimension niche) réduit la diversité des espèces dans un éventail d'écosystèmes terrestres, d'eau douce et marins [95].

Troisièmement, évaluer la dégradation de l'environnement exige des méthodes de calcul permettant de comparer les changements observés ou projetés avec les critères. Les conseillers peuvent estimer l'ampleur de la dégradation (comme un % de la distribution de l'écosystème) qui dépasse un certain niveau de gravité (Fig. 5) ou déterminer la gravité moyenne de dégradation dans l'ensemble de la distribution de l'écosystème (100% d'extension). La « sévérité relative » mesure la progression proportionnelle d'un écosystème sur une trajectoire qui s'effondrera durant la période d'évaluation et est essentielle pour la comparaison des risques dans l'ensemble des écosystèmes soumis à différents types de dégradation. Les valeurs brutes de la variable de dégradation peuvent être calculées par standardisation- écart entre sa valeur initiale et son seuil d'effondrement (Fig. 6). Cela nécessite une hypothèse par rapport au niveau de dégradation correspondant à l'effondrement (Tableau 2) et une forme fonctionnelle pour l'interpolation (p. ex. linéaire). Les comparaisons avec les sites de référence peuvent justifier ces hypothèses [116].

Finalement, estimer, tirer une conclusion ou projeter la gravité et l'importance de la dégradation dans des délais précis peut exiger l'extrapolation des tendances à partir de séries chronologiques disponibles. Cela nécessite des hypothèses pour déterminer si la dégradation est constante, si elle augmente ou diminue (voir critère A), sur la base d'une compréhension du mécanisme de déclin et de son contexte historique et spatial. Les conseillers doivent également déterminer si les données disponibles sont suffisamment représentatives des conditions existantes afin de permettre l'extrapolation, de préférence Critère D. Perturbation des processus biotiques et interactions avec inférence statistique (mais un raisonnement subjectif peut jouer un rôle important lorsque l'échantillon est trop petit). Lorsque les données chronologiques ne sont pas disponibles, il est possible d'en déduire les changements de dégradation par échantillonnage de substitution de l'espace-temps avec des sites de référence appropriés [117], [118].

Théorie. La persistance du biote dans les écosystèmes dépend des processus biotiques et des interactions (Fig. 2), y compris les processus concurrentiels, prédateurs, facilitateurs, mutualistes, trophiques et pathogènes, ainsi que les interactions entre les organismes et leur environnement physique, la fragmentation de l'habitat, les liens mobiles (par exemple la migration saisonnière), l'invasion d'espèces et l'exploitation directe par les mains. Il y a une théorie qui prend de l'ampleur

et des données empiriques que la perte de biodiversité réduit la capacité des écosystèmes de mobiliser des ressources, produire de la biomasse, décomposer la matière organique et recycler du carbone, de l'eau et des nutriments, et réduit également la stabilité de ces fonctions à travers le temps [30]. L'identité et la diversité des organismes au sein d'un système contrôlent de son fonctionnement, d'une part parce que les principaux taxons apportent une contribution disproportionnée par rapport à des fonctions particulières et d'autre part car le partitionnement de niches et les interactions positives entre les espèces encouragent de contributions complémentaires pour fonctionner à partir de chaque espèce individuelle [30].

Les interactions de rétroaction étayent l'auto-organisation et sont très importantes pour la résilience de l'écosystème, la capacité d'assimiler des changements de l'environnement tout en conservant le biote caractéristique, la structure et les processus [119]. À l'inverse, des perturbations importantes dans des processus biotiques et des interactions peuvent être à l'origine d'un effondrement, un changement de régime et une réorganisation dans une nouvelle entité, qui est incapable de maintenir le biote du système original [35], [74], [120], [121]. Diamond [122] a identifié des cascades trophiques provoquées par l'interruption des interactions comme l'une des cinq principales menaces à la biodiversité. Les travaux ultérieurs ont cherché à identifier les facteurs qui favorisent ce mécanisme d'effondrement de l'écosystème [123], [124], même si les interactions non trophiques jouent également un rôle important [125], [126].

Certains types d'écosystèmes peuvent être particulièrement sensibles à la perturbation des processus biotiques et des interactions. Ces écosystèmes incluent des systèmes avec une forte régulation trophique du haut vers le bas [58], [124], [127], [128], avec beaucoup d'interactions mutualistes ou favorisantes [126], [129], des systèmes qui dépendent fortement des liens mobiles [130] et des systèmes dont les régimes de perturbations imposent un contrôle du haut vers le bas et des rétroactions positives circulent entre le biote et la perturbation [131], [132].

Calcul. L'évaluation du critère D doit répondre aux mêmes exigences que celles du critère C : i) une preuve plausible des causes ou mécanismes du déclin fonctionnel ; ii) une sélection des variables biotiques appropriées pour l'évaluation des déclin ; iii) une standardisation de la gamme pour estimer la sévérité relative ; et iv) des calculs et des hypothèses justifiables pour estimer les déclin sur des délais pertinents. Les modèles de processus fournissent de nouveau un cadre utile pour l'interprétation et la justification explicite des choix analytiques. Un large ensemble de variables sont potentiellement utiles pour évaluer les processus biotiques et les déclin fonctionnels associés (Tableau 5). Ci-après nous examinons brièvement certaines forces et faiblesses des alternatives et dans l'Annexe S2 nous présentons des exemples détaillés d'évaluation.

La perte d'espèces diminue la fonction et la résilience de l'écosystème de s'effondrer et réduit les différents choix d'organisations écologiques [31], [120]. La richesse des espèces est la mesure la plus simple et la plus générique de ce processus (Tableau 5), mais sa sensibilité peut être limitée

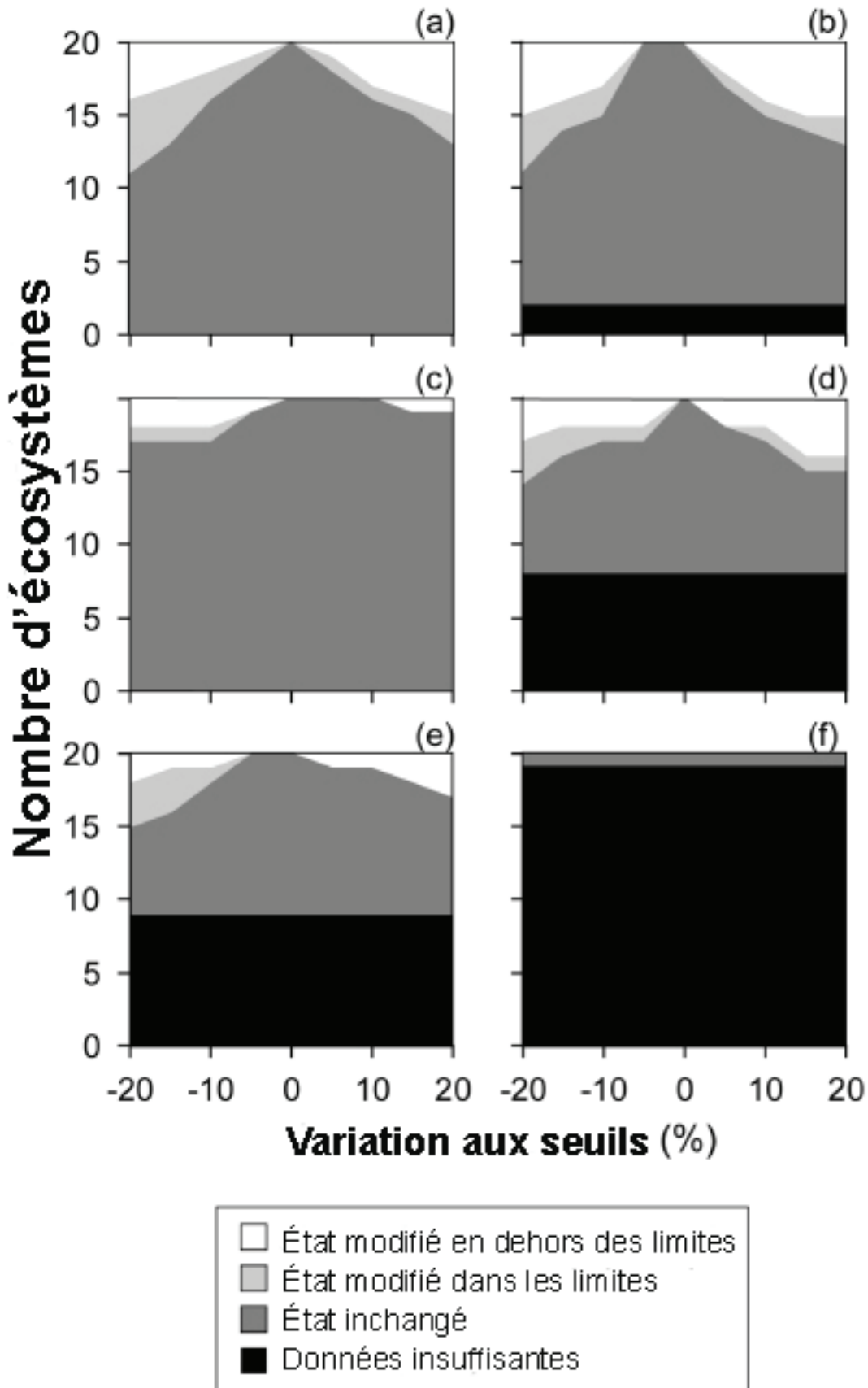


Figure 8. Sensibilité des résultats d'évaluation de risque (par rapport aux limites d'incertitude de l'évaluation initiale) à la variation des valeurs de seuil pour (a) tous les cinq critères combinés ; (b) seulement le critère A ; (c) seulement le critère B ; (d) seulement le critère C ; (e) seulement le critère D ; et (f) seulement le critère E.

doi:10.1371/journal.pone.0062111.g008

si les déclin de certaines espèces sont décalés ou équilibrés par des augmentations dans d'autres espèces avec des fonctions différentes [16]. En outre, les conséquences fonctionnelles de la perte d'espèces peuvent ne pas être apparentes. L'effondrement de l'écosystème entraîne souvent des changements dans la composition et la dominance des espèces [74]. Ces variables écartent quelques difficultés présentes dans la richesse des espèces, bien qu'il puisse être difficile de distinguer le déclin fonctionnel de la variabilité naturelle dans la composition et la dominance.

Les problèmes posés par les mesures génériques peuvent être atténués par des variables qui sont plus proches des mécanismes biotiques et qui maintiennent la résilience de l'écosystème et un biote caractéristique [133]. La division des espèces composantes dans des types fonctionnels ou groupes [134] permet une analyse plus directe de la fonction et la résilience des déclin grâce aux tendances dans la diversité fonctionnelle, la redondance et la complémentarité, [33], [64], [135], [136], [137], [138]. L'abondance, la biomasse ou la dominance des espèces indigènes ou étrangères clés peuvent être des mesures utiles de déclin fonctionnel (Tableau 5), à condition que leur rôle fonctionnel et leur influence sur la persistance du biote indigène caractéristique soient démontrés. Par exemple, les déclin de grands herbivores et prédateurs peut perturber considérablement la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes avec une régulation du haut vers le bas [124], [128], [139]. L'invasion des espèces étrangères peut transformer les écosystèmes grâce à des interactions comme des concurrents, des prédateurs, des pathogènes ou des ingénieurs de l'écosystème [108], [140].

Des mesures de diversité d'interaction, tels que la structure et la taille des réseaux d'interactions, fournissent une autre perspective sur le déclin fonctionnel (Tableau 5). La dissociation des interactions peut réduire la diversité en empêchant certaines espèces de compléter leur cycle de vie [126], [129]. La diversité trophique (Tableau 5), un cas particulier de diversité d'interaction où les interactions sont hiérarchiques et directionnels [141], peut concilier la coexistence, la résilience et la fonction dans les écosystèmes contrastés [15], [58], [139], [142].

La dynamique spatiale des interactions biotiques agit sur la résilience de l'écosystème et fonctionne grâce à des échanges de paysages hétérogènes et marins [130]. Les mouvements des organismes suppose le transfert d'éléments nutritifs et de gènes et peut engager une réorganisation locale par le biais de la prédation épisodique et le génie de l'écosystème. Ces échanges fournissent une assurance spatiale pour le maintien du biote de l'écosystème, à travers d'une moyenne spatiale et d'une compensation fonctionnelle [143], [144]. Les mesures de la perturbation de ces processus comprennent des modifications de l'identité et de la fréquence des mouvements d'espèces et des mesures de fragmentation (Tableau 5).

Finalement, la diversité de niche dans certains écosystèmes dépend de la complexité structurelle créée par les composants du biote (Tableau 5). Par exemple, la structure de la végétation est souvent utilisée comme une mesure de la qualité de l'habitat pour la faune des forêts et des bois [86], tandis que la rugosité de récif sert aussi à évaluer la qualité de l'habitat pour les

poissons et les invertébrés marins [145]. Outre le fait d'être des représentations importantes de la diversité dans une variété d'écosystèmes, les données sur la complexité structurelle peuvent être obtenues à un prix relativement avantageux, et certains indices s'adaptent à la télédétection.

Critère E. Estimations quantitatives du risque d'effondrement de l'écosystème

Théorie et estimation. Il est possible d'estimer directement la probabilité d'effondrement de l'écosystème sur une même période future de 50 ans en utilisant une gamme variée de modèles de simulation de la dynamique des écosystèmes [59], [60], [136], [146], [147], [148], [149]. Ces modèles permettent l'exploration des interactions et synergies potentielles entre plusieurs mécanismes d'effondrement. Ceci différencie l'estimation du risque direct d'autres critères, dont chacun évalue des mécanismes distincts à travers des symptômes particuliers de risque (Fig. 2). Même dans les cas où les données disponibles empêchent la construction de modèles de simulation quantitative, le critère E fournit un point d'ancrage utile pour l'évaluation du risque et un cadre général pour d'autres critères, tout comme son analogue dans le cas des critères de la Liste rouge des espèces [25]. Bien que le développement de modèles de simulation n'était pas un sujet abordé dans cet article, dans l'Annexe S2 nous présentons une démonstration du critère E avec un modèle d'une étude de cas sur la lagune de Coorong.

Des études de cas

Échantillons des écosystèmes

Sur la base des domaines d'expertise des auteurs, vingt écosystèmes ont été sélectionnés pour évaluation : Ils incluent cinq continents et trois bassins océaniques (tous les détails des évaluations se trouvent dans l'Annexe S2). Bien que sélection ne soit pas aléatoire, elle comprend des milieux terrestres, souterrains, dulcicoles continentales et marins en Europe, Afrique, Asie, Australasie et en Amérique et représente une large gamme d'échelles thématiques, processus menaçants, disponibles des données et niveaux de risque. Chaque écosystème a été évalué conformément au protocole indiqué sur la Fig. 3. Les écosystèmes évalués sont résumés au Tableau 6.

Disponibilité des données

Des données étaient disponibles pour évaluer les cinq critères dans un écosystème, quatre critères dans cinq écosystèmes, trois critères dans sept écosystèmes et deux critères pour le reste (Tableau 6). Les données étaient plus couramment disponibles pour évaluer le critère B, suivi de A, C et D, avec seulement un écosystème, la lagune de Coorong, évalué pour le critère E (Fig. 7). Le nombre des sous-critères évaluable a présenté des changements entre les écosystèmes de deux à 12, avec au moins sept des 13 sous-critères évalués dans la moitié des études de cas (Tableau 6). Tous sauf quatre des écosystèmes (80%) disposaient des données suffisantes pour évaluer au moins un critère de distribution (A ou B) et un critère fonctionnel (C ou D).

Dans la plupart des études de cas terrestres et dulcicoles

évaluées avec les critères A et B, des cartes de végétation ont été utilisées en tant que des représentations spatiales pour estimer les distributions de l'écosystème, alors que dans certaines études de cas marines des cartes spécialisées en provenance de la télédétection ont été utilisées. Les estimations des changements courants dans la distribution provenaient de la série de cartes ou d'images, presque toutes exigeant des hypothèses motivées pour justifier l'interpolation et extrapolation du délai requis de 50 ans. Les changements historiques de distribution ont été déduits en comparant une carte contemporaine avec un modèle de zones adaptées à l'environnement censées d'être occupées par l'écosystème avant la transformation humaine du paysage. Cette approche était moins appropriée pour les écosystèmes marins, dont les données étaient généralement insuffisantes dans le critère A3. Dans trois écosystèmes (marécages côtiers de hautes terres, forêts de Gommiers des rivières, fynbos du Cap), des modèles de durabilité environnementale ont été utilisés pour projeter les changements futurs dans la distribution, avec des réponses de modèles plausibles alternatifs utilisés pour estimer l'incertitude dans les projections.

Dans onze des études de cas, des modèles de processus explicites pour guider le choix de variables fonctionnelles ont été utilisés dans l'évaluation des critères C et D. Seul un de ces modèles était quantitatif, permettant des simulations pour évaluer les risques d'effondrement sous le critère E, bien que les données semblaient suffisantes pour permettre la construction de ces modèles dans au moins deux autres études de cas (1 et 8). Une variété de variables abiotiques ont été utilisées pour évaluer la dégradation de l'environnement, principalement dans les écosystèmes marins et d'eau douce, y compris les débits d'eau et taux d'extraction, les débits d'eaux souterraines (souterraine/dulcicole) des (écosystèmes dulcicoles et marins), niveaux d'azote (écosystèmes dulcicoles et marins), humidité climatique, volume d'eau, salinité, température de la surface de la mer et acidité des océans. Dans la représentation de variables utilisées pour l'évaluation du critère D on trouve l'abondance de groupes d'espèces structurellement importants (repousse d'arbustes, coraux, varechs, d'algues, herbiers marins), liens mobiles (oiseaux), méso-prédateurs (loutres de mer, poissons), des espèces sensibles (plancton), des espèces envahissantes et des espèces menacées. Dans certains cas, les données disponibles étaient insuffisantes pour procéder à une évaluation, mais l'identification des représentations a mis en évidence les besoins futurs.

Résultats de l'évaluation

Les résultats de l'évaluation ont oscillé entre la catégorie de Préoccupation mineure à Effondrée (Tableau 6), avec le statut global soutenu par plusieurs sous-critères pour tous les écosystèmes sauf quatre. Dans les quatre écosystèmes dont l'état général était soutenu par un seul sous-critère, un autre sous-critère secondaire a été évalué dans la catégorie inférieure suivante du risque. Trois écosystèmes évalués dans la catégorie de préoccupation mineure ou effondrée ont été soutenus par les sous-critères 8 à 11. Tous les critères sauf le E ont déterminé le statut global dans plusieurs écosystèmes, et le critère B a montré la plus grande menace dans une proportion plus faible

des écosystèmes que les critères A, C et D (Fig. 7). Neuf des types d'écosystèmes sélectionnés pour les études de cas avaient été évalués par les agences gouvernementales ou des organisations non gouvernementales à l'aide de critères locaux. Dans huit de ces neuf études de cas, le protocole de l'UICN a signalé le même statut de menace que celui indiqué par les autorités locales. Le statut de l'écosystème restant a montré une différence de seulement une catégorie.

Analyse de sensibilité des seuils

Une analyse de sensibilité des seuils a été réalisée pour tous les critères à l'aide de données de 20 études de cas. Les seuils ont été ajustés par ± 5 , ± 10 , ± 15 et ± 20 des valeurs actuelles pour i) pour chaque sous-critère individuel ; ii) pour tous les sous-critères en association au sein de chaque critère ; et iii) dans l'ensemble de tous les critères en combinaison. Cela représente une sélection plausible de différents seuils, puisque d'autres ajustements entrecroiseraient le chevauchement entre les catégories. La variation des seuils dans une proportion donnée dans l'ensemble de tous les critères a modifié le statut dans une proportion des écosystèmes légèrement plus élevée (Figure 8a). Cependant, pour la moitié des écosystèmes qui ont changé de statut, les changements ont eu lieu dans les limites d'incertitude de l'évaluation initiale. La proportion des écosystèmes qui ont modifié le statut en dehors des limites d'incertitude correspondaient à l'ajustement proportionnel des seuils. Par exemple, un changement de 5% des seuils a entraîné un changement de statut d'environ 5% des écosystèmes, alors qu'une modification de 20% des seuils a produit un changement de statut d'environ 20 à 25% des écosystèmes, selon l'augmentation ou la diminution des seuils. Bien que la taille de l'échantillon soit limitée, les résultats indiquent une sensibilité modérée des résultats de l'évaluation globale des risques des seuils, en particulier car les études de cas utilisées pour cette analyse couvrent une grande variété de types d'écosystèmes et une disponibilité des données.

Les critères A, C et D ont montré, individuellement, des niveaux similaires de sensibilité à la variation des valeurs seuils (ce qui permet de différents niveaux de disponibilité des données). Lorsque les cinq critères ont été combinés (Figs. 8b, 8d, 8e cf. 8a) le résultat a été semblable à la sensibilité de l'état de risque global. Le critère B a été relativement insensible, avec un changement de statut de seulement 5 à 10% des écosystèmes en dehors des limites d'incertitude lorsque les seuils ont été ajustés par ± 20 (Fig. 8c). Le seul écosystème calculé conformément au critère E (étude de cas 19, Annexe S2) n'a pas changé de statut avec une modification des seuils du critère E jusqu'à 20% (Fig. 8f). La sensibilité des sous-critères individuels (non illustrés) a été similaire aux critères auxquels ils appartiennent.

Performance du protocole

Différents aspects des études de cas montrent que les critères de la liste rouge de l'UICN pour les écosystèmes sont exploitables, robustes et suffisamment généraux pour être applicables à la grande variété d'écosystèmes et processus menaçants. Tout d'abord, dans 90% des études de cas, l'état général était soutenu par les évaluations de multiples sous-

critères. Ce haut niveau de concordance entre les critères suggère que les évaluations sont robustes car les résultats ne risquent pas d'être très sensibles aux données manquantes.

Deuxièmement, aucun critère n'a eu un effet systématiquement dominant ou subordonné sur l'état général de l'ensemble des études de cas. Ceci indique une forte complémentarité entre les critères. D'une façon collective, ils sont capables de détecter les symptômes susceptibles de révéler la sensibilité d'un écosystème dans tous les différents processus menaçants contrastés.

Troisièmement, le rapprochement entre l'état de la Liste rouge et les évaluations préalables effectuées par des experts locaux montrent que les critères de l'UICN ne devraient pas présenter des résultats nettement différents de la plupart des processus répertoriés qui opèrent actuellement dans les administrations nationales et régionales.

Quatrièmement, bien que les échantillons des écosystèmes mal étudiés aient été insuffisants dans notre analyse, les études de cas montrent que des données adéquates peuvent être obtenues d'une variété de sources et des conclusions justifiables peuvent être tirées à partir de l'utilisation appropriée d'indicateurs et diverses méthodes d'estimation et de mise en échelle.

Plusieurs aspects de la performance du protocole peuvent être attribués à leur structure fondée sur des règles. Cette structure favorise les propriétés de l'ensemble des critères, réduit au minimum l'impact des données manquantes et écarte l'hypothèse que les différents symptômes sont interchangeable dans leur effet sur le risque global de l'effondrement de l'écosystème [112]. Un inconvénient potentiel d'une structure fondée sur des règles est la possibilité de sous-estimer le risque si des données sur les critères les plus limitants sont insuffisantes ou s'il y a des interactions synergiques entre les différents mécanismes de menace [150]. Ces interactions peuvent être intégrées à des modèles de simulation et utilisées pour évaluer les risques d'effondrement conformément au critère E.

Discussion

Généralité et cohérence

Nos évaluations des écosystèmes largement contrastants dans des milieux terrestres, souterrains, dulcicoles et marins montrent la généralité des critères de la Liste rouge. Un élément clé de notre modèle d'évaluation des risques (Figs. 1 et 2) est son cadre générique de sélection et d'évaluation de variables biotiques et abiotiques des écosystèmes spécifiques pour estimer la sévérité relative des déclin en fonction de l'écosystème. Le ratio de standardisation de la gravité permet l'évaluation des changements fonctionnels dans une large gamme d'écosystèmes contre un ensemble commun de seuils. De la même manière, il oblige les experts à être explicites sur leur choix de la variable fonctionnelle et les valeurs de seuil qui signalent l'effondrement de l'écosystème.

L'ensemble de seuils de déclin et la taille de distribution qui délimitent les différentes catégories de risque favorisent la cohérence des évaluations des risques, contrairement aux écosystèmes terrestres, souterrains, dulcicoles et marins. La théorie actuelle fournit une indication limitée pour définir les

valeurs précises de ces seuils. Notre choix de seuils visait à promouvoir l'information sur les catégories de risque de déclin fondées sur des intervalles relativement uniformes, l'alignement avec les seuils de déclin du protocole de la Liste rouge des espèces, la cohérence avec les relations monotones pour les espèces - zone et biodiversité - la fonction de l'écosystème et la compréhension de l'étendue spatiale des processus de menace. Bien que ces principes pragmatiques puissent être satisfaits par des valeurs seuils légèrement différentes, les résultats de l'évaluation de risque se sont avérés modérément sensibles aux variations dans les seuils de déclin et relativement insensibles aux variations de seuils de la taille de distribution. Dans les cas les plus extrêmes, le changement proportionnel dans les classifications de risque a été légèrement plus grand que l'ajustement proportionnel des seuils.

Bien que la souplesse soit la caractéristique du Protocole dans la sélection des variables appropriées pour l'évaluation, il peut y avoir des compromis si les sélections sont mal justifiées. Ces implications peuvent produire un effet sur la cohérence des évaluations si, par exemple, les experts sélectionnent des variables différentes pour évaluer le même écosystème ou d'autres étroitement apparentés. Une méthode d'évaluation de risques alternatifs pourrait limiter cette incohérence en prescrivant une ou plusieurs variables de génériques obligatoires pour évaluer le changement fonctionnel (par exemple, la richesse des espèces, la productivité, les indices agrégés de la condition, la santé ou le paysage), mais seulement en sacrifiant les autres variables plus proches aux motifs et ou plus sensibles aux changements fonctionnels. En outre, un échec dans l'application des interprétations mécanistes des écosystèmes aux tendances dans des variables génériques risque l'obtention de résultats illogiques.

Quelques incohérences entre les évaluations sont une conséquence inévitable d'un modèle de risque qui cherche une grande généralité en incorporant la flexibilité pour choisir les mesures fonctionnelles spécifiques à l'écosystème. Cependant, ces incohérences peuvent être partiellement compensées, tout d'abord par des processus de gouvernance et des normes qui favorisent la collaboration et l'évaluation critique des résultats (voir ci-dessous) et deuxièmement, en utilisant des méthodes pour faire face à des incertitudes décrites ci-dessus. Troisièmement, l'utilisation de modèles de processus cause/effet pour interpréter les processus principaux et les variables indicatrices devrait atténuer les incohérences, surtout si elles sont soumises à une révision critique par les pairs ou bien à travers un processus structuré de sondage [19], [151]. Ces modèles fournissent une base et contexte utiles pour distinguer la variabilité naturelle du déclin fonctionnel, et aident à traduire des concepts généraux des écosystèmes en outils utilisables [42].

L'utilisation de mesures standardisées de distribution dans le critère B contribue également à la généralité du protocole et atténue sa sensibilité à l'échelle spatiale [13]. L'accord entre nos évaluations et ceux des autorités locales pour les écosystèmes largement et étroitement définis indique une certaine force à la variation de la résolution thématique. Néanmoins, les évaluations des risques peuvent être exposées à des artefacts méthodologiques si les unités sont définies de

façon générale ou détaillée. Les données seront souvent plus incertaines, incomplètes et plus limitées dans la mesure où la résolution thématique des unités d'évaluation augmente et, en conséquence, les données disponibles sont subdivisées parmi d'autres unités. De même, si le domaine spatial d'une évaluation est trop petit pour tenir compte de processus spatiaux pertinents, les résultats des évaluations peuvent simplement refléter des patches dynamiques. Des études supplémentaires sont nécessaires pour définir les limites des échelles auxquelles les critères peuvent être valablement appliqués et pour élaborer des méthodes qui réduisent le biais associé à l'échelle dans les évaluations lorsque ces limites sont atteintes. Cela appuiera les applications à des échelles thématiques fines, qui sont parfois nécessaires pour l'aménagement du territoire selon des cadres réglementaires et juridiques nationaux (p. ex., [43]).

Incertitude

En raison d'une connaissance incomplète des évaluations de risque de l'écosystème, elles contiendront toujours un certain degré d'incertitude. Cela comprend l'incertitude des calculs liés à la disponibilité des données, l'imprécision des limites et la variabilité du système, ainsi que l'incertitude du modèle (y compris la sélection de variables fonctionnelles, voir ci-dessous) en raison d'une compréhension incomplète des processus. Les évaluations des risques des écosystèmes seront généralement moins exactes que les évaluations des espèces (Fig. 1), en grande partie à cause des généralités conceptuelles requises pour adapter les évaluations à un large éventail d'écosystèmes (voir ci-dessous). Cependant, certaines composantes de l'incertitude de calcul, tels que la détectabilité, peuvent être supérieures en magnitude pour de nombreuses espèces que pour des écosystèmes.

Les incertitudes peuvent être incorporées dans l'évaluation de risques à l'aide d'estimations délimitées (Fig. 6, Annexe S2), arithmétique floue, élicitation structurée ou approches bayésiennes [19]. L'incertitude du modèle peut-être adaptée en effectuant plusieurs évaluations sur la base de modèles de processus alternatifs possibles [66]. Des niveaux très élevés d'incertitude peuvent empêcher les évaluations significatives des critères, et dans ce cas l'évaluation produira un résultat « données insuffisantes ». Cependant, l'étroite collaboration entre les scientifiques spatiales et les écologistes de processus devrait permettre le traitement aussi complet que possible des symptômes de risque associés à la distribution et ceux associés au fonctionnement de l'écosystème du risque.

Unités d'évaluation

Contrairement aux espèces, un classement mondial des écosystèmes largement accepté fait actuellement défaut. Le développement d'une taxonomie globale et une classification des écosystèmes renforcerait la cohérence et la comparabilité des évaluations entre les régions et les zones terrestres et marines. Il permettrait également de résoudre les limites de mise à l'échelle thématiques discutées ci-dessus. Les principales difficultés pour délimiter les unités d'évaluation dérivent des incertitudes conceptuelles dans la nature des propriétés de l'écosystème, contradictoires aux modèles discrets et continus présentant des forces et des limitations [43]. Les

éléments abiotiques des écosystèmes sont particulièrement constants. De ce fait ils établissent des frontières incertaines, bien que les zones de transition puissent être identifiées où le renouvellement spatial est élevé par rapport aux zones adjacentes, créant l'apparence d'unités discrètes à des échelles particulières [152]. Les limites dynamiques ou la divergence entre les limites de compositions, physiques et fonctionnelles sont à l'origine d'autres incertitudes [45], [62].

En comparaison, la taxonomie globale pour les espèces semble bien établie et joue un rôle important dans la définition des unités d'évaluation des risques. Ces dernières décennies, cependant, le développement des méthodes cladistiques et l'introduction des phylogénies moléculaires ont permis la reconstruction majeure de classifications à plusieurs niveaux pour résoudre les taxons polyphylétiques. L'activité taxonomique alpha en cours augmente continuellement le nombre de taxons décrits, ce qui entraîne souvent de nouvelles circonscriptions de taxons existants touchés par des fractionnements ou groupement. En outre, les unités taxonomiques opérationnelles actuelles trouvent leur origine dans des concepts différents d'espèces morphologiques, biologiques ou évolutives, en fonction de principaux groupes taxonomiques auxquelles ils appartiennent, en partie pour des raisons pratiques et d'héritage historique. Par conséquent, les successives Listes et Livres rouges ont été développés d'une façon incohérente et sous un dynamisme taxonomique substantiel. De ce fait, les Listes rouges peuvent être des outils de conservation fonctionnels et fiables malgré les imprécisions dans la classification sous-jacente, même si certains changements dans les listes se produisent uniquement suite à des changements taxonomiques [153].

Nous estimons que le développement d'une taxonomie globale pour les écosystèmes peut s'accomplir simultanément avec l'évaluation des risques. En effet, les faiblesses des taxonomies régionales actuelles soulignent le besoin de décrire le biote caractéristique les particularités abiotiques, la distribution et les modèles de processus écologiques comme des parties intégrantes de l'évaluation de risque des écosystèmes. Dans l'idéal, le cadre de travail taxonomique devrait être hiérarchique pour expliciter les relations entre les unités d'évaluation définies à différentes échelles et intégrer des éléments aux niveaux global, régional et national dans les biomes terrestres, souterrains, dulcicoles et marins [48], [49], [51], [100], [154], [155], [156]. Un tel cadre permettrait une évaluation à plusieurs échelles thématiques pour répondre à des besoins différents, y compris les applications régionales que fournissent un soutien essentiel pour la planification de la conservation locale [157].

Gouvernance

La création d'une liste rouge d'écosystèmes impliquera des questions à propos de la description de l'écosystème, la sélection de variables, l'analyse de données et le développement de modèles. Cela exige une structure de gouvernance qui favorise le soutien technique et un examen rigoureux de la part des pairs. La préparation des lignes directrices (cf. [79]) et des initiatives de formation régionale permettra le développement des capacités individuelles et institutionnelles afin d'appuyer

un réseau mondial d'experts et de réviseurs scientifiques, semblables aux groupes de spécialistes des espèces et aux normes et à la Commission des pétitions au sein de la Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN (voir http://www.iucn.org/about/work/programmes/species/about_ssc/specialist_groups/directory_specialist_groups/).

Conclusion

Les critères de la Liste rouge des écosystèmes permettront de mettre en place une norme internationale cohérente, robuste, pratique et fondée sur la théorie pour l'évaluation de risques dans le cadre de la biodiversité, ce qui s'ajoutera aux critères de la Liste rouge des espèces. Une liste rouge globale peut sensibiliser les gouvernements, les industries et les communautés du monde entier en ce qui concerne les besoins de conservation. Cependant, des lignes directrices sont également nécessaires pour étayer l'évaluation à des échelles régionales et nationales, où des nombreuses mesures de conservation sont planifiées et mises en place. D'abord, une Liste rouge des écosystèmes renforcera la capacité mondiale de rendre compte et de surveiller l'état de la biodiversité au titre des objectifs d'Aichi reconnus au niveau international [39]. Deuxièmement, elle communiquera les priorités et les décisions prises dans la planification de l'utilisation des terres et de l'eau, la création et gestion des zones protégées, le développement économique et les investissements dans le cadre de régimes de gouvernance différents. Ce dernier aspect comprend les projets de la communauté locale et le financement internationale d'importants projets de développement qui sont évalués en fonction des normes de risques pour l'environnement (<http://www.equator-principles.com/>). L'établissement des priorités pour ces actions, en tant que tâche distincte, exige également d'éléments d'information sur le caractère irremplaçable des caractéristiques de la biodiversité, les valorisations culturelles, la plasticité de la demande pour des services écosystémiques et le potentiel d'investissements afin de réduire les risques de déclin [40], [158]. Finalement, une compréhension des principaux services fournis par chaque écosystème et la relation entre les symptômes de risque et la prestation de services apporteront du support à la Liste rouge pour informer sur l'utilisation durable des services écosystémiques. Le renforcement de ces liens contribuera à éviter les scénarios tels que l'effondrement de l'écosystème de la mer d'Aral, qui a conduit à l'effondrement d'un secteur de la pêche viable et le déclin de la santé humaine lié à la poussière et aux aérosols chimiques libérés depuis le lit de la mer à sec [78].

Un grand nombre des mécanismes et symptômes de la vulnérabilité des espèces sont pertinents aux écosystèmes, car les espèces font partie intégrante des écosystèmes. Cependant, les écosystèmes comprennent les processus et les composants d'ordres supérieurs de la biodiversité qui sont difficiles ou impossibles d'expliquer dans l'évaluation d'espèce par espèce. Alors que l'évaluation des risques associée aux espèces repose sur la théorie de la population, l'évaluation des risques associée aux écosystèmes doit prendre en compte un plus large éventail de théories interreliées qui s'occupent de continua, niches, géométrie fractale, successions, résilience, intégrité écologique,

fonctionnement et assurance biodiversité - écosystème, ainsi que la théorie de la population. En conséquence, le succès de l'évaluation des risques d'un écosystème repose sur une synthèse robuste de planification de la conservation et de l'écologie de processus de façon à traduire des fondements théoriques en protocoles d'évaluation pratique qui puissent être appliqués par des experts à une grande variété d'écosystèmes avec différentes orientations et données limitées.

Information complémentaire

Annexe S1. Définition de termes.

doi:10.1371/journal.pone.0062111.s001
(PDF)

Annexe S2. Études de cas d'évaluation de risqué pour des écosystèmes sélectionnés.

doi:10.1371/journal.pone.0062111.s002
(PDF)

Remerciements

Participants de six ateliers internationaux organisés par la Zoological Society of London (Royaume Uni), NatureServe (Washington DC, USA), the Smithsonian Institution (Washington DC, USA), Tour du Valat (Arles, France), the Centre of Excellence for Environmental Decisions (Melbourne, Australie) et le Centre de Suive Écologique (Dakar, Sénégal). Le processus d'élaboration des critères de la Liste rouge des écosystèmes a commencé avec une résolution lors du quatrième Congrès mondial de l'UICN (Union internationale pour la Conservation de la Nature) en 2008 et a été consolidé avec une autre résolution adoptée par le cinquième Congrès mondial en 2012. La version en anglais et les traductions vers l'espagnol et le français de cet article, ainsi que d'autres documents clés et publications, se trouvent sur le site de la Liste rouge des écosystèmes (www.iucnredlistofecosystems.org). Nous invitons les membres de la communauté mondiale pour la conservation à traduire cette publication dans d'autres langues et le rendre accessible sur ce site Web.

Contributions des auteurs

Ont conçu et dessiné les expériences : DAK JPR KMR EN KA AA MA SB AB EGB JSB MJB RB TMB MAB PC FAC FE DFL PGF RJH MJ RTK REL RM MAM PP BP TJR UR MDS. Ont effectué les expériences : DAK JPR SB AB JSB MJB RB FE PGF RJH RTK REL RM JM MAOM PP BP UR MDS. Ont analysé les données : DAK JPR KMR EN MA SB AB JSB MJB RB FE PGF RJH RTK REL RM JM MAOM PP BP UR MDS SZM. Ont écrit l'article : DAK JPR KMR EN KA MA SB AB EGB JSB MJB RB TMB MAB PC FAC FE DFL PGF RJH MJ RTK REL RM MAM PP BP TJR UR MDS.

Références

- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TM, Roberts C (2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, et al. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328: 1164-1168.
- Ayensu E, Claassen D van R, Collins M, Dearing A, Fresco L, et al. (1999) International ecosystem assessment. *Science* 286: 685-686.
- UICN (2001) Red List categories and criteria. UICN: Gland.
- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart SN (2004) UICN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. UICN: Gland and Cambridge.
- Butchart SHM, Stattersfield AJ, Bennun LA, Shutes SM, Akçakaya HR, et al. (2004) Measuring global trends in the status of biodiversity: Red List Indices for birds. *PLoS Biology* 2: 2294-2304.
- McCarthy MA, Thompson CJ, Garnett ST (2008) Optimal investment in conservation of species. *Journal of Applied Ecology* 45: 1428-1435.
- Rodrigues ASL, Pilgrim JD, Lamoreux JF, Hoffmann M, Brooks TM (2006) The value of the UICN Red List for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 71-76.
- Noss RF (1996) Ecosystems as conservation targets. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 351.
- 12 Rodriguez JP, Rodriguez-Clark K, Baillie JE, Ash N, Benson J, et al. (2011) Establishing UICN Red List Criteria for Threatened Ecosystems. *Conservation Biology* 25: 21-29.
- 13 Nicholson, E. Keith DA. Wilcove, DS (2009) Assessing the conservation status of ecological communities. *Conservation Biology* 23: 259-274.
- Rodriguez JP, Rodriguez-Clark, KM, Keith DA, Barrow EG, Benson J, et al. (2012) UICN Red List of Ecosystems. *Sapiens* 5: 6-70.
- Carpenter SR (2003) Regime shifts in lake systems: patterns and variation. *Excellence in ecology series*. Ecology Institute: Oldendorf/Luhe.
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity – ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 267 – 294
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 49-60.
- Akçakaya HR, Ferson S, Burgman MA, Keith DA, Mace GM, Todd CR. (2000) Making consistent UICN classifications under uncertainty. *Conservation Biology* 14: 1001-1013.
- Burgman MA (2005) Risks and decisions for conservation and environmental management. Cambridge University Press: Cambridge.
- Stoddard JL, Herlihy AT, Peck DV, Hughes RM, Whittier, TR, Tarquinio E (2008) A process for creating multimetric indices for large-scale aquatic surveys. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 878-891.
- Tierney GL, Faber-Langendoen D, Mitchell BR, Shriver G, Gibbs J (2009) Monitoring and evaluating the ecological integrity of forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 308-316.
- Patrick WS, Spencer P, Link J, Cope J, Field J, et al. (2010) Using productivity and susceptibility indices to assess the vulnerability of United States fish stocks to overfishing. *Fisheries Bulletin* 108: 305-322.
- Curran L, Trigg SN (2006) Sustainability science from space: quantifying forest disturbance and land use dynamics in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Science* 103:12663-12664.
- Lindenmayer DB, Likens GE, Andersen A, Bowman D, Bull M, et al. (2012) The importance of long-term studies in ecology. *Austral Ecology* 37: 745-757.
- Mace GM, Collar N, Gaston KJ, Hilton-Taylor C, Akçakaya HR, et al. (2008) Quantification of extinction risk: UICN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22: 1424-1442.
- Blab J, Riecken U, Ssymank A (1995) Proposal on a criteria system for a National Red Data Book of Biotopes. *Landscape Ecology* 10: 41–50.
- Benson JS (2006) New South Wales vegetation classification and assessment: Introduction — the classification, database, assessment of protected areas and threat status of plant communities. *Cunninghamia* 9:331-381.
- Rodriguez JP, Balch JK, Rodriguez-Clark KM (2007) Assessing extinction risk in the absence of species-level data: quantitative criteria for terrestrial ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 16: 183-209.
- Riecken U (2002) Novellierung des Bundesnaturschutzgesetzes: Gesetzlich geschützte Biotope nach Paragraph 30. *Natur und Landschaft* 77: 397-406.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, et al. (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105-129.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a longterm grassland experiment. *Science* 294: 843–845.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Haj JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306: 1019-1020.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Thebault E, Loreau M (2005) Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *The American Naturalist* 166: E95-E114.
- Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, et al. (2008) Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology* 18: 1–8.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, et al. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199-202.
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-191.
- CBD (1992) The Convention on Biological Diversity. CBD: Montréal.
- Cowling RM, Egoh B, Knight AT, O'Farrell PJ, Reyers B, et al. (2008) An operational model for mainstreaming ecosystem services for implementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 9483–9488.
- Tansley AG (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284–307.
- Pickett STA, Cadenasso ML (2002) The ecosystem as a multidimensional concept: meaning, model, and metaphor. *Ecosystems* 5: 1–10.
- Keith DA (2009) The interpretation, assessment and conservation of ecological communities and ecosystems. *Ecological Management and Restoration* 10:S3-S15.
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Jax K, Jones CG, Pickett STA (1998) The self-identity of ecological units. *Oikos* 82:253-264.
- 46 Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Willis AJ (1997) The ecosystem: An evolving concept viewed historically. *Functional Ecology* 11: 268-271..
- Olson, DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, et al. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, et al. (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57: 573–583.
- 50 Faber-Langendoen D, Tart DL, Crawford, RH (2009) Contours of the revised U.S. National Vegetation Classification standard. *Bulletin of the Ecological Society of America* 90: 87-93.
- Jennings MD, Faber-Langendoen D, Loucks OL, Peet RK, Roberts D (2009) Standards for associations and alliances of the U.S. National Vegetation Classification. *Ecological Monographs* 79: 173–199.
- Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukát Z (2002) Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13: 79-90.
- Gaston KJ, Fuller RA (2007) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 14-19.
- Hobbs RJ, Suding KN (2009) New models for ecosystem dynamics and restoration. Island Press: Washington DC.

55. Westoby M, Walker B, Noy-Meir I (1989) Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266–274
56. Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE (2005) State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management* 58: 1–10.
57. Mac Nally R, Cunningham SC, Baker PJ, Horner GJ, Thomson JR (2011) Dynamics of Murray-Darling floodplain forests under multiple stressors: The past, present, and future of an Australian icon. *Water Resources Research* 47: W00G05
58. Estes JA, Doak DF, Springer AM, Williams TM (2009) Causes and consequences of marine mammal population declines in southwest Alaska: a food-web perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B* 364: 1647–1658.
59. Rumpff L, Duncan DH, Vesk PA, Keith DA, Wintle BA (2011) State-and-transition modelling for Adaptive Management of native woodlands. *Biological Conservation* 144: 1224–1236.
60. Lester RE, Fairweather PJ (2011) Creating a data-derived ecosystem-scale ecological response model that is explicit in space and time. *Ecological Modelling* 222: 2690–2703.
61. Fulton EA, Link JS, Kaplan IC, Savina-Rolland M, Johnson P, et al. (2011) Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. *Fish Fisheries* 12: 171–188.
62. Likens GE (1992) *The ecosystem approach: its use and abuse*. Ecology Institute, Oldendorf: Luhe.
63. Hallenbeck WH (1986) *Quantitative risk assessment for environmental and occupational health*. Lewis Publishers: Chelsea.
64. Burgman MA, Ferson S, Akcakaya HR (1993) *Risk assessment in conservation biology*. Chapman and Hall: London.
65. Solow AR (2005) Inferring extinction from a sighting record. *Mathematical Biosciences* 195: 47–55.
66. Regan HM, Colyvan M, Burgman MA (2002) A taxonomy of and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological Applications* 12: 618–628.
67. Hobbs RJ, Arico S, Aronson J, Baron JS, Bridgewater P, et al. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1–7.
68. Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83–109.
69. Carpenter S, Walker B, Anderies M, Abel N. (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4: 765–781.
70. Folke C, Carpenter SR, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, et al. (2004) Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 557–581.
71. Allen CR, Gunderson L, Johnson AR (2005) The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems* 8: 958–966.
72. Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist* 111: 1119–1144.
73. Underwood AJ, Fairweather PJ (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 16–20.
74. Scheffer M, Carpenter SR, Foley JA, Folke C, Walker B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596
75. del Morel R (2007) Limits to convergence of vegetation during early primary succession. *Journal of Vegetation Science* 18: 479–488.
76. Holling CS (2001) Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems* 4: 390–405.
77. Pickett STA, Cadenao ML, Bartha S (2001) Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4: 41–52.
78. Micklin P (2006) The Aral Sea crisis and its future: An assessment in 2006. *Eurasian Geography and Economics* 47: 546–567.
79. IUCN (2011) Guidelines for the application of IUCN Red List categories and criteria. Version 9.0. Red List Standards and Petitions Subcommittee of the Species Survival Commission, IUCN: Gland.
80. Keith DA, Orsches C, Simpson CC, Clarke PJ, Hughes L, et al. (2009) A new approach and case study for estimating extent and rates of habitat loss for ecological communities. *Biological Conservation* 142: 1469–1479.
81. Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
82. Hahs AK, McDonald MJ, McCarthy MA, Vesk PA, Corlett RT, et al. (2009) A global synthesis of plant extinction rates in urban areas. *Ecology Letters* 12: 1165–1173.
83. Rackham O (1986) *The History of the Countryside*. Dent: London.
84. Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge, New York.
85. He F, Hubell SP (2011) Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473: 368–371.
86. Huth N, Possingham HP (2011) Basic ecological theory can inform habitat restoration for woodland birds. *Journal of Applied Ecology* 48: 293–300.
87. Shi JM, Ma KM, Wang JF, Zhao JZ, He K (2010) Vascular plant species richness on wetland remnants is determined by area and habitat heterogeneity. *Biodiversity and Conservation* 19: 1279–1295.
88. Sang A, Teder T, Helm A, Partel M (2010) Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation* 143: 1405–1413.
89. Barbone E, Basset A (2010) Hydrological constraints to macrobenthic fauna biodiversity in transitional waters ecosystems. *Rendiconti lincei - Scienze fisiche e naturali* 21: 301–314.
90. Andren H (1996) Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos* 76: 235–242.
91. Radford JQ, Bennett AF, Cheers GJ (2005) Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317–337.
92. Caughley G (1994) Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.
93. MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press: Princeton.
94. Lapointe NW, Corkum LD, Mandrak NE (2010) Macrohabitat of fishes in shallow waters of the Detroit River. *Journal of Fish Biology* 76: 446–466.
95. Harpole WS, Tilman D (2007) Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446: 791–793.
96. McKnight MW, White PS, McDonald RI, Lamoreaux JF, Sechrest W, et al. (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLOS Biology* 5: e272.
97. Visconti P, Pressey RL, Segan DB, Wintle BA (2010) Conservation planning with dynamic threats: The role of spatial design and priority setting for species' persistence. *Biological Conservation* 143: 756–767.
98. Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41–49.
99. Burgman MA, Fox JD (2003) Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6: 19–28.
100. Mucina L, Rutherford M. 2006. *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. South African National Biodiversity Institute: Pretoria.
101. Yamano H, Tamura M (2004) Detection limits of coral reef bleaching by satellite remote sensing: Simulation and data analysis. *Remote Sensing of Environment* 90: 86–103.
102. Todd BJ, Kostylev VP, Shaw J (2006) Benthic habitat and sun-illuminated seafloor topography, Browns Bank, Scotian Shelf, offshore Nova Scotia. Geological Survey of Canada.
103. Costello MJ, Cheung A, de Hauwere NJ (2010) Surface area and the seabed area, volume, depth, slope, and topographic variation for the world's seas, oceans, and countries. *Environmental Science and Technology* 44: 8821–8828.
104. Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, et al. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
105. Essl F, Dullinger S, Moser D, Rabitsch W, Kleinbauer I (2012) Vulnerability of mires under climate change: implications for nature conservation and climate change adaptation. *Biodiversity and Conservation* 21: 655–669.
106. Peterson CH, Rice D, Short JW, Esler D, Bodkin J, et al. (2003) Long-Term Ecosystem Response to the Exxon Valdez Oil Spill. *Science* 302: 2082–2086.
107. Blodgett N, Stow DA, Franklin J, Hope AS (2010) Effect of fire weather, fuel age and topography on patterns of remnant vegetation following a large fire event in southern California, USA. *International Journal of Wildland Fire* 19: 415–426.
108. Green PT, O'Dowd DJ, Abbott KL, Jeffery M, Retallick K, Mac Nally R (2011) Invasional meltdown: invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology Letters* 92: 1758–1768.
109. Mearns AJ, Reisch DJ, Oshida PS, Ginn T (2010) Effects of pollution on marine organisms. *Water environment research* 82: 2001–2046.
110. Klemas V (2010) Tracking oil slicks and predicting their trajectories using remote sensors and models: case studies of the Sea Princess and

- Deepwater Horizon oil spills. *Journal of Coastal Research* 26: 789-797.
111. Gaston KJ (1993) *Rarity*. Chapman and Hall: London.
112. Keith DA (1998) An evaluation and modification of World Conservation Union Red List criteria for classification of extinction risk in vascular plants. *Conservation Biology* 12:1076-1090.
113. Hartley S, Kunin WJ (2003) Scale dependency of rarity, extinction risk, and conservation priority. *Conservation Biology* 17: 1559-1570.
114. Byrne M, Hopper SD (2008) Granite outcrops as ancient islands in old landscapes: evidence from the phylogeography and population genetics of *Eucalyptus caesia* (Myrtaceae) in Western Australia. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 177-188.
115. Vrijenhoek RC (2010) Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations. *Molecular Ecology* 19: 4391-4411.
116. Comin FA (2010) *Ecological restoration: A global challenge*. Cambridge University Press: Cambridge.
117. Pickett STA (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens GE, editor. *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*. Springer-Verlag: New York pp. 110–135.
118. Fukami T, Wardle DA (2005) Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2105–2115.
119. Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
120. Peterson G, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1: 6–18.
121. Larsen TH, Williams NM, Kremen C (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538-547.
122. Diamond JM. 1989. The Present, Past and Future of Human-Caused Extinction *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B* 325: 469-477.
123. Thebault E, Huber V, Loreau M (2007) Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116: 163-173.
124. Fritz H, Loreau M, Chamaillé-Jammes S, Valeix M, Clobert J (2011) A food web perspective on large herbivore community limitation. *Ecography* 34: 196-202.
125. Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology* 4: 129-135.
126. Goudard A, Loreau M (2008) Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: An interaction web model. *American Naturalist* 171:91-106.
127. Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic cascades in terrestrial ecosystems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155: 141-153.