

La protection des milieux aquatiques – Vulnérabilité et sensibilité fonctionnelle des communautés de poissons

Les approches en écologie fonctionnelle ouvrent aujourd'hui de nouvelles perspectives dans le domaine du diagnostic écologique. C'est le cas par exemple du critère de la redondance fonctionnelle que les auteurs de cet article ont appliqué aux communautés de poissons pour évaluer leur sensibilité fonctionnelle à la perte d'espèces, et au-delà, mesurer l'influence d'un déclin potentiel de diversité sur le fonctionnement de l'écosystème. L'intégration de ce type d'indice, en complément des critères habituels, est utile pour définir des plans de gestion ou des sites prioritaires à protéger face à des perturbations environnementales, en se concentrant sur les processus écosystémiques.

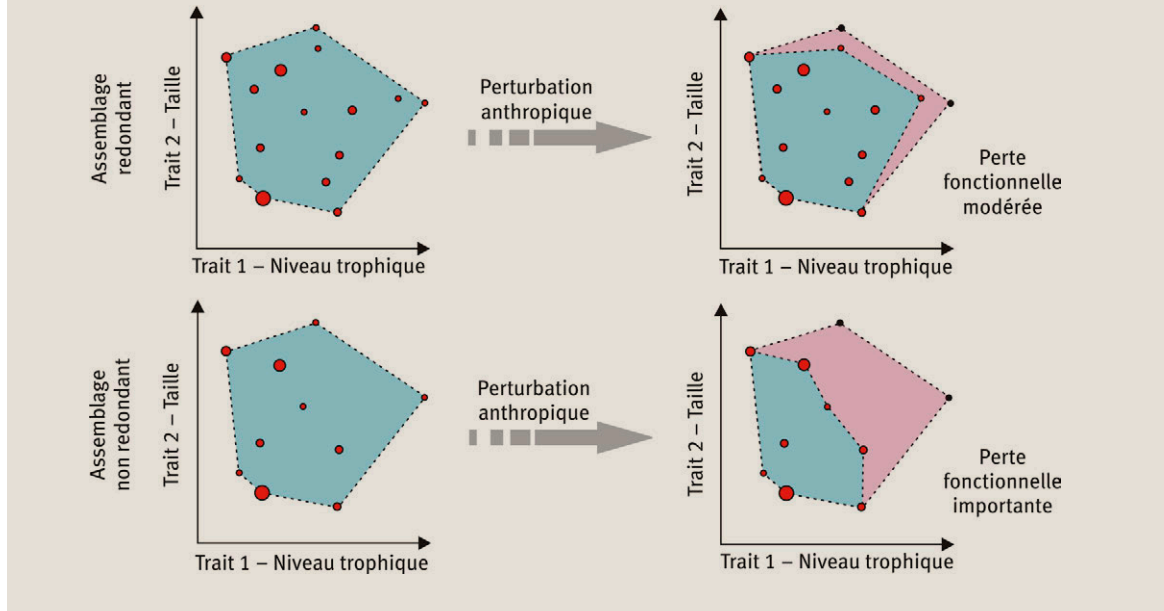


La directive cadre européenne sur l'eau (DCE, 2000/60/CE) impose aux États membres la préservation et la restauration de la qualité de l'eau et des milieux aquatiques au plus tard en 2027. Aujourd'hui, beaucoup d'efforts ont été consentis pour établir des diagnostics de l'état des milieux au travers de la surveillance. Des évaluations sur des cycles de six ans sont organisées, notamment à partir de différents éléments de qualité biologique (phytoplancton, macroinvertébrés, macrophytes, ichtyofaune). Cela permet d'identifier les masses d'eau sur lesquelles des mesures de restauration doivent être entreprises pour qu'elles atteignent le bon état écologique (Birk *et al.*, 2012). Cependant, sur les écosystèmes jugés en bon état, l'analyse du risque de dégradation ne repose encore que sur une estimation des facteurs de stress, sans réelle prise en compte des caractéristiques propres aux écosystèmes qui peuvent s'avérer plus ou moins sensibles aux pressions induites. Ainsi, peu de mesures de gestion visent la protection des écosystèmes en bon état, les rares mesures étant mises en œuvre localement, généralement dans d'autres cadres réglementaires que celui de la DCE (Natura 2000, zones marines protégées...).

Concernant les bioindicateurs développés dans les années 2000 (voire antérieurement), l'objectif était de répondre aux attentes de la DCE. Les caractéristiques des communautés incluses dans le calcul de ces indicateurs décrivent généralement la composition des assemblages ou l'abondance d'espèces partageant certaines caractéristiques fonctionnelles (par exemple, le régime alimentaire, les habitats de reproduction). Ainsi, la plupart des indices ne donnent qu'un aperçu partiel des changements fonctionnels induits par les perturbations humaines. Néanmoins, les recherches de plus en plus nombreuses qui s'intéressent aux processus à même d'expliquer la dynamique de la biodiversité (en écologie fonctionnelle¹) ouvrent aujourd'hui de nouvelles perspectives dans le domaine du diagnostic écologique. De plus, la couverture spatiale du réseau d'échantillonnage mis en place pour répondre aux exigences réglementaires de la DCE, ainsi que sa pérennité, représentent une opportunité de diversifier les regards portés sur le fonctionnement écologique des milieux aquatiques, mais également d'adopter des démarches rétrospectives (ex. : analyse des pertes/gains de diversité) et prospectives (ex. : mesure de l'impact du changement climatique).

1. Sandra Lavorel, membre de l'Académie des sciences, définit l'écologie fonctionnelle de la façon suivante : « L'écologie fonctionnelle, propose d'analyser la dynamique de la biodiversité et ses conséquences pour le fonctionnement des écosystèmes en se concentrant sur les caractéristiques physiologiques, morphologiques, reproductives ou comportementales des espèces, appelées traits fonctionnels. »

❶ Illustration conceptuelle de l'impact des perturbations anthropiques sur la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons. Au sein des assemblages redondants, le déclin de deux espèces sensibles de grande taille et de niveau trophique élevé conduit à une diminution modérée de la richesse fonctionnelle car des caractères fonctionnels similaires sont partagés par d'autres espèces moins sensibles. Dans les assemblages non redondants, le déclin des deux espèces entraîne une perte fonctionnelle importante et une altération du fonctionnement de l'écosystème en raison de la perte des prédateurs supérieurs.



Ces différentes visions sortent généralement du cadre strictement réglementaire de la DCE, mais sont susceptibles d'apporter des éléments profitables à la gestion à travers une meilleure compréhension du fonctionnement des milieux et de leurs interactions avec les usages des bassins versants.

De nouvelles mesures de la biodiversité, quelques bases théoriques

Un nombre croissant d'études soulignent l'utilité des approches fonctionnelles pour détecter l'impact des perturbations sur les assemblages de poissons dans l'ensemble des habitats aquatique (ex. : Sagouis *et al.*, 2017), y compris dans les environnements estuariens ou lagunaires (ex. : Teichert *et al.*, 2018). Si l'on considère que l'assemblage des espèces dans un milieu particulier est la résultante de filtres environnementaux qui sélectionnent les espèces adaptées en réponse aux différentes conditions environnementales naturelles ou d'origine anthropique, il devient important de s'intéresser à ces caractéristiques des espèces que l'on nomme les traits. Dans ce cadre, les traits des espèces sont utilisés pour construire un espace multidimensionnel à partir duquel plusieurs indices (par exemple, la richesse fonctionnelle, l'homogénéité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle) peuvent être calculés afin de convertir les distributions et l'abondance des espèces en caractéristiques fonctionnelles des communautés (Villéger *et al.*, 2008). Les indices développés, encore largement sous-exploités dans la sphère opérationnelle, sont rassemblés sous le terme de diversité fonctionnelle et reflètent différentes composantes des traits biologiques et morphologiques

portés par les espèces co-existantes (Schleuter *et al.*, 2010). Les traits fonctionnels sont directement liés aux processus écosystémiques (traits d'effet) et/ou aux performances des organismes dans un environnement changeant (traits de réponse ; Hooper *et al.*, 2005). Ainsi, les traits fonctionnels peuvent être décrits afin de refléter la niche écologique des espèces ou encore la nature des interactions avec l'environnement ou avec les autres espèces présentes dans l'écosystème.

Ces indices synthétiques peuvent d'ores et déjà être utilisés pour détecter des modifications dans la structure fonctionnelle des communautés en réponse à des changements environnementaux ou à des perturbations anthropiques (Mouillot *et al.*, 2013). Par exemple, les perturbations anthropiques peuvent filtrer les espèces en éliminant ou diminuant l'abondance des espèces dont les caractères sont sensibles aux facteurs de stress. Cela se traduit généralement par une convergence des traits des espèces et une chute de la diversité fonctionnelle (Buisson *et al.*, 2013). Ce patron d'homogénéisation fonctionnelle se produit lorsque des espèces sensibles ont un rôle fonctionnel singulier dans la communauté (figure ❶). Par exemple, le déclin local des prédateurs adaptés au froid sous l'effet du réchauffement, tels que les salmonidés dans les cours d'eau du Nord de l'Italie, conduit à une perte de richesse fonctionnelle et à une dominance des espèces généralistes (Stefani *et al.*, 2020). Cependant, dans les assemblages fonctionnellement redondants, la perte d'espèces sensibles peut éventuellement être compensée si des caractères fonctionnels similaires sont partagés par d'autres espèces plus tolérantes aux perturbations (figure ❶ ; Mouillot *et al.*, 2014). Selon l'hypothèse d'assurance de la biodiversité, le maintien

► d'un niveau élevé de diversité et de la redondance fonctionnelle augmente la stabilité des communautés biologiques, ainsi que des processus écologiques qui leur sont associés (Yachi et Loreau, 1999). Ce concept repose sur l'hypothèse qu'une forte variabilité de réponses aux perturbations chez les espèces qui partagent des fonctions similaires assure la résilience des écosystèmes après perturbation en compensant le déclin d'espèces fonctionnellement redondantes. Selon cette hypothèse, l'influence de la perte d'espèces sur le fonctionnement de l'écosystème est plus importante dans les assemblages moins redondants, en particulier si des traits singuliers sont soutenus par des espèces vulnérables ou menacées (Rosenfeld, 2002).

En conséquence, la préservation de la diversité et de la redondance fonctionnelle apparaît comme un enjeu majeur dans le cadre de la gestion des écosystèmes aquatiques afin d'assurer la stabilité à long terme des systèmes soumis à des perturbations anthropiques multiples (Teichert *et al.*, 2018).

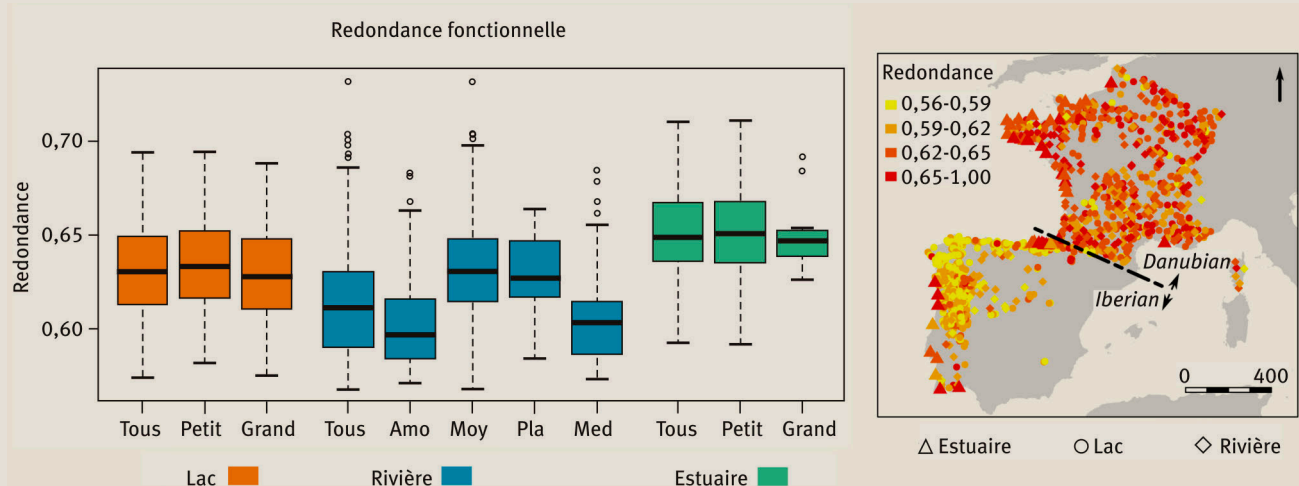
Une sensibilité fonctionnelle différente entre type d'habitat

Le réseau d'échantillonnage déployé dans le cadre de la DCE couvre l'ensemble des masses d'eau de surface continentales ; des habitats d'eau douce tel que les lacs, retenues et rivières, jusqu'aux zones côtières, notamment les masses d'eau de transition. Bien que les méthodes et les fréquences des inventaires biologiques puissent différer entre le type de masses d'eau, les réseaux DCE offrent une occasion rare de réaliser des approches comparatives sur l'ensemble du continuum terre-mer (Teichert *et al.*, 2017). En effet, les altérations anthropiques liées aux usages du bassin versant peuvent conduire à des modifications sur l'ensemble des secteurs et des habitats situés en aval, y compris les zones estuariennes et côtières.

La redondance fonctionnelle est un des critères permettant d'évaluer la sensibilité fonctionnelle des communautés de poissons à la perte d'espèces et donc de mesurer l'influence d'un déclin potentiel de diversité sur le fonctionnement de l'écosystème (Mouillot *et al.*, 2013). Nous avons montré, dans une analyse comparative de différents types d'habitats continentaux, que les assemblages de poissons dans les lacs et les rivières sont généralement plus sensibles à la perte d'espèces que les assemblages estuariens en raison de leur plus faible redondance fonctionnelle (figure 2 ; Teichert *et al.*, 2017). Par rapport à d'autres régions du globe, les assemblages de poissons d'eau douce d'Europe sont relativement pauvres en espèces en raison de l'intensité de la dernière période glaciaire. Ce nombre réduit d'espèces est associé à un faible niveau de redondance fonctionnelle, ce qui indique que les espèces co-existantes ont tendance à exprimer différentes combinaisons de traits écologiques (Stefani *et al.*, 2020). Dans ce contexte, la perte aléatoire d'une espèce est susceptible d'entraîner une forte diminution de la richesse fonctionnelle. Ce processus est renforcé dans certaines catégories de rivières, telles que les têtes de bassins versants et les cours d'eau méditerranéens, où les assemblages sont classiquement très pauvres en espèces et non redondants (figure 2). La richesse spécifique et fonctionnelle des assemblages estuariens est généralement plus élevée que celle des rivières et des lacs, en raison d'une plus grande hétérogénéité des conditions environnementales. De plus, l'environnement estuarien impose de fortes contraintes physiologiques qui contribuent à augmenter la redondance fonctionnelle, de sorte que plusieurs espèces réparties le long des estuaires partagent des traits fonctionnels similaires (Villéger *et al.*, 2012).

Ainsi, la comparaison des grands types de masses d'eau soutient l'affirmation selon laquelle les écosystèmes pauvres en espèces devraient nécessiter plus d'efforts

2 Estimation de la redondance fonctionnelle (paramètre sans unité, entre 0 et 1) des assemblages de poissons à partir des données du réseau de suivi DCE sur les masses d'eau rivière, lac et transition. Les boîtes à moustaches représentent les tendances générales pour chaque système aquatique (Tous), ainsi que les tendances pour les catégories de masses d'eau, c'est-à-dire les petits et grands lacs, les petits et grands estuaires, les têtes de bassin versant (Amo), les cours médians (Moy), les rivières de plaine (Pla) et les cours d'eau méditerranéens (Med). La redondance a été estimée à partir d'une combinaison de cinq traits, à savoir la taille des poissons, la position dans la colonne d'eau, le groupe trophique, l'habitat de reproduction et les capacités de locomotion. Figure modifiée d'après Teichert *et al.* (2017).



❶ La redondance fonctionnelle est un des critères permettant d'évaluer la sensibilité fonctionnelle des communautés de poissons à la perte d'espèces et donc de mesurer l'influence d'un déclin potentiel de diversité sur le fonctionnement de l'écosystème.



© V. Pagneux - INRAE

de gestion pour empêcher la perte de fonction écologique, en raison de leur faible redondance fonctionnelle. Néanmoins, une richesse élevée en espèces ne peut à elle seule garantir un tampon contre la perte fonctionnelle, car certaines fonctions sont généralement prises en charge par des espèces uniques, même dans des communautés extrêmement riches.

De la redondance fonctionnelle à l'évaluation de la vulnérabilité

La vulnérabilité d'un écosystème ou d'une communauté peut être décrite comme l'interaction entre son niveau d'exposition à des pressions d'origine anthropique, son degré de sensibilité et sa résilience (Weißhuhn *et al.*, 2018). Cette vulnérabilité peut être modulée par la capacité adaptative des espèces mais aussi par des éléments externes tels que la réglementation ou la mise en place de zones protégées. Dans un écosystème, on s'attend à ce que la sensibilité d'une communauté à la perte d'une fonction écologique soit d'autant plus importante que des espèces portant des fonctions uniques présentent un fort risque de déclin et à ce que la résilience des communautés soit plus importante lorsque chaque fonction au sein de l'écosystème est portée par plusieurs espèces. Il est ainsi possible, à partir des données acquises en réseau, d'évaluer la sensibilité et la résilience d'une communauté à partir du degré de redondance fonctionnelle observé au sein des communautés. En parallèle, un inventaire des facteurs de stress peut être réalisé afin de caractériser le niveau d'exposition des milieux aux pressions d'origine humaine. Les pressions anthropiques subies par les milieux aquatiques sont souvent multiples

(ex. : eutrophisation, altération hydro-morphologique, changement de régime thermique ou hydrologique, espèces exotiques) et doivent être décrites de la manière la plus exhaustive possible afin de qualifier finement les risques auxquels sont soumises les communautés. Certaines pressions peuvent avoir des impacts très locaux (ex. : modification des berges) alors que d'autres vont s'exercer à l'échelle régionale (ex. : intrants du bassin versant), voire globale (ex. : réchauffement climatique). Ces disparités dans la répartition des pressions peuvent conduire à des variations spatiales marquées dans le degré d'exposition au risque des espèces, avec des différences en fonction de la nature des masses d'eau.

Finalement, la superposition entre les cartographies quantifiant la sensibilité et la résilience des communautés et celle reflétant les pressions permet une évaluation de la vulnérabilité fonctionnelle et de ses variations spatiales à l'échelle d'un réseau hydrographique. La vulnérabilité des communautés peut être quantifiée à l'aide de méthodes d'analyse multicritères (ex. : analyse topsis) qui permettent de mesurer un compromis entre des critères accroissant la vulnérabilité (ex. : niveau de pressions élevé et/ou multiples) et d'autres qui contribuent à la diminuer (ex. : forte redondance fonctionnelle ; Paravicini *et al.*, 2014). Ce type d'analyse est également à même d'intégrer des informations additionnelles, telles que l'existence de statut de protection ou de conservation de certains sites (ex. : Réserves, Natura 2000, ZNIEFF – zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique) dont le mode de gestion est susceptible de limiter les risques de perte en espèces ou encore une réglementation spécifique conduisant à une protection des habitats ou des espèces (ex. : période de fermeture de

▶ la pêche, stades de développement protégés). À l'image des indicateurs d'état écologique, les analyses multicritères de la vulnérabilité peuvent finalement fournir un score (borné entre 0 et 1) permettant de quantifier le niveau de vulnérabilité fonctionnelle d'une communauté ou d'un écosystème.

Ce travail s'est d'abord focalisé sur l'analyse des caractéristiques fonctionnelles des communautés de poissons de cours d'eau, plans d'eau et estuaires. Il se poursuit par l'analyse des caractéristiques fonctionnelles des autres communautés concernées par les suivis DCE pour lesquelles de riches jeux de données sont disponibles (phytoplancton et macrophytes notamment). Les différences de sensibilité et de rôle fonctionnel entre ces communautés et les communautés piscicoles enrichiront l'analyse de vulnérabilité conduite avec les poissons. Une meilleure caractérisation des facteurs de stress est aussi en cours afin d'améliorer la qualité globale des futurs indicateurs.

Intérêt pour la gestion des milieux aquatiques

Alors que les évaluations DCE proposent des indications sur l'état écologique et le niveau d'altération des communautés, l'évaluation de la vulnérabilité au travers de la redondance fonctionnelle des communautés fournit des critères quantitatifs pour estimer l'impact potentiel de la perte d'espèces sur le fonctionnement de l'écosystème au regard des pressions qu'il subit. Complémentaire à l'évaluation de l'état écologique des milieux aquatiques, le concept de vulnérabilité fournit une information objective quant au devenir probable de cet état : un haut niveau de vulnérabilité indiquant un risque élevé de dégradation du milieu à la moindre perturbation. Cette information se révèle très précieuse à l'aune de l'objectif de non-dégradation de l'état des milieux aquatiques, également fixé par la DCE.

Les ressources allouées à la protection de la biodiversité sont souvent limitées, de sorte que les gestionnaires doivent définir des zones prioritaires pour les investissements, notamment ceux de conservation. La richesse en espèces et la présence d'espèces endémiques sont souvent utilisées pour définir les stratégies de conservation, mais plusieurs études ont souligné la faiblesse de l'utilisation unique des critères de diversité taxonomique pour évaluer l'impact des menaces sur le fonctionnement des écosystèmes (Mouillot *et al.*, 2014; Parravicini *et al.*, 2014). L'intégration des caractéristiques fonctionnelles des communautés peut être utilisée en complément des critères habituels pour la définition de plan de gestion ou lors de la définition de statut de conservation afin de prioriser les sites à protéger face à des perturbations environnementales, en se concentrant sur les processus écosystémiques. Les efforts de conservation peuvent être ordonnés en faveur des communautés sensibles soumises à une forte intensité de menaces. Sans opposition avec les approches taxonomiques, l'approche fonctionnelle permet donc de combler une lacune des approches classiques de préservation de la biodiversité qui ne prennent pas assez en compte la dimension fonctionnelle et le rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes, alors que c'est exigé par le code de l'environnement (ex. : art L210-1).

Au-delà des approches larges échelles ou par grand type d'habitat, l'étude des mécanismes à l'échelle du bassin versant est souvent indispensable car les réponses écologiques aux forçages environnementaux sont souvent site-spécifiques. En effet, les multiples pressions anthropiques agissant à l'échelle des bassins rendent difficile l'extrapolation des réponses écologiques en raison des phénomènes de synergie (renforcement positif de pressions cumulées) ou d'antagonismes (atténuation de l'impact de pressions cumulées). Dans ce contexte d'incertitude, le maintien d'une diversité fonctionnelle, riche et redondante, supporte un principe de précaution visant à accroître les possibilités écologiques de faire face à une modification des conditions environnementales. ■

Les auteurs

Nils TEICHERT

Laboratoire de biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA, Station marine de Dinard, CRESCO, Dinard, France.
✉ nils.teichert@mnhn.fr

Mario LEPAGE

INRAE, UR EABX, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas Cedex, France.
✉ mario.lepage@inrae.fr

Nicolas HETTE-TRONQUART

Office français de la biodiversité, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, 12 cours Lumière, F-94300 Vincennes, France.
✉ nicolas.hette-tronquart@ofb.gouv.fr

Christine ARGILLIER

INRAE, Aix Marseille Univ, UMR RECOVER, F-13182, Aix-en-Provence, France.
✉ christine.argillier@inrae.fr

EN SAVOIR PLUS...

- BIRK, S., BONNE, W., BORJA, A., BRUCET, S., COURRAT, A., POIKANE, S., SOLIMINI, A., VAN DE BUND, W., ZAMPOUKAS, N., HERING, D., 2012, Three hundred ways to assess Europe's surface waters: an almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive, *Ecol. Indic.*, vol. 18, p. 31-41, <https://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.10.009>
- BUISSON, L., GRENOUILLET, G., VILLÉGER, S., CANAL, J., LAFFAILLE, P., 2013, Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change, *Glob. Chang. Biol.*, vol. 19, p. 387-400, <https://doi.org/10.1111/gcb.12056>
- HOOPER, D.U., CHAPIN III, F.S., EWEL, J.J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., LAWTON, J.H., LODGE, D.M., LOREAU, M., NAEEM, S., 2005, Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge, *Ecol. Monogr.*, vol. 75, p. 3-35, <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- MOUILLOT, D., GRAHAM, N.A.J., VILLÉGER, S., MASON, N.W.H., BELLWOOD, D.R., 2013, A functional approach reveals community responses to disturbances, *Trends Ecol. Evol.*, vol. 28, p. 167-177, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- MOUILLOT, D., VILLÉGER, S., PARRAVICINI, V., KULBICKI, M., ARIAS-GONZÁLEZ, J.E., BENDER, M., CHABANET, P., FLOETER, S.R., FRIEDLANDER, A., VIGLIOLA, L., 2014, Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 111, p. 13757-13762, <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- PARRAVICINI, V., VILLÉGER, S., MCCLANAHAN, T.R., ARIAS GONZÁLEZ, J.E., BELLWOOD, D.R., BELMAKER, J., CHABANET, P., FLOETER, S.R., FRIEDLANDER, A.M., GUILHAUMON, F., 2014, Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages, *Ecol. Lett.*, vol. 17, p. 1101-1110, <https://doi.org/10.1111/ele.12316>
- ROSENFELD, J.S., 2002, Functional redundancy in ecology and conservation, *Oikos*, vol. 98, p. 156-162, <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>
- SAGOUIS, A., JABOT, F., ARGILLIER, C., 2017, Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs?, *Ecol. Freshw. Fish*, vol. 26, p. 621-635, <https://doi.org/10.1111/eff.12306>
- SCHLEUTER, D., DAUFRESNE, M., MASSOL, F., ARGILLIER, C., 2010, A user's guide to functional diversity indices, *Ecol. Monogr.*, vol. 80, p. 469-484, <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- STEFANI, F., SCHIAVON, A., TIROZZI, P., GOMARASCA, S., MARZIALI, L., 2020, Functional response of fish communities in a multistressed freshwater world, *Sci. Total Environ.*, vol. 740, 139902, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139902>
- TEICHERT, N., LEPAGE, M., LOBRY, J., 2018, Beyond classic ecological assessment: The use of functional indices to indicate fish assemblages sensitivity to human disturbance in estuaries, *Sci. Total Environ.*, vol. 639, p. 465-475, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.179>
- TEICHERT, N., LEPAGE, M., SAGOUIS, A., BORJA, A., CHUST, G., FERREIRA, M.T., PASQUAUD, S., SCHINEGGER, R., SEGURADO, P., ARGILLIER, C., 2017, Functional redundancy and sensitivity of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems, *Sci. Rep.*, vol. 7, 17611, <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17975-x>
- VILLÉGER, S., MASON, N.W.H., MOUILLOT, D., 2008, New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology, *Ecology*, vol. 89, p. 2290-2301, <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- VILLÉGER, S., MIRANDA, J.R., HERNANDEZ, D.F., MOUILLOT, D., 2012, Low functional diversity despite high taxonomic diversity among tropical estuarine fish communities, *PLoS One*, 7(7), e40679, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040679>
- WEISSHUHN, P., MÜLLER, F., WIGGERING, H., 2018, Ecosystem vulnerability review: Proposal of an interdisciplinary ecosystem assessment approach, *Environmental management*, vol. 61, p. 904-915, <https://doi.org/10.1007/s00267-018-1023-8>
- YACHI, S., LOREAU, M., 1999, Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 96, p. 1463-1468, <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>