

## CRITIQUES RÉCENTES ET PERSPECTIVES ACTUELLES DE LA THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES

---

*Denis Couvet  
Anne Teyssède*

**U**n écosystème peut être schématisé sous la forme d'un ensemble de flux, de stockage et de transformation de l'énergie et de la matière entre grands compartiments (atmosphère, fraction abiotique du sol, organismes autotrophes, consommateurs primaires...), et l'écologie des écosystèmes s'est d'abord intéressée aux lois de la matière dictant ces différents phénomènes. Mais il peut aussi être vu comme un système dynamique formé d'un réseau trophique d'espèces en interaction entre elles et avec leur biotope qui évolue au fil du temps, du fait des multiples interactions, migrations et adaptations de ses membres. Portant à la fois sur la diversité spécifique et infra-spécifique (diversité "généro-spécifique" dans la suite de ce texte), la sélection naturelle influence nécessairement les stocks et flux de matière dans les écosystèmes. En postulant que la sélection maximise les flux d'énergie au sein de l'écosystème, Lotka<sup>1</sup> souligne la pertinence des lois de l'évolution pour comprendre et prédire l'organisation des écosystèmes.

## CRÍTICAS RECENTES E PERSPECTIVAS ATUAIS DA TEORIA DOS ECOSSISTEMAS

---

**U**m ecossistema pode ser esquematizado sob a forma de um conjunto de fluxos, estocagens e transformação da energia e da matéria entre grandes compartimentos (atmosfera, fração abiótica do solo, organismos autotróficos, consumidores primários...). Entretanto, a ecologia dos ecossistemas interessou-se inicialmente pelas leis da matéria que ditavam esses diferentes fenômenos. Mas o ecossistema também pode ser visto como um sistema dinâmico formado por uma rede trófica de espécies que interagem entre si e seu biótopo, conjunto que evolui no decorrer do tempo, devido às múltiplas interações, migrações e adaptações de seus membros. Tendo por objeto ao mesmo tempo a diversidade específica e a intra-específica (ou diversidade "geno-específica", conforme o texto a seguir), a seleção natural influencia necessariamente os estoques e fluxos de matéria nos ecossistemas. Postulando que a seleção maximiza os fluxos de energia no interior dos ecossistemas, Lotka<sup>1</sup> assinala a pertinência das leis da evolução para compreender e prever a organização dos mesmos.

## Eco-évolution et changements globaux

De ces deux types de lois, de la matière et de l'évolution, résulte une dialectique entre biodiversité et environnement, chacun étant le produit de l'autre. La réponse des individus à la sélection modifie leurs interactions avec leur environnement; en retour la modification de ces interactions affecte leur évolution (figure 1).

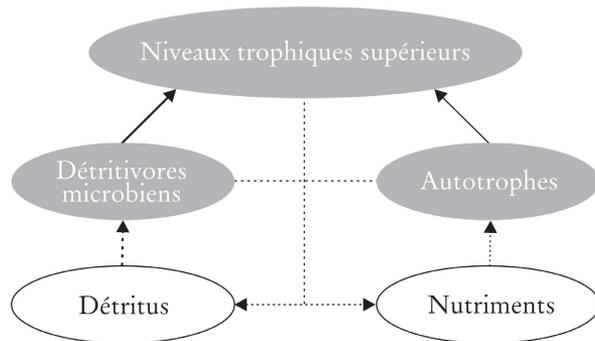


Figure 1: Schéma d'un écosystème représentant les compartiments biotiques et abiotiques majeurs. En gris les communautés vivantes (correspondant à un réseau écologique, d'interactions entre de multiples espèces). L'écosystème dépend de différents types d'interactions, en continu les relations trophiques au sein de la biocénose, en pointillé les fonctions écosystémiques correspondant à des interactions entre matières et organismes vivants, consommation et recyclage.<sup>2</sup>

Cette dialectique a reçu le nom de *rétroaction éco-évolutive*, ou *éco-évolution*<sup>3</sup>. Considérer ce régime de sélection prend toute son importance lorsque les réponses évolutives sont d'une vitesse comparable à celle des processus écologiques. Les ripi-sylves sont des exemples spectaculaires des effets rapides et majeurs de cette éco-évolution. La morphologie des îles, des berges, des cours d'eau, varie en interaction étroite avec la composition des communautés, végétales (arbres...) et animales (castors...)<sup>4</sup>.

Les changements globaux se caractérisent à la fois par des modifications du milieu physico-chimique (températures, précipitations, pH des océans, concentrations en azote et phosphate) et des communautés vivantes (déclin des espèces spécialistes, raréfaction des niveaux trophiques supérieurs...)<sup>5</sup> Les changements globaux, en modifiant le régime de sélection, devraient affecter les propriétés des écosystèmes, au-delà des effets du déclin de la biodiversité.

Nous examinerons les propriétés majeures de cette éco-évolution, ses effets émergents, son rôle dans la résilience des écosystèmes face aux changements globaux.

<sup>1</sup> LOREAU, M. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proc. Roy. Soc. London B*, 265: 33-38, 1998.

<sup>2</sup> OLFF, H.; ALONSO, D.; BERG, M. P.; ERIKSSON, B. K.; LOREAU, M.; PIERSMA, T. & ROONEY, N. Parallel ecological networks in ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364:1755-1779, 2009.

<sup>3</sup> POST, D. M. & PALKOVACS, E. P. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Phil Trans R Soc B*, 364:1629-1640, 2009.

<sup>4</sup> CORENBLIT, D.; STEINGER, J.; GURNELL, A. M. & NAIMAN, R. J. Plants intertwine fluvial landform dynamics: a niche construction for riparian systems. *Global Ecol. Biog.*, 18:507-520, 2009.

<sup>5</sup> MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Ecosystems and human well being: a framework for assessment*. New York: Island Press, 2005.

## Sélection système-dépendante

L'éco-évolution des populations et communautés diffère de la coévolution parce qu'elle implique également le biotope; et parce que, dans les cas les plus simples, elle peut n'engager qu'une seule espèce en interaction avec son biotope.

Les contraintes physico-chimiques limitant l'univers des possibles, cette interaction est plus à même d'avoir des propriétés émergentes<sup>6</sup> que les processus évolutifs opérant indépendamment des lois de la matière.

### *Phénotype étendu: constructeurs de niche et ingénieurs des écosystèmes*

La notion de phénotype étendu, associant l'individu et ses effets sur l'environnement, aide à formaliser cette éco-évolution, en s'appuyant sur deux autres concepts.

La *construction de niche*, désignant les activités de modification de l'environnement bénéficiant aux organismes qui les effectuent: construction de barrages par les castors, de nids, terriers et autres abris par d'innombrables espèces animales, manipulation du comportement des hôtes par leurs parasites qui favorisent leur transmission<sup>7</sup>. Construction de niche par excellence, l'agriculture a eu un effet éco-évolutif majeur chez l'Homme, par exemple sur son appareillage enzymatique<sup>8</sup>.

Les *ingénieurs des écosystèmes*, organismes modifiant par leurs activités les conditions physico-chimiques du milieu<sup>9</sup>. Ce sont par exemple les micro-organismes – affectant composition chimique des eaux et de l'air, le relief –, le sol – écosystème construit par les organismes vivants –, les utriculaires – développant des systèmes comparables en milieu aquatique<sup>10</sup>... Les activités d'ingénieur des communautés végétales sont nombreuses: enrichissement de l'atmosphère en oxygène, production d'ombre, d'humidité et de relief, modification du régime des vents, donc du climat.

Cette notion est plus large que la précédente. L'accumulation de déchets favorise rarement la survie des organismes qui les produisent. Par leurs émissions d'oxygène, les cyanobactéries sont d'importants ingénieurs de l'écosystème, avec des conséquences évolutives majeures, mais cet effet n'est pas une construction de niche. Plus original: parmi les deux activités d'ingénieur de *Saccharomyces cerevisiae* que sont la production d'alcool et de chaleur, seule la seconde lui bénéficie, se qualifiant comme construction de niche<sup>11</sup>.

<sup>6</sup> LANSING, J. S.; KREMER, J. N. & SMUTS, B. System-dependent selection. *J. Theor. Biol.*, 192:377-391, 1998.  
MCDONALD-GIBSON, J.; DYKE J. G.; DI PAOLO E. A. & HARVEY I. R. Environmental regulation can arise under minimal assumptions. *J. Theor. Biol.*, 251: 653-666, 2008.

<sup>7</sup> ODLING-SMEE, F. J.; LAND, K. N. & FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.

<sup>8</sup> B A M S H A D, M. & WOODING, S. Signatures of natural selection in the human genome. *Nat. Rev. Genet.*, 4:99-111, 2003.

<sup>9</sup> JONES, C. G.; LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386, 1994.

<sup>10</sup> ULANOWICZ, R. E. Utricularias secrete – the advantage of positive feedback in oligotrophic environments. *Ecol. Model.*, 79:49-57, 1995.

<sup>11</sup> GODDARD, M. R. Quantifying the complexities of *Saccharomyces cerevisiae* ecosystem engineering via fermentation. *Ecology*, 89:2077-2082, 2008.

### *Effets de la sélection naturelle sur les propriétés de l'écosystème*

Par son action sur les organismes ingénieurs, la sélection naturelle a un effet majeur sur les fonctions écosystémiques. Un végétal dont la litière acidifie le milieu diminue la disponibilité en phosphates, entraîne le relâchement d'éléments toxiques et diminue le succès reproductif de nombreuses espèces<sup>12</sup>. La réduction de la taille individuelle et l'augmentation du nombre des guppies, en réponse à la prédation, stimule leurs émissions d'azote et de phosphate, donc la production primaire<sup>13</sup>. De nombreux flux écosystémiques dépendent de la taille des individus, arbres en milieu terrestre, coquilles des mollusques en milieu benthique.

<sup>12</sup> OLFF, H. *et al.* *Op. cit.*

<sup>13</sup> POST, D. M. & PALKOVACS, E. P. *Op. cit.*

### **Sélection à niveau multiple**

Les effets des organismes ingénieurs sur le fonctionnement des écosystèmes en retour modifie la sélection opérant sur ces organismes, un effet émergent de l'éco-évolution. Une telle sélection opérant sur les propriétés des niveaux supérieurs d'intégration – population, communauté, biocénose, écosystème, paysage... – pourrait favoriser l'amélioration mutuelle du biotope, de la capacité de charge des différentes espèces, par une coopération entre les espèces de l'écosystème.

La résultante de cette sélection portant sur les unités héréditaires, les gènes, dépend de la direction et l'intensité de la sélection au niveau d'intégration considéré, des processus d'agrégation qui peuvent être aléatoires ou préférentiels, selon que les individus développent des interactions "coopératrices". La difficulté majeure étant que l'efficacité d'une telle sélection diminue lorsque le niveau d'intégration augmente.

Une telle sélection conduit-elle à maximiser la productivité ou/et la résilience du système, par émergence de coopérations à l'échelle de l'écosystème qui contrecarrent des effets antagonistes à l'échelle des individus? Ou bien les propriétés des écosystèmes dérivent-elles essentiellement de la sélection opérant à l'échelle de l'individu? L'augmentation de la productivité à l'échelle des écosystèmes pourrait résulter simplement de la sélection opérant sur les individus<sup>14</sup>. Inversement, l'émergence de coopérations dans les milieux pauvres, comme observées en prairie alpine ou en zone intertidale, où un seul individu ne peut se maintenir<sup>15</sup>, souligne leur importance potentielle, au moins dans certains écosystèmes.

<sup>14</sup> LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 357:709-718, 2002.

<sup>15</sup> TRAVIS, J. M. J.; BROOKER, R. W. & DYTHAM, C. The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient. *Biol. Letters*, 1:5-8, 2005.

### Sélection et homéostasie des écosystèmes: l'hypothèse Gaïa

Selon l'hypothèse Gaïa, les activités des êtres vivants confèrent à la biosphère une capacité d'autorégulation des conditions environnementales<sup>16</sup>. Le modèle "Marguerite", par exemple, formalise la sélection opérant sur des marguerites de différentes couleurs en fonction de la température. Selon ce modèle, des individus "ingénieurs" améliorant les conditions physico-chimiques de croissance des marguerites sont favorisés. L'éco-évolution des marguerites et de leur milieu a pour effet de rapprocher la température locale d'un optimum. De même le modèle "flacon", formalisant l'interaction entre des micro-organismes, leurs activité de recyclage, conduit généralement à un recyclage efficace des nutriments<sup>17</sup>.

Notons que dans ces modèles, c'est un bénéfice immédiat pour les organismes régulateurs qui entraîne l'amélioration du biotope. Mais un bénéfice à court terme n'est pas une garantie de succès à long terme. La sélection naturelle de certains traits de vie avantageux à court terme peut même conduire une espèce au suicide évolutif<sup>18</sup>, par la dégradation progressive des conditions de vie. Dans le modèle "flacon", des individus produisant un nouveau type de nutriments, non utilisables par le reste de la biocénose, entraînent l'effondrement de l'écosystème<sup>19</sup>.

### Mutualisme indirect à l'échelle des écosystèmes

La coévolution de deux espèces en interaction directe – proie-prédateur, hôte-pathogène, hôte-parasitoïde – stabiliserait cette interaction<sup>20</sup>. Les nombreux cas de mutualisme, de symbiose entre deux espèces, suggèrent l'importance de la coopération à cette échelle.

Les conditions favorisant un mutualisme entre de multiples espèces qui n'inter-agissent qu'indirectement, à travers leur réseau écologique commun, sont plus difficiles à réunir. Deux prédateurs spécialisés sur deux proies en compétition développent un mutualisme indirect<sup>21</sup>. Une telle synergie pourrait se déployer sur l'ensemble d'une chaîne trophique, entre consommateur primaire, herbivore et recycleurs, afin par exemple de capter des ressources supplémentaires<sup>22</sup> (voir figure 2).

L'activité d'ingénieur de l'écosystème, en orientant les flux préférentiellement vers un cycle, favoriserait l'émergence de mutualismes à l'échelle de ce cycle. Ainsi les utriculaires, plantes aquatiques carnivores, se maintiendraient en milieu pauvre grâce à l'entretien d'une chaîne alimentaire recyclant les éléments, passant par le zooplancton<sup>23</sup>.

<sup>16</sup> LOVELOCK, J. E. & MARGULIS, L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere – The Gaia hypothesis. *Tellus*, 26(1):2-10, 1974.  
LENTON, T. M. Gaia and natural selection. *Nature*, 394:439-447, 1998.

<sup>17</sup> WILLIAMS, H. T. P. & LENTON, T. M. The flask model. *Oikos*, 116:1087-1105, 2007.

<sup>18</sup> FERRIÈRE, R.; DIEKMANN, U. & COUVET, D. *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

<sup>19</sup> WILLIAMS, H. T. P. & LENTON, T. M. *Op. cit.*

<sup>20</sup> FUSSMANN, G. F.; LOREAU, M. & ABRAMS, P. A. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, 21:465-477, 2007.

<sup>21</sup> VANDERMEER, J. Indirect mutualism – variations on a theme by Stephen Levine. *Am. Nat.*, 116:441-448, 1980.

<sup>22</sup> ULANOWICZ, R. E. *Ecology, the ascendent perspective*. New York: Columbia University Press, 1997.  
OLFF, H. *et al.* *Op. cit.*

<sup>23</sup> ULANOWICZ, R. E. Utricularias secreta... *Op. cit.*

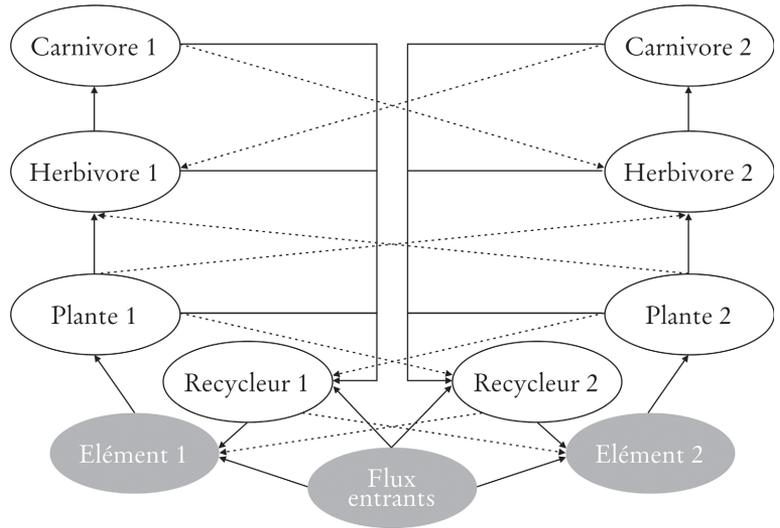


Figure 2: Schéma d'un écosystème constitué de deux cycles de nutriments, en grisé les compartiments abiotiques. En pointillé, les relations entre cycles, diminuant les possibilités d'évolution conjointe

Une conséquence serait que la sélection maximise le caractère associé à l'intensité de ces flux, biomasse, nombre d'individus,... favorisant les groupes fonctionnels déterminant cette activité. Régime de sélection et organisation des écosystèmes seraient ainsi étroitement liés.

### Mosaïques géno-écosystémiques et espèces structurantes

Des interactions durables entre individus d'un écosystème, correspondant à des mosaïques géno-écosystémiques<sup>24</sup>, devraient favoriser ce mutualisme.

Certaines espèces dites "structurantes", dont les individus ont à la fois un effet majeur sur le fonctionnement des écosystèmes et des interactions durables avec des individus d'autres espèces, joueraient un rôle fondamental dans ces mosaïques. C'est par exemple le cas des arbres, qui interagissent avec les micro-organismes du sol, mycorhizes notamment<sup>25</sup>.

Le Tremble (*Populus tremula*), arbre dont les variations génétiques de la richesse en tannins des feuilles affectent l'ensemble de l'écosystème, illustre les possibilités de ce mutualisme indirect. Les génotypes riches en tannins diminuent le taux de décomposition de la litière, de minéralisation de l'azote, donc la disponibilité en nutriments. En retour ils ont des chevelus racinaires denses, adaptés à ces difficultés de recyclage de la matière organique<sup>26</sup>. Les tan-

<sup>24</sup> WHITHAM, T. G. *et al.* A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.*, 7:510-523, 2006.

<sup>25</sup> WHITHAM, T. G. *et al.* *Op. cit.*

<sup>26</sup> POST, D. M. & PALKOVACS, E. P. *Op. cit.*

nins  tant une d fense contre les herbivores, l'alternative chez ces arbres – maximiser leur r sistance aux herbivores ou la disponibilit  en nutriments – affecte l'ensemble de la cha ne trophique, par  co- volution. La distribution spatiale de la variabilit  en tannins devrait refl ter des diff rences de r gimes de s lection entre  cosyst mes.

Les super pr dateurs sont des esp ces cl s de vo te par leur effet majeur sur le fonctionnement des  cosyst mes. Leur grande mobilit  leur conf re un r le r gulateur   l' chelle du paysage, en couplant des r seaux  cologiques voisins<sup>27</sup>. De ce fait, leur r le structurant devrait s'envisager   cette  chelle sup rieure, ce qui rend plus difficile l'apparition de mutualismes que dans le cas des arbres.

Le mutualisme plantes-herbivores est lui aussi entrav  par la mobilit  des herbivores. Bien qu'elles b n ficient du d p t de f ces par les grands mammif res herbivores en milieu pauvre, les gramin es ne sont s lectionn es pour inciter   leur consommation que dans des conditions extr mement restrictives<sup>28</sup>.

### *Les  cosyst mes en tant que syst mes adaptatifs complexes*

Un syst me adaptatif complexe (ou CAS) est un syst me compos  de nombreuses entit s, li es entre elles par de nombreuses relations fonctionnelles sur plusieurs niveaux d'organisation, en interaction avec leur biotope. A chaque niveau, les entit s  mergent des processus sous-jacents et participent   ceux des niveaux sup rieurs. La r ponse des  cosyst mes aux variations de l'environnement d pend de ce processus d'interaction<sup>29</sup>. Ce concept, combinant s lections syst me-d pendant et   niveau multiple, doit permettre de d terminer les conditions favorisant l' mergence de coop rations, pr venant l'irruption d'individus "tricheurs", menant au suicide  volutif.

## **R ponse des  cosyst mes aux changements globaux**

L'ampleur des changements climatiques pass s sugg re que la r gulation hom ostatique des syst mes  cologiques – l'hypoth se Ga ia – est de capacit  limit e. Ainsi le lessivage des sols par la biodiversit , diminuant consid rablement la temp rature de la biosph re<sup>30</sup>, constituerait un puits de carbone autor gul  par la temp rature. Cette r gulation est vraisemblablement insuffisante face aux variations associ es aux cycles de Milankovitch – voir les derni res glaciations. Ce type de r gulation s'ajusterait mieux   des variations plus lentes telles que les cycles de Wilson, com-

<sup>27</sup> McCANN, K. S.; RASMUSSEN, J. B. & UMBANHOWAR, J. The dynamics of spatially coupled food-webs. *Ecol. Lett.*, 8:513-523, 2005.  
ROONEY, N.; McCANN, K. & MOORE, J. C. A landscape theory for food web architecture. *Ecol. Lett.*, 11:867-881, 2008.

<sup>28</sup> MAZANCOURT, C.; LOREAU, M. & DIECKMANN, U. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *Amer. Natur.*, 158:109-123, 2001.

<sup>29</sup> LEVIN, S. A. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1:431-436, 1998.

<sup>30</sup> SCHWARZTMAN, D. W. & VOLK, T. Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth. *Nature*, 340:457-460, 1989.

- <sup>31</sup> KATZ, M. E.; FINKEL, Z. V.; GRZEBYK, D.; KNOLL, A. & FALKOWSKI, P. G. Evolutionary trajectories and biogeochemical impacts of marine eukaryotic phytoplankton. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 35:523-556, 2004.
- <sup>32</sup> MOORCROFT, P. R. How close are we to a predictive science of the biosphere? *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7): 2006.
- <sup>33</sup> FALKOWSKI, P. G. & OLIVER, M. J. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Rev. Microbiology*, 5:813-819, 2007.
- <sup>34</sup> DEVICTOR, V.; JULLIARD, R.; COUVET, D. & JIGUET, F. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proc Roy. Soc. B*, 275:2743-2748, 2008.
- <sup>35</sup> VISSER, M. E. & BOTH, C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick *Proc. R. Soc. B*, 272:2561-2569, 2005.
- <sup>36</sup> LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*
- <sup>37</sup> NORBERG, J.; SWANEY, D. P.; DUSHOFF, J.; LIN, J.; CASAGRANDE, R. & LEVIN, S. A. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *PNAS*, 98:11376-11381, 2001.
- <sup>38</sup> LEIGH Jr., E. G.; VERMEIJ, G. J. & WIKELSKI, M. What do human economies, large islands and forest fragments reveal about the factors limiting ecosystem evolution? *J Evol Biol.*, 22:1-12, 2009.
- <sup>39</sup> LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*
- <sup>40</sup> LEIBOLD, M. A. & NORBERG, J. Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography*, 49:1278-1289, 2004.
- <sup>41</sup> LEE, S. C. & BRUNO, J. F. Propagule supply control grazer community structure and primary production. *PNAS*, 106:7052-7057, 2009.

me en témoignent les radiations évolutives des taxons majeurs du phytoplancton.<sup>31</sup>

On peut donc s'interroger sur les capacités de régulation des écosystèmes face aux changements globaux. La réponse des forêts tropicales aux changements climatiques pourrait les amplifier ou les atténuer, notamment selon la réponse de l'évapotranspiration<sup>32</sup>. De même, la réponse du plancton à l'augmentation de température et l'acidification des océans pourrait amplifier ou réduire les changements globaux en cours<sup>33</sup>. Les conséquences écosystémiques du retard de déplacement des espèces vers les latitudes plus élevées, en réponse aux changements climatiques<sup>34</sup>, ou du décalage entre les groupes d'une même chaîne trophique<sup>35</sup> restent à déterminer.

### *Eco-évolution: rôle de la diversité*

Quel que soit le niveau de sélection, l'absence de diversité devrait obérer toute régulation<sup>36</sup>. Norberg *et al.*<sup>37</sup> formalisent la réponse d'un groupe fonctionnel (défini comme un ensemble d'espèces partageant les mêmes prédateurs et les mêmes ressources, et qui se différencie par leur réponse à des variables externes telles que la température) à des modifications de l'environnement. Ils montrent une productivité supérieure d'un peuplement divers, par rapport au type optimal défini d'après les variations environnementales affrontées.

Les îles, de moindre diversité, sont des points froids de coévolution, et quelques observations suggèrent une diminution de productivité et de résilience de ces écosystèmes qui va au-delà de leur faible résistance aux invasions<sup>38</sup>. A l'inverse, l'efficacité des systèmes plantes-pollinisateurs des angiospermes qui facilite la reproduction des espèces rares, favoriserait la productivité des écosystèmes qu'ils composent par le maintien de la diversité<sup>39</sup>.

La dispersion entre écosystèmes voisins affecte l'éco-évolution. En-deçà d'un certain seuil, la sélection manque de variabilité pour être efficace. A l'inverse, des échanges fréquents empêchent l'adaptation locale<sup>40</sup>. Les effets positifs des apports de propagules sur la productivité suggèrent que les communautés de plantes seraient plutôt en-deçà du taux optimal d'immigration. Le constat est le même pour les herbivores en milieu marin, crustacés et mollusques,<sup>41</sup> ce qui suggère un effet délétère de la fragmentation anthropique des habitats.

La diversité des espèces ingénieurs devrait favoriser l'atténuation des effets des changements globaux. Ainsi

l'arrivée de quelques espèces dans le lac Erié, en redirigeant les flux de phosphate, a permis une diminution des excès de ce nutriment en milieu pélagique, une accumulation en milieu littoral et benthique, dans la rivière effluente, le Niagara, entraînant un changement d'habitat alimentaire chez le grand corégone. Le recyclage de ce nouveau stock de phosphate vers le milieu terrestre, via les oiseaux, pourrait être facilité par l'arrivée d'une autre espèce, le gobi.<sup>42</sup>

<sup>42</sup> RENNIE, M. R.; SPRULES W. G. & JOHNSON, T. B. Resource switching in fish following a major food web disruption. *Oecologia*, 159: 789-802, 2009.

## Processus évolutifs et résilience des écosystèmes

La résilience définit la réponse des écosystèmes aux perturbations, modifications brutales de l'environnement, composante des changements globaux. Elle est conçue comme: 1) l'intensité maximale de la perturbation pouvant être absorbée par l'écosystème, sans changement significatif d'organisation, c'est-à-dire sans basculer vers un autre régime de fonctionnement, ou comme 2) le temps nécessaire pour effacer toute trace d'une perturbation<sup>43</sup>. La relation entre ces deux critères pourrait dépendre du temps d'observation<sup>44</sup>.

<sup>43</sup> GUNDERSON, L. H. & HOLLING, C. S. (eds.). *Panarchy. Understanding Transformations in Human and Natural Systems*. Washington D.C.: Island Press, 507. p. 2002.

<sup>44</sup> JONES, H. P. & SCHMITZ, O. J. Rapid recovery of damaged ecosystems. *PlosOne*, 4: e5653, 2009.

### *Basculement des écosystèmes: notion de disclimax*

Selon la première conception, l'écosystème peut basculer vers un autre état stable, à partir duquel il est difficile de rebasculer vers l'état antérieur. Ces différents états varient dans leurs propriétés, productivité, abondance des différents organismes. Le terme disclimax est parfois utilisé pour désigner le régime de faible productivité, et/ou abondance et diversité réduite pour certains groupes, par exemple les niveaux trophiques supérieurs dans le cas de l'eutrophisation.

### *Rôle des espèces clés*

Nous appellerons espèces "clés" l'ensemble des espèces clés de voûte, ingénieurs et structurantes définies plus haut dans ce texte, qui jouent un rôle fondamental quant à la dynamique de l'écosystème en modifiant le régime de sélection.

Certaines organismes ingénieurs jouent un rôle fondamental dans ce basculement: les organismes filtreurs (moules, balanes..) et les micro-organismes, qui déterminent les flux entrants de phosphates dans le cas de l'eutrophisation; les communautés végétales dans la transition forêt-savane; les mammifères herbivores dans les écosystèmes arides; les algues et coraux (en interaction) dans les

récifs coralliens; ainsi que les espèces clés de voûte (loups, orques, vautours...), à travers les cascades trophiques.

Les valeurs seuils de basculement devraient dépendre de la diversité et de l'évolution des espèces clés. Une diminution de leur diversité, en entravant l'éco-évolution, maintiendrait l'écosystème dans un disclimax de faible productivité et/ou résilience. Certaines forêts tropicales se caractérisent par une faible activité et diversité des décomposeurs, un faible recyclage et productivité; le maintien de l'écosystème dans un état de disclimax pourrait s'expliquer par leur absence de diversité<sup>45</sup>. De même, l'invasion d'un milieu aquatique par la jacinthe d'eau renforce l'eutrophisation en limitant les échanges gazeux à la surface des eaux<sup>46</sup>. L'absence d'herbivores maintenant la diversité végétale, entraînant la préemption du milieu par quelques espèces colonisatrices, favoriserait le maintien de telles situations<sup>47</sup>.

### *Retour à l'équilibre après perturbation: la théorie des cycles adaptatifs*

Parmi les écosystèmes dont le basculement a été observé, la proportion d'écosystèmes ayant basculé de manière irréversible serait faible, de l'ordre de 5%<sup>48</sup>. La théorie des cycles adaptatifs décrit le retour d'un écosystème à son état antérieur après perturbation en s'inspirant de la succession écologique, mais en la complétant, par deux stades supplémentaires, donnant lieu à un cycle en quatre étapes (figure 3).

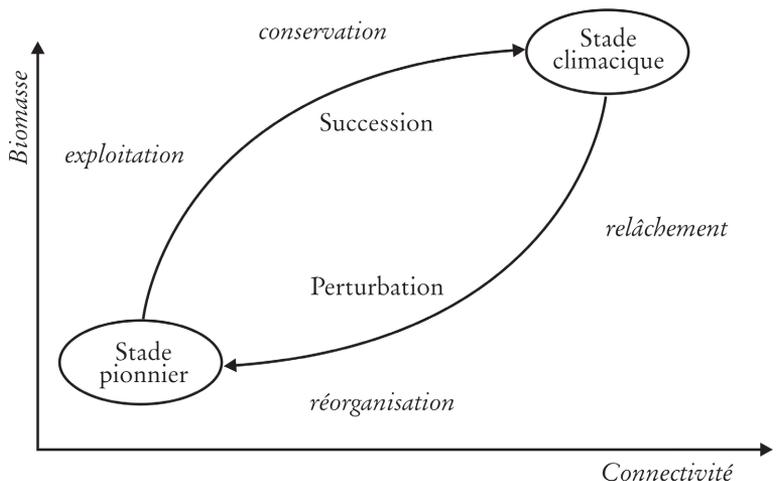


Figure 3: Représentation schématique des cycles adaptatifs, composé de quatre phases différent par la biomasse et la connectivité des communautés (à partir de Gunderson and Holling<sup>49</sup>)

<sup>45</sup> LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*

<sup>46</sup> GONZALES, A.; LAMBERT, A. & RICCIARDI, P. When does ecosystem engineering cause invasion and species replacement? *Oikos*, 117: 1247-1257, 2008.

<sup>47</sup> LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*

<sup>48</sup> JONES, H. P. & SCHMITZ, O. J. *Op. cit.*

<sup>49</sup> GUNDERSON, L. H. & HOLLING, C. S. (eds.). *Op. cit.*

Les deux premières phases regroupent les différentes étapes d'une succession, soit:

1. une phase d'exploitation, initialement de faible connectivité et biomasse, avec colonisation de sites vacants et acquisition de ressources inexploitées, par des espèces à grande fécondité (de type  $r$ );

2. une phase de conservation, de biomasse et connectivité élevée, dominée par des espèces de longue durée de vie et faible fécondité (de type  $K$ ), qui se distingue par une accumulation lente de ressources et d'énergie. L'éco-évolution permet d'expliquer simplement cette augmentation de productivité, du taux de recyclage et une diminution des pertes en nutriments au cours de la succession<sup>50</sup>, où l'on passe de chaînes trophiques de type "détritiques" à "herbacées" puis "ligneuses" (figure 4). L'équilibre atteint au cours de cette phase correspond au "climax" supposé des successions.

<sup>50</sup> LOREAU, M. *Op. cit.*

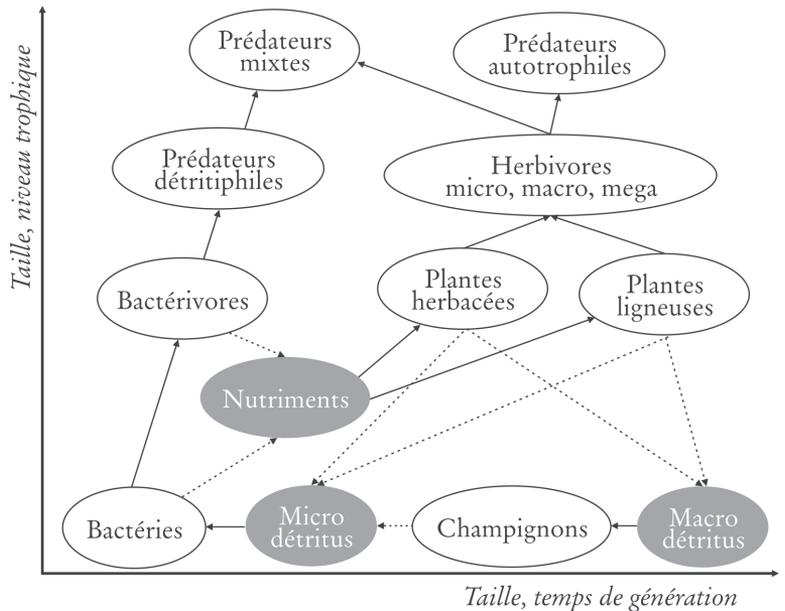


Figure 4: Écosystème simplifié, représentant les chaînes trophiques dont la prévalence change au cours d'une succession (à partir de Olff et al.<sup>51</sup>). De nombreux flux et groupes fonctionnels ne sont pas représentés sur ce schéma

<sup>51</sup> OLFF, H. et al. *Op. cit.*

La séquence de perturbation considère deux phases supplémentaires:

3. une phase de relâchement de l'écosystème, la perturbation entraînant la libération des ressources accumulées;

4. une phase de réorganisation, qui dépend de la biomasse accumulée et des processus de recyclage. Cette pha-

se mobilise organismes et ressources conservées *in-situ* ou provenant d'autres sites, espèces transitoires utilisant les ressources disponibles, résidus des organismes précédents (arbres morts), se traduisant par une domination des chaînes de type "détritophile" (figure 4).

Cette théorie souligne l'importance des processus opérant durant le stade perturbé. L'effondrement probable de nombreuses fonctions écosystémiques lors de la phase de destruction, parallèlement à la diminution de la connectivité et de la biomasse, suggère l'importance des facteurs maximisant la durée de la succession, minimisant celle de la perturbation.

Ces basculements ne sont donc pas irréversibles. Les espèces clés, qui déterminent le régime général de sélection, devraient affecter largement la vitesse de retour vers la succession. La bioremédiation, qui consiste à manipuler certains niveaux trophiques afin de déclencher une cascade trophique, permet ainsi le rebasculement vers l'état oligotrophe.

La diversité géospécifique régionale, source de la diversité locale, aurait un rôle majeur en maximisant les capacités d'adaptation locale. En ouvrant le jeu des possibles lors de l'assemblage des communautés, elle accélère la reconstruction de l'écosystème, diminuant la probabilité de basculement vers un disclimax. En maximisant la diversité à l'échelle du paysage, la spécialisation des communautés<sup>52</sup>, faciliterait la réponse des écosystèmes aux perturbations<sup>53</sup>.

### *Diminutions endogènes de la stabilité*

La théorie des cycles adaptatifs postule que tout écosystème est instable à long terme, même en l'absence de perturbation exogène. Les processus dynamiques et évolutifs que sont les variations progressives des composantes et propriétés du système altèreraient sa stabilité et conduiraient à la destruction du climax. Cette théorie s'inspire du cas des ravageurs des forêts (ex: tordeuses de l'épinette), pour lesquels l'augmentation de la densité foliaire entraîne le basculement vers la prolifération, par diminution de la prédation.<sup>54</sup>

Les espèces qui construisent leur niche en augmentant le taux de perturbation de l'écosystème où elles vivent, maintenant l'écosystème dans un état instable, sont des exemples de perturbateurs endogènes. Ainsi des plantes ignifuges, dont les propagules sont résistantes au feu<sup>55</sup>.

Un cas plus général serait le remplacement partiel, au cours des successions, des chaînes alimentaires de type "détritrique" par celles de type "herbacées" puis "ligneuses",

<sup>52</sup> JULLIARD, R.; CLAVEL, J.; DEVICTOR, V.; JIGUET, F. & COUVET, D. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9:1237-1244, 2006.

<sup>53</sup> EVELEIGH *et al.* Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. *PNAS*, 104:16976-16981, 2007.

<sup>54</sup> GUNDERSON, L. H. & HOLLING, C. S. (eds.). *Op. cit.*

<sup>55</sup> GONZALES, A.; LAMBERT, A. & RICCIARDI, P. When does ecosystem engineering cause invasion and species replacement? *Op. cit.*

avec une augmentation du rapport stoechiométrique carbone/azote, des temps de génération, de la taille des détritiques, une diminution de la longueur des chaînes trophiques, de la qualité des nutriments (figure 4). La plus grande sensibilité aux pressions anthropiques des espèces ligneuses, résultant de leur plus faible diversité géno-spécifique (associée à leur taille individuelle supérieure), saperait la stabilité de l'écosystème le long de la succession.

La caractérisation des écosystèmes par la fréquence des différents types de chaîne (figure 4), leur sensibilité aux perturbations, selon l'abondance et la diversité des espèces clés (ingénieurs, structurantes et clés de voûte), permettrait de mieux comprendre la réponse des écosystèmes aux perturbations.

### Conclusion: des écosystèmes à la biodiversité

L'état des écosystèmes, leur réponse aux perturbations, ne dépendent pas que des contraintes pédoclimatiques, de la diversité, mais aussi du régime de sélection. Le déclin des espèces clés, de leur abondance et de leur diversité, en modifiant ce régime, pourrait avoir une influence majeure sur la réponse de la biodiversité aux changements globaux.

#### *Conséquences pour les services écosystémiques*

Les fonctionnalités des écosystèmes ont une importance majeure pour les sociétés, en assurant la régulation du climat et des flux hydriques, ou en atténuant les perturbations<sup>56</sup>. L'éco-évolution semble une notion précieuse pour envisager l'effet des changements globaux sur le devenir de ces services écosystémiques. Le rôle des espèces ingénieurs et structurantes dans ces différents services, sans doute plus important dans le cas du stockage du carbone que dans le cas du contrôle biologique, plus influencé par les espèces clé-de-voûte, est une variable majeure à intégrer.

La fragmentation des écosystèmes, en diminuant la diversité locale, les perturbations, en diminuant la pérennité des mosaïques géno-écosystémiques, pourraient opérer l'éco-évolution, donc le maintien de mutualismes indirects, les services écosystémiques, et plus largement l'adaptation des écosystèmes aux nouvelles conditions environnementales.

Au-delà des travaux expérimentaux, les comparaisons in-situ, mieux adaptées aux échelles impliquées, paraissent nécessaires pour mieux analyser la relation entre diversité, régime de sélection et fonctionnement des écosystèmes.

<sup>56</sup> MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Op. cit.*

Denis Couvet est professeur au Muséum et à l'École Polytechnique, correspondant à l'académie d'agriculture.

couvet@mnhn.fr

Anne Teyssède est consultante en Écologie, médiatrice scientifique.

Docteurs en Écologie, leurs thèmes de recherche et d'expertise sont la biologie de la conservation évolutive, les observatoires, indicateurs et scénarios de Biodiversité, en interactions avec les sciences participatives.