

LE RÔLE DE LA BIODIVERSITÉ DANS LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

*Dominique Gravel
Isabelle Gounand
Nicolas Mouquet*

Avec la dégradation générale des conditions environnementales, beaucoup craignent une 6^{ème} vague d'extinction massive d'espèces. Cette crainte a suscité de nombreuses recherches sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, notamment en matière d'écologie des communautés et des écosystèmes. Affrontées au cours des années 1990, ces approches appellent une intégration des deux disciplines. Les auteurs présentent ici quelques éléments de synthèse. C'est une démarche importante car dans le contexte actuel du changement global, l'influence des sociétés humaines est susceptible d'altérer les mécanismes homéostatiques à l'oeuvre dans les écosystèmes et, à terme, de déstabiliser la dynamique de nombreux écosystèmes, provoquant ainsi des dommages qui pourraient gravement affecter certaines sociétés humaines. L'édification d'une théorie intégrée à l'interface de l'écologie des communautés et des écosystèmes, est donc plus que jamais d'actualité.

O PAPEL DA BIODIVERSIDADE NO FUNCIONAMENTO DOS ECOSSISTEMAS

Com a degradação geral das condições ambientais, muitos temem uma sexta onda de extinção maciça de espécies. Esse temor suscitou grande número de pesquisas sobre a relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas, notadamente no que se refere às chamadas ecologia das comunidades e ecologia dos ecossistemas. Confrontando-se no decorrer dos anos 1990, as abordagens pregam hoje uma integração das duas disciplinas. Os autores deste artigo apresentam aqui alguns elementos para tal síntese. Trata-se de uma iniciativa importante, pois, no contexto contemporâneo de mudanças globais, a influência das sociedades humanas ameaça alterar os mecanismos homeostáticos que atuam nos ecossistemas e, ao fim e ao cabo, desestabilizar a dinâmica de inúmeros ecossistemas, provocando, assim, danos que poderiam afetar gravemente certas sociedades humanas. Portanto, a construção de uma teoria integrada tendo como interface a ecologia das comunidades e dos ecossistemas não poderia ser mais atual.

Introduction

Avec la destruction et la fragmentation des habitats, le prélèvement direct des organismes, les changements climatiques, les changements des cycles biogéochimiques, la pollution et finalement, les invasions biologiques, l'homme a probablement déclenché la 6^{ème} vague d'extinctions massive de la biodiversité. Au-delà des questions éthiques associées à l'impact de l'homme sur son environnement, les écologues ont identifié les conséquences néfastes de la perte de biodiversité sur le fonctionnement même des écosystèmes et les services qu'ils rendent à nos sociétés.

La diversité joue un rôle très important dans le fonctionnement de l'écosystème et la nature des assemblages d'organismes au sein des écosystèmes est un élément central pour en comprendre la mécanique (figure 1). Les écologues utilisent le terme "fonctionnement" pour référer aux propriétés et/ou processus biotiques et abiotiques au sein des écosystèmes, comme par exemple le recyclage ou la production de biomasse. Les "services" représentent tous les bénéfices que les populations humaines obtiennent des écosystèmes, notamment la production de nourriture, le contrôle biologique, la pollinisation, etc. Des travaux récents ont aussi mis clairement en évidence le lien entre les aspects biologique et économique de la biodiversité.

Cette crise d'extinctions massive a motivé deux décennies de recherche pour comprendre plus clairement la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Cet effort a nécessité une synthèse entre plusieurs sous-disciplines de l'écologie, essentiellement l'écologie des communautés et des écosystèmes.

L'écologie des communautés se réfère aux interactions entre les espèces au sein des systèmes écologiques. Les fondateurs de la discipline sont entre autres G. E. Hutchinson, R. H. MacArthur (voir figure 2) et R. H. Whittaker. Elle met l'accent sur l'assemblage des communautés et place la diversité biologique au centre de la compréhension du fonctionnement des systèmes écologiques (le contenu des boîtes, figure 3). Le concept à la base de la discipline est la théorie de la niche écologique, qui explique la composition des communautés à partir de la complémentarité des espèces et des contraintes environnementales.

L'écologie des écosystèmes intègre les propriétés physico-chimiques des systèmes écologiques et se réfère aux liens entre les organismes et l'environnement physique dans lequel ils interagissent. Les fondateurs de la discipline

sont entre autres E. P. Odum (figure 2), C. S. Elton et G. E. Likens. Elle met l'accent sur la caractérisation des flux d'énergie et de matière au travers des organismes et dans l'environnement pour comprendre les propriétés générales des systèmes écologiques (les flèches entre les boîtes, figure 3). Cette discipline propose une vision globale de l'organisation des écosystèmes en considérant souvent l'environnement physique comme l'un des principaux moteurs de la diversité biologique.

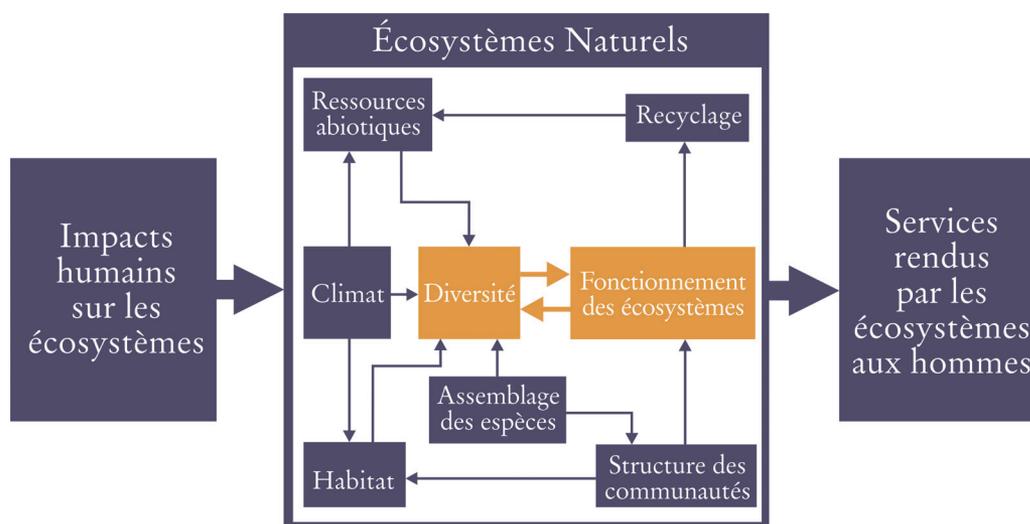


Figure 1: Fonctionnement des écosystèmes et interaction avec les sociétés humaines. Le fonctionnement des écosystèmes naturels est affecté par l'action de l'homme. L'homme impacte la diversité des écosystèmes de façon directe mais aussi indirecte en agissant sur les facteurs environnementaux qui la détermine. Par exemple, l'homme affecte l'environnement par les changements climatiques, la pollution ou les changements physiques des habitats. Il peut également affecter l'environnement biotique (la diversité biologique), que ce soit par l'introduction de nouvelles espèces ou le prélèvement sélectif de certaines espèces (par exemple pêche commerciale). Le fonctionnement de l'écosystème comprend toute une gamme de services dont l'Homme bénéficie.

Ces deux approches complémentaires se sont opposées dans la littérature à la fin des années 90 pour expliquer la relation entre la biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. L'écologie des écosystèmes, centrée sur les flux et les facteurs environnementaux, a étudié comment la productivité potentielle (i.e. fertilité) propre à un écosystème influençait sa diversité. Par contre, l'écologie des communautés, centrée sur les espèces, s'est intéressée plutôt à l'impact de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes, notamment sur leur productivité (figure 1). C'est maintenant une vision synthétique qui domine ses discipli-

nes, considérant que l'environnement physique détermine un "espace des possibles" et que la diversité y réalise un niveau de fonctionnement particulier.

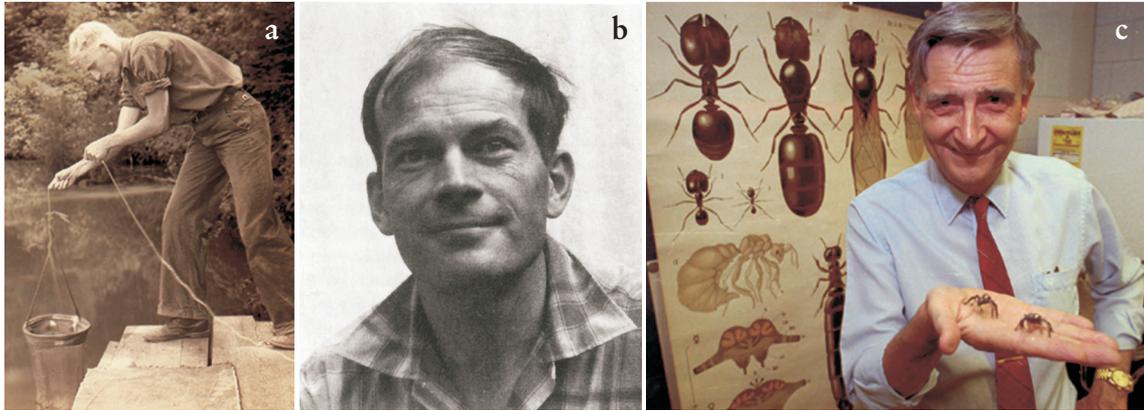


Figure 2: Chercheurs fondateurs en écologie. a) Eugène P. Odum (1930-2002) fut l'un des pionniers de l'écologie des écosystèmes. b) Robert H. MacArthur (1930-1972) fut l'un des pionniers de l'écologie des communautés. c) Edward O. Wilson (1920-) travaille sur la diversité dans les écosystèmes et est à l'origine du terme "biodiversité".

Néanmoins, il manque encore à cette synthèse une véritable intégration des deux disciplines. Par exemple, les chercheurs commencent à comprendre l'émergence d'une boucle de rétroaction entre le fonctionnement des écosystèmes et la diversité biologique. Ils développent également une vision plus globale de la complexité des communautés écologiques (relation trophique, facilitation, complexité), en tenant compte des différentes échelles spatiales et temporelles d'organisation de la diversité. Les plus originaux poussent l'analyse jusqu'à intégrer l'évolution des organismes dans leur travail. Ces points requièrent une vision intégrée des écosystèmes associant flux de matière, d'énergie et interactions biotiques au sein des communautés. Cet objectif est maintenant le nouvel agenda de recherche pour notre communauté scientifique et nous présentons dans cet article quelques éléments de synthèse à l'interface des disciplines de l'écologie des écosystèmes et des communautés.

Concepts fondamentaux pour une théorie du fonctionnement de la biodiversité

Avant d'aborder dans le détail la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes, nous présenterons très brièvement quelques concepts fondamentaux pour comprendre la biodiversité et son fonctionnement.

Cette brève introduction permettra de présenter sommairement les grandes questions qui animent les écologues: qu'est-ce que la biodiversité? Comment expliquer l'incroyable biodiversité trouvée sur terre? Comment est-ce que circulent et sont échangés matière et énergie au sein d'un écosystème?

Les écologues se questionnent couramment sur l'existence de lois fondamentales régissant la biodiversité comme celles que l'on retrouve dans d'autres disciplines. Existe-t-il en écologie des principes immuables, analogues par exemple à la loi des gaz en physique? La complexité du monde vivant nous rend définitivement la tâche très ardue mais certains éléments de réponse sont maintenant disponibles. Ces éléments nous permettent de mieux comprendre la répartition de la biodiversité et son fonctionnement.

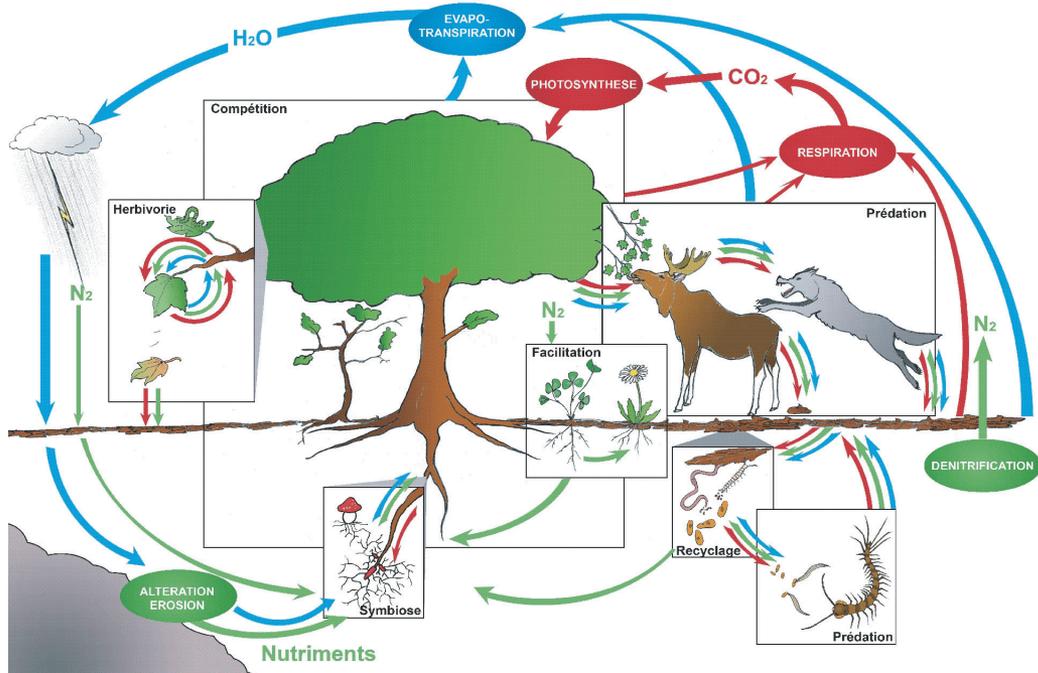


Figure 3: Représentation schématique des interactions et flux dans les écosystèmes. Les écosystèmes abritent des communautés d'espèces qui interagissent entre elles de différentes façons. On représente ici les principaux types d'interactions directes soit négatives (prédation, herbivorie), soit positives (symbiose), ou indirectes, soit négatives (compétition), soit positives (facilitation). Les écologues des communautés se sont en particulier intéressés à la dynamique de ces interactions (boîtes). Les écologues des écosystèmes se sont en revanche intéressés à la dynamique des flux (flèches entre les boîtes) en particulier hydrique (bleu), de carbone (rouge) et de nutriments en général (vert) notamment d'azote. Ces flux traversent les communautés et forment des cycles. Les communautés constituent donc un nœud de couplage des différents cycles biogéochimiques.

La biodiversité est structurée et hiérarchique

On doit à Thomas Lovejoy en 1980 le terme diversité biologique, et finalement à Edward O. Wilson (souvent perçu comme l'ambassadeur scientifique de la biodiversité, voir figure 2) le terme biodiversité dans une publication scientifique en 1988. On définit trois grands niveaux à la diversité du vivant: génétique, spécifique et des écosystèmes. Le premier se réfère à la variabilité du patrimoine génétique au sein d'une même espèce. Ainsi, deux jaguars n'ont pas les mêmes tâches, tout comme deux plantes de la même espèce n'auront pas la même tolérance à un contaminant. Cette diversité génétique diffère de la diversité phénotypique, causée par la plasticité des individus d'une espèce dans un environnement variable.

La diversité spécifique (ou taxonomique), se réfère au nombre d'espèces proprement dit. Depuis quelques années, les écologues ont raffiné le concept en introduisant les notions de diversité fonctionnelle (des fonctions écologiques réalisées par les espèces) et phylogénétique (diversité des histoires évolutives). Finalement, on trouve la diversité des écosystèmes, parce que la biodiversité est aussi structurée dans l'espace.

La biodiversité est un descripteur très dynamique des écosystèmes, avec des événements d'extinctions, de colonisations et (à une autre échelle de temps) d'évolution. Les écosystèmes sont aussi de complexes assemblages d'espèces qui interagissent entre elles par la prédation, la compétition, la facilitation, etc. (figure 3). On décrit souvent cette complexité avec l'analogie d'un réseau (figure 4a): chaque espèce est un point (nœud) du réseau, et les liens de consommation entre les espèces sont les lignes qui unissent les nœuds. Très souvent on simplifie cette complexité en considérant des compartiments du réseau (figure 4b): les producteurs, les herbivores, les détritivores etc.. La diversité horizontale réfère à la diversité au sein d'un compartiment, la diversité verticale réfère à la diversité de compartiments (on réfère parfois au nombre de niveaux trophiques).

Les espèces interagissent pour acquérir leurs ressources

Pourquoi est-ce que la biodiversité varie systématiquement d'un endroit à l'autre, que ce soit entre deux profondeurs d'eau dans un lac, ou entre la forêt tropicale et la forêt boréale? Même si ce concept n'est pas nécessairement reconnu comme une loi, il s'agit définitivement d'un principe fondateur de l'écologie: la diversité à un endroit et

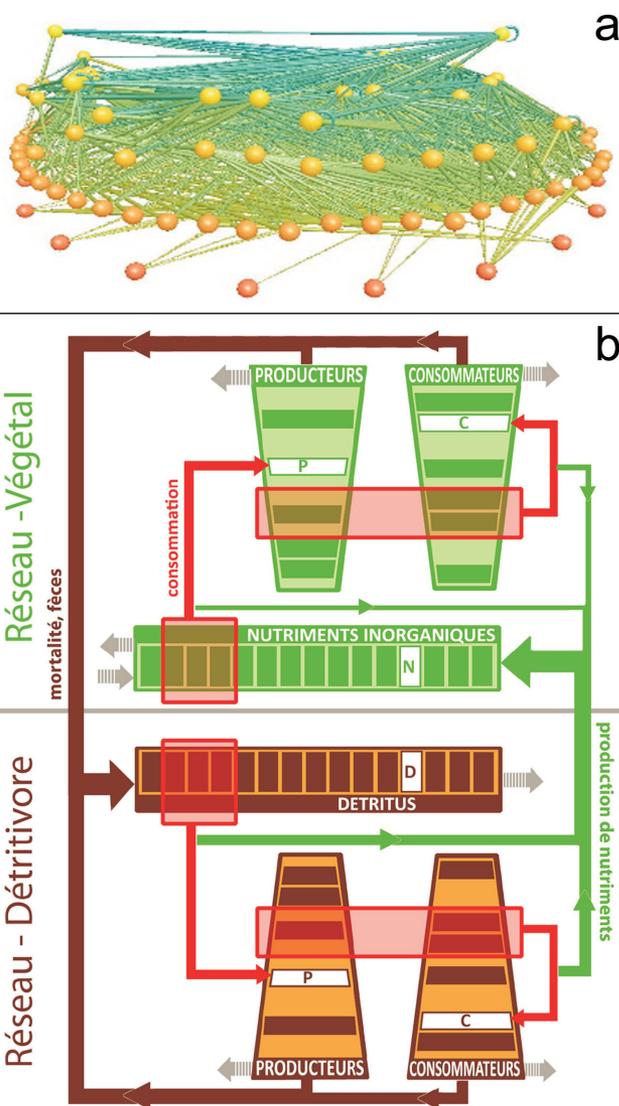
un moment donné est toujours plus petite que la diversité régionale (potentielle). Il doit donc exister des mécanismes qui réduisent la diversité locale. Évidemment, l'environnement est un premier filtre qui limite les espèces à des habitats particuliers (il n'y a pas de palmiers en toundra). Mais il y a aussi des interactions biotiques, i.-e. des interactions entre deux espèces, qui affectent la distribution. Parmi celles-ci, la compétition inter-spécifique et la prédation (figure 3) sont d'importantes interactions qui structurent les communautés. La compétition, entre autres, est un facteur biologique très important qui réduit la diversité horizontale.

Figure 4:

Illustration de la complexité et de la simplification des écosystèmes.

a) La figure en toile d'araignée illustre le réseau de consommation entre prédateurs et proies au sein d'un lac du Wisconsin (Little Rock lake). Les points représentent des espèces, les flèches qui les relient les interactions de prédation observées.

b) Modèle niche-recyclage: représentation simplifiée d'un écosystème utilisée dans la modélisation. On intègre le recyclage en couplant un réseau trophique basé sur les végétaux et un réseau détritivore. Les compartiments représentent soit les ressources primaires des réseaux (nutriments inorganiques N ou détritus D), divisés en différentes classes, soit les groupes fonctionnels d'espèces (producteurs P ou consommateurs C). Les flèches représentent les flux de nutriments entre les différents compartiments. Les différents organismes meurent et produisent des déchets qui alimentent les détritus (flèches marron). Elles produisent aussi des nutriments inorganiques (flèches vertes). L'écosystème échange aussi avec l'extérieur (flèches grises) quand par exemple des organismes migrent ou des nutriments sont lessivés.



Si ces facteurs contribuent à diminuer la biodiversité, il faut en revanche des mécanismes pour la maintenir. Certains écosystèmes comme les forêts tropicales ou les récifs coraliens sont extrêmement diversifiés. Depuis longtemps, un grand défi des écologues des communautés est de comprendre les mécanismes qui maintiennent la biodiversité. Le maintien de la diversité implique des mécanismes de coexistence. À l'avant-plan de ces mécanismes se trouve la théorie de la niche écologique. Les espèces coexistent entre elles parce que l'environnement est hétérogène et que les espèces se partagent cette hétérogénéité en se spécialisant (complémentarité). Il s'agit de l'essence même de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle de Darwin: la biodiversité émerge de l'adaptation des espèces à des environnements très spécifiques, qu'ils soit abiotiques ou biotiques. Il s'en suit une prédiction simple: plus un environnement est hétérogène, plus il devrait supporter d'espèces.

L'utilisation des ressources est inefficace

Les interactions entre les organismes peuvent également limiter la diversité verticale. Il est rare de trouver des chaînes alimentaires constituées de plus de quatre à cinq niveaux trophiques. Le plus souvent, on trouve une chaîne constituée de producteurs, herbivores et carnivores. Alors, qu'est-ce qui limite la diversité verticale? L'hypothèse dominante est que la consommation de la ressource est un processus fondamentalement inefficace. À chaque fois qu'un prédateur consomme une proie, ce n'est qu'une fraction de cette énergie qui est convertie en croissance et reproduction. Le reste est dédié au maintien du métabolisme et à l'effort de prédation. Au fur et à mesure que l'on progresse dans la chaîne alimentaire il y a de moins en moins d'énergie disponible pour le niveau suivant. Et comme souvent les organismes sont de plus en plus gros au passage d'un niveau à l'autre, les besoins sont de plus en plus élevés. Par conséquent, le transfert inefficace de la ressource tend à limiter la diversité verticale des écosystèmes. Cette hypothèse prédit donc que la diversité verticale devrait augmenter avec la productivité (fertilité) du milieu.

Rien ne se perd, rien ne se crée

Les concepts qui ont été présentés jusqu'à présent se rapportent essentiellement à la discipline de l'écologie des

communautés. Le principe fondateur de l'écologie des écosystèmes emprunte au chimiste Lavoisier "rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme". En d'autres mots, une fois l'équilibre d'un écosystème atteint, ce qui en sort doit être égal à ce qui y entre. Entre les deux, une molécule peut subir de nombreuses transformations et être recyclée de nombreuses fois. Ce principe est à la base du cycle des éléments nutritifs (figure 3).

Les travaux fondateurs en écologie des écosystèmes utilisèrent le principe de balance des masses sur des bassins versants (figure 5) pour faire des budgets des principaux éléments nutritifs. On pouvait y mesurer facilement la quantité de nutriments qui entre dans l'écosystème par déposition atmosphérique, fixation biologique et altération des roches, et ce qui en sort par ruissellement. Ces mesures permettent entre autres de quantifier le fonctionnement de l'écosystème avec le taux de renouvellement des nutriments, la fraction de productivité primaire qui repose sur le recyclage, la fraction des nutriments contenue dans la biomasse vivante, morte et sous forme inorganique etc. Les écologues des écosystèmes ont trouvé entre autres choses, que le fonctionnement des écosystèmes (mesuré par exemple par la vitesse à laquelle un élément comme l'azote est renouvelé) dépend largement du type d'écosystème présent. Par exemple, la litière s'accumule et se recycle très lentement dans les sols froids et humides que l'on trouve sous les conifères, prenant plusieurs dizaines d'années avant d'être minéralisée, alors qu'elle est recyclée très rapidement dans une prairie d'herbacées.

Diversité et le fonctionnement des écosystèmes: mécanismes et expériences

Les écologues des communautés se sont donc intéressés aux facteurs biotiques et abiotiques qui affectent la biodiversité, alors que les écologues des écosystèmes se sont intéressés aux flux de matière dans l'écosystème. De ces travaux, on sait que l'environnement et les interactions biotiques affectent la biodiversité potentielle d'un endroit, et que la composition de la communauté affecte son fonctionnement. Devant le constat d'une dégradation de la biodiversité sous l'action de l'homme, les écologues se sont questionnés sur les conséquences de ce phénomène sur le fonctionnement des écosystèmes.

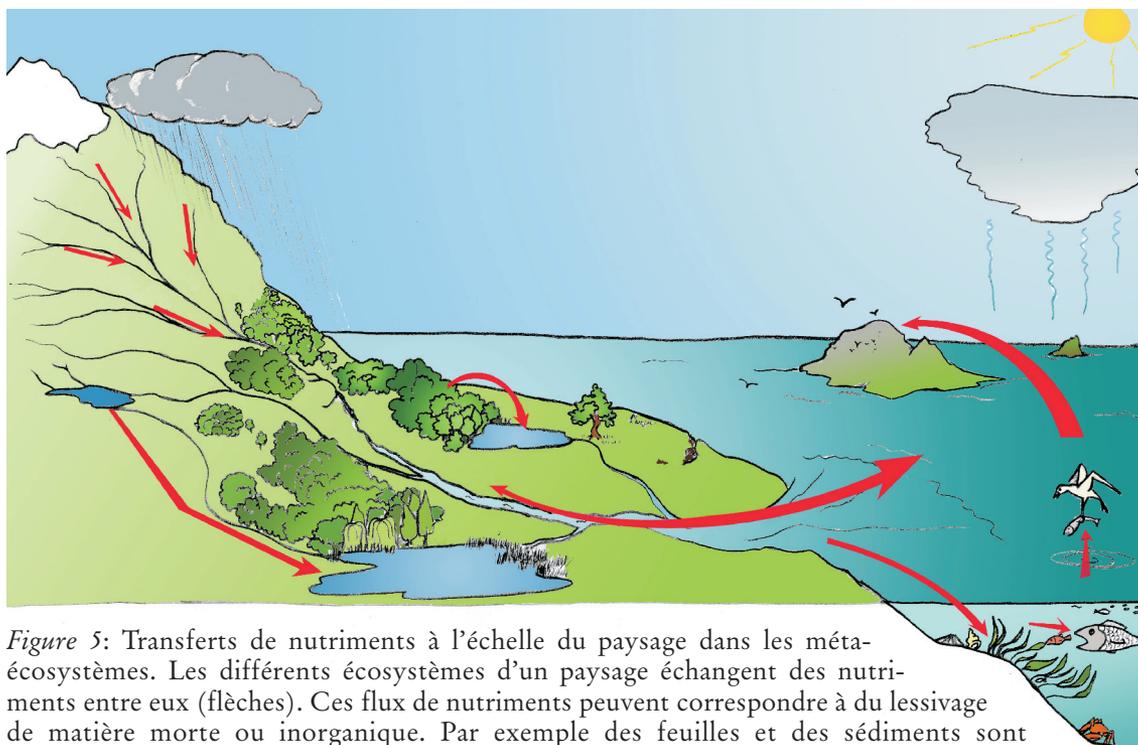


Figure 5: Transferts de nutriments à l'échelle du paysage dans les méta-écosystèmes. Les différents écosystèmes d'un paysage échangent des nutriments entre eux (flèches). Ces flux de nutriments peuvent correspondre à du lessivage de matière morte ou inorganique. Par exemple des feuilles et des sédiments sont transportés par les rivières d'un bassin versant vers l'océan. A cette échelle, c'est le cycle hydrique, déterminé notamment par l'évaporation, le vent et la topographie, qui intervient comme force principale de transport. Les flux de nutriments peuvent aussi correspondre à des migrations ou transports par des organismes. Par exemple le guano d'oiseaux qui pêchent des poissons en mer enrichit l'écosystème-île où ils nichent avec des nutriments venant de l'écosystème marin.

Mécanismes sous-jacents d'une relation entre la diversité et le fonctionnement

Des modèles théoriques ont d'abord été utilisés pour démontrer que trois mécanismes différents peuvent générer une relation positive entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. *L'effet d'échantillonnage* est purement "statistique" et considère que les assemblages riches en espèces sont plus productifs simplement parce qu'ils ont plus de chances d'abriter une espèce très productive. *La complémentarité* des niches se traduit par une complémentarité des traits écologiques présents au sein de la communauté. Dans ce cas, en augmentant la diversité on augmente le nombre de fonctions réalisées par les espèces (ou niches écologiques utilisées) au sein de l'écosystème. Enfin, *la facilitation*, définie comme une interaction positive entre deux espèces, a été moins étudiée, mais est de plus en plus reconnue comme un facteur important pouvant expliquer une relation positive entre diversité et fonctionnement (figure 6).

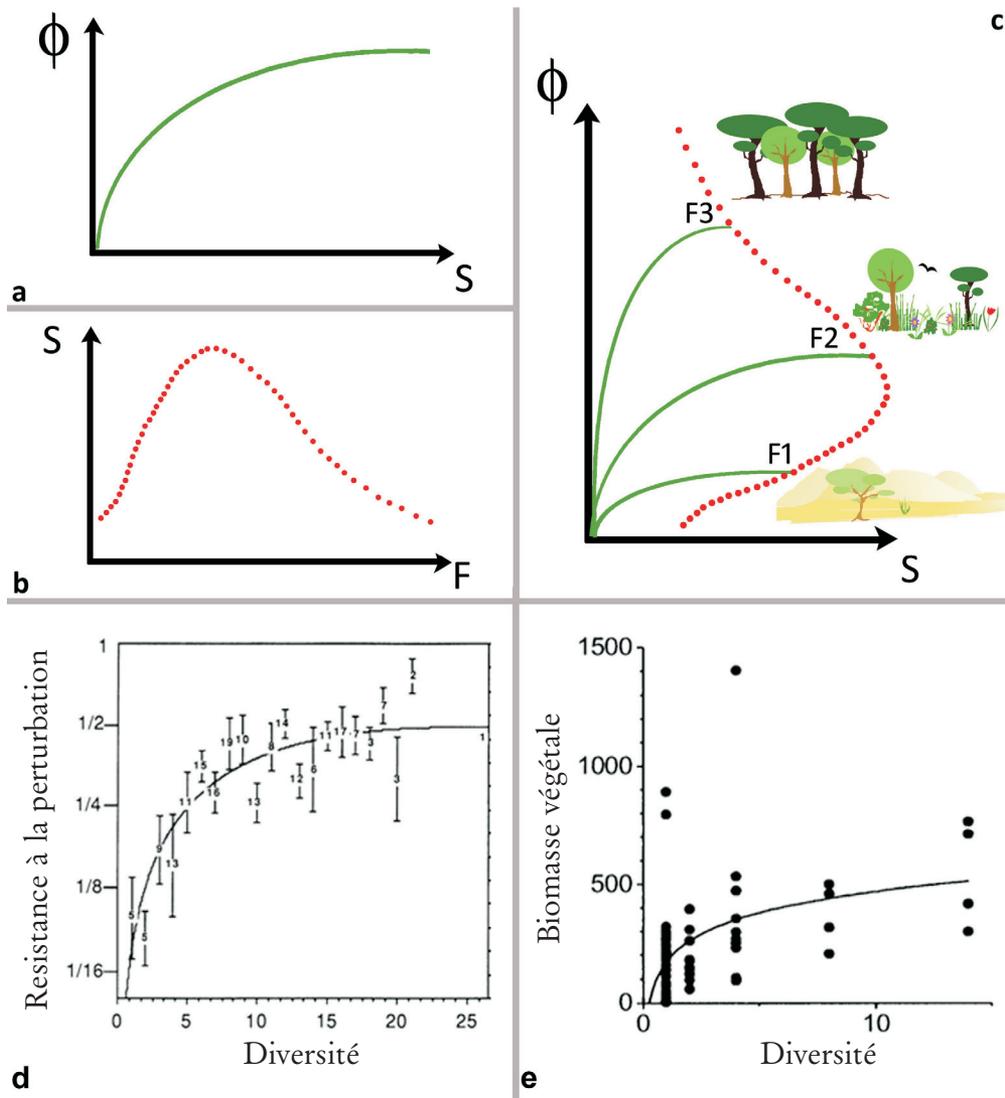


Figure 6: Relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. a) Les écologues des communautés ont trouvé que la productivité ϕ des écosystèmes croît en fonction de la diversité S : plus de ressources sont utilisées (complémentarité de niche) et on a plus de chance d'y trouver une espèce très productive (effet de sélection); b) Les écologues des écosystèmes ont trouvé que la relation entre la diversité spécifique S et la fertilité F prend la forme d'une cloche, avec une diversité maximale à une fertilité intermédiaire; c) la combinaison de a) et b) explique la relation entre productivité ϕ et diversité S ; d) résultats empiriques démontrant une relation positive entre la diversité et la stabilité de la production de biomasse après une perturbation. Ces résultats proviennent d'une expérience où l'on compare la résistance à une perturbation (sécheresse) de parcelles présentant différents niveaux de diversité; e) résultats empiriques démontrant une relation positive entre la diversité et la productivité. Les résultats proviennent de l'expérience Biodepth (pour le site du Portugal) qui a manipulé expérimentalement la diversité des plantes dans des prairies situées sur plusieurs sites dans toute l'Europe. Ces résultats vérifient la relation croissante diversité-fonctionnement prédite en a) à partir de modèles théoriques.

¹ BIODDEPTH est l'acronyme de *Biodiversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous Ecosystems* (*Biodiversité et Processus Écologiques dans les Écosystèmes Herbacées Terrestres*).

La plupart des nombreuses expériences qui ont testé cette hypothèse ont utilisé des communautés végétales, surtout pour des raisons pratiques. Deux d'entre elles ont particulièrement marqué la communauté scientifique: celle menée à Cedar Creek au Minnesota et l'expérience pan-européenne BIODDEPTH¹. Ces expériences ont montré un effet positif de la diversité sur l'accumulation de biomasse dans les communautés ainsi que sur leur stabilité (figure 6e). Après deux décennies de travail sur la question, la vaste quantité d'expériences réalisées a permis aux chercheurs d'effectuer une analyse globale (méta analyse), confirmant un effet généralement positif de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes.

Plus récemment les bactéries ont été utilisées pour construire des expériences plus ambitieuses avec des plans expérimentaux complexes. On a par exemple trouvé une relation positive entre la productivité au sein de plus de 1300 assemblages de bactéries et la diversité des assemblages de 1 à 72 espèces. Une expérience avec des microcosmes a aussi démontré qu'une relation positive entre diversité et productivité réalisée dans des environnements complexes peut émerger par évolution. Ces deux expériences soulignent la robustesse de ce patron face à la complexité des assemblages et à leur histoire évolutive.

Il a aussi été clairement établi que ce n'est pas la richesse en espèces elle-même qui compte, mais plutôt la diversité des traits fonctionnels présents dans les assemblages d'espèces, voire même la diversité de l'histoire évolutive. La complexité de l'organisation de la diversité au sein des communautés en réseaux d'interactions (trophiques) a aussi été prise en compte. Ce sujet sera l'objet de la section suivante.

Diversité et variabilité temporelle

Les écologues se sont aussi demandé si la diversité influence la stabilité des communautés. Les études théoriques montrent que la biodiversité joue le rôle d'une "assurance" face aux variations environnementales si les espèces sont complémentaires dans le temps ou dans l'espace. Ces résultats sont fondamentaux car ils soulignent un effet de la biodiversité qui ne pouvait pas être détecté dans les approches classiques qui se plaçaient à un endroit et un moment donnés. Dans ce contexte, des changements de l'hétérogénéité de l'environnement (fragmentation, destruction des habitats) peuvent avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement des écosystèmes.

Au contraire des expériences en environnement constant, peu d'études ont essayé de mesurer la relation

entre la diversité biologique et la stabilité des processus écosystémiques dans un environnement variable. Néanmoins, des données sont disponibles pour les communautés végétales, avec notamment les expériences effectuées sur les prairies dans le Minnesota. Dans cette expérience, des communautés végétales ont été soumises à un fort stress environnemental (sécheresse) et les communautés les plus diverses semblent avoir le mieux résisté (figure 6d). Cette expérience suggère un fort effet tampon de la diversité face aux variations environnementales.

Effet de la diversité sur le fonctionnement et vice versa

Les écologues ont maintenant accumulé presque deux décennies de mesures empiriques et expérimentales reliant la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les résultats de ces approches ont parfois été différents suivant qu'ils étaient analysés avec la perspective de l'écologie des écosystèmes ou des communautés. Alors que les approches expérimentales ont pour la plupart trouvé les conditions d'une relation positive entre diversité et fonctionnement des écosystèmes, le patron observé dans la nature est plutôt celui d'une courbe en cloche entre la diversité et la productivité (figure 6b).

En fait, à l'échelle locale, on trouve souvent une relation croissante entre la diversité et la productivité. Par contre, les variations de fertilité (échelle régionale) influent sur le niveau de productivité réalisée et la diversité maximale. En milieu pauvre on aura peu de biomasse produite et peu de types fonctionnels différents à causes de contraintes fortes. En milieu riche la structure de la ressource et de l'habitat sont souvent plus homogènes, ce qui limite le nombre de niches et accentue la compétition entre les espèces. Par contre, aux fertilités intermédiaires la diversité est maximale car l'environnement offre une ressource abondante et hétérogène. Au final, on retrouve une relation unimodale entre la productivité et la diversité potentielle, mais qui sera modulée par la diversité réalisée (figure 6c).

Interactions trophiques et fonctionnement de l'écosystème

Les réseaux trophiques

Un problème avec les expériences de diversité dans les prairies est qu'elles négligent les interactions de consommation (prédation et parasitisme). Mais les écosystèmes sont souvent décrits comme des réseaux très complexes, hautement organisés et à haute diversité trophique (figure 4a).

De façon générale ce système peut être simplifié en trois ou quatre compartiments correspondants à chacun des niveaux trophiques. On trouve aussi des situations plus complexes, incluant l'omnivorie où une espèce se nourrit sur plusieurs niveaux trophiques, le cannibalisme, ou des changements de régime alimentaire au cours du développement de l'organisme: une espèce de poisson peut être une proie de zooplancton au stade larvaire et un prédateur de ce même zooplancton une fois la maturité atteinte.

Pour mieux comprendre cette organisation, les écologues ont développé une série de statistiques décrivant les réseaux trophiques: nombre d'espèces par niveau trophique, nombre de liens, proportion des liens réalisés sur l'ensemble des liens possibles, le niveau trophique moyen, le niveau trophique maximal, la variabilité des diètes etc. À l'aide de ces statistiques, les chercheurs ont découvert qu'il existe des propriétés caractéristiques de ce type de réseau. Ils sont cependant toujours partagés sur les règles qui permettent l'émergence de ces structures hautement organisées, présentes que l'on soit en Arctique, dans un lac d'une plaine américaine ou en forêt tropicale africaine.

Le rôle de la diversité dans les réseaux sur la productivité primaire

Si le rôle de la diversité horizontale sur le fonctionnement des écosystèmes est relativement simple à prédire (figure 6a), il en va tout autrement du rôle de la diversité au sein de plusieurs niveaux trophiques (verticale). Un point de départ pour comprendre les interactions entre un prédateur et sa proie est ce que les écologues appellent l'effet "top-down". Cette expression réfère au contrôle de l'abondance d'une proie par son prédateur. Dans les réseaux trophiques plus diversifiés, l'effet top-down entraîne une cascade d'effets trophiques. Si un herbivore va réduire la biomasse de plantes dans un écosystème, il sera lui-même contraint par la présence d'un carnivore. Cette cascade se répercutera du prédateur jusqu'au bas de la chaîne, de sorte que le carnivore libérera la plante de son herbivore et par conséquent augmente son abondance.

Tôt dans les années 60 on a proposé la cascade trophique pour expliquer pourquoi le monde est vert: la "green world hypothesis" propose que l'abondance des végétaux sur terre est rendue possible par l'existence de consommateurs supérieurs qui réduisent l'abondance des

herbivores. Sans l'existence de ces consommateurs, les herbivores domineraient et la productivité primaire serait considérablement réduite. Dans certains cas également, la présence des consommateurs supérieurs peut accélérer le recyclage des nutriments et par conséquent la productivité primaire (figure 7). Ainsi, la structure et la diversité du réseau trophique aurait un effet majeur sur la productivité primaire des écosystèmes. Sachant que les grands prédateurs sont souvent les organismes les plus exploités et les plus sensibles aux activités humaines, on comprend bien les conséquences que cela peut entraîner sur le fonctionnement des écosystèmes.

Maintenant, si on est en mesure de dire que la diversité horizontale et la diversité verticale ont un effet sur la productivité primaire, est-ce que l'on est en mesure de prédire comment ces deux composantes de la diversité interagissent entre elles? Un certain nombre d'hypothèses ont été proposées pour expliquer comment la diversité à un niveau influence la dynamique trophique du niveau supérieur. D'abord, la variabilité de la qualité des proies peut influencer sur la performance des prédateurs. Avec l'augmentation de la diversité des proies, il y a plus de chances de trouver une proie qui soit très résistante au prédateur, et par conséquent qui réduira la performance de ce dernier. Ensuite, il y a l'hypothèse de dilution. Avec l'augmentation de la diversité des proies, les prédateurs spécialisés perdent leur efficacité à trouver et attaquer leurs proies, de sorte que leur efficacité s'en trouve diminuée. Finalement, à l'opposé de la première hypothèse, il est possible que l'augmentation de la diversité des proies permette une diète plus équilibrée des prédateurs et donc une performance accrue. Alors que les deux premières hypothèses prédisent une diminution de l'effet top-down avec la diversité, la troisième hypothèse prédit un effet accru avec l'augmentation de la diversité des proies.

Quand à l'effet de la diversité de l'ensemble du réseau trophique sur le fonctionnement, on pense que dans les réseaux plus complexes, les cascades trophiques seraient plus faibles. Dans les systèmes diversifiés, l'effet top-down serait dilué en raison d'une répartition des interactions fortes sur une diversité plus élevée d'espèces. L'omnivorie court-circuiterait aussi cet effet. En définitive l'effet de la diversité sur la productivité primaire semble contextuel. Il dépend profondément de la nature des interactions trophiques au sein du réseau.

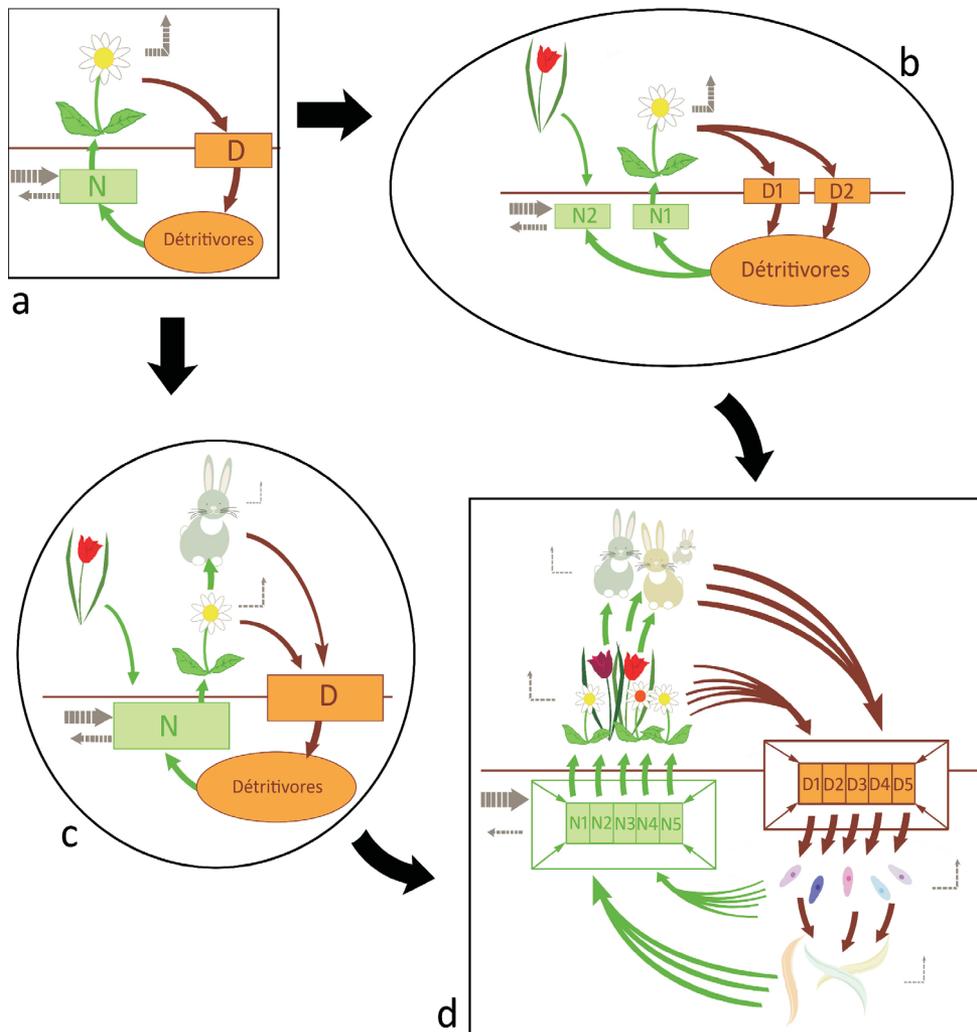


Figure 7: Effets de facilitation indirects dans les écosystèmes permettant une rétroaction positive entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les symboles décrivent les variables suivantes: *D*: débris; *N*: nutriments inorganiques. Les flèches représentent les flux de matière; celles hachurées représentent les échanges avec l'extérieur (entrées et sorties). a) Le système de base: Une plante puise dans *N* pour sa croissance, produit des débris *D*, recyclés en nutriments par les détritivores. Une partie est lessivée hors du système; b) Facilitation due à l'hétérogénéité de la ressource. Lorsqu'une plante spécialisée sur une ressource retourne des débris, ceux-ci sont recyclés par les détritivores et retournés aux plantes sous différentes formes. Ce recyclage peut aider une plante spécialisée sur ces autres formes de ressource. c) Facilitation par la réduction du lessivage: si un herbivore consomme la plante pour sa propre croissance et a un taux de lessivage suffisamment faible, il réduit le lessivage des nutriments hors du système. Par conséquent, plus de matière organique sera recyclée et la fertilité s'en trouve améliorée. d) Cas d'un écosystème complexe: quand la diversité augmente, la ressource est plus intensément prélevée et son lessivage diminue. Bien que le lessivage total ne change pas, plus de nutriments se trouvent dans la biomasse. Les mécanismes de facilitation agissant de même dans le réseau détritivore (les apports de débris sont variés), l'ensemble de l'écosystème se trouve animé d'une rétroaction positive entre la diversité et le fonctionnement.

La complexité des réseaux et la stabilité

Depuis une trentaine d'années, les écologues ont essayé de comprendre si les écosystèmes plus diversifiés et plus complexes étaient plus stables. L'idée de base remonte aux années 50 avec entre autres, R. H. MacArthur qui croyait que la diversité des liens permettait une répartition plus diffuse de l'énergie au sein du réseau trophique, lui conférant une meilleure résistance aux perturbations.

Cette idée fut dominante jusqu'au début des années 70, où le britannique R. M. May, formé en physique théorique réalisa un travail très innovateur sur la stabilité des réseaux très complexes. Il prédit alors que la stabilité des réseaux trophiques croît proportionnellement à $1/\sqrt{sC}$, où s est la diversité du réseau et C sa complexité. Pour certains, cette formule très élégante rappellera des formules fondamentales en physique. En quelques mots, cette hypothèse prédit qu'il est de plus en plus difficile de trouver un système stable au fur et à mesure que s'élèvent sa diversité et sa complexité.

Évidemment, ce travail a porté un dur coup aux écologues sensibles à la conservation de la biodiversité. Il s'en suivit alors une vague d'études théoriques et empiriques qui mirent à l'épreuve cette théorie. Dans l'ensemble, après 30 ans de recherche, il n'y a toujours pas de consensus sur cette relation. Pourtant, on sait maintenant que les propriétés particulières des réseaux trophiques contribuent au maintien de leur stabilité, notamment la diversité des types de liens de consommation qui les animent.

Dans le modèle de May, on considérait que tous les liens étaient de la même intensité, autrement dit qu'il n'y avait pas de sélection ni de préférences alimentaires. Dans la réalité, on sait que des liens faibles, c'est-à-dire des "liens de secours", permettent de stabiliser le système. Si les espèces ont généralement une proie qu'elles vont exploiter préférentiellement, elles ont généralement des proies alternatives qui sont consommées lorsque leur proie préférée se fait rare. Conformément à cette hypothèse, on trouve que les réseaux sont souvent dominés par des systèmes avec une majorité de liens faibles et quelques liens forts. Néanmoins, il n'existe pas de relation universelle entre la diversité, la complexité et la stabilité des écosystèmes. La théorie est toujours vigoureusement débattue.

Perspectives et nouvelles directions

Les changements d'états abrupts

Un aspect du fonctionnement des écosystèmes lié à la complexité des réseaux trophiques est l'existence des états stables alternatifs. Les écosystèmes ont tous une certaine stabilité, après une perturbation de l'une de leurs composantes, par exemple après le prélèvement d'une espèce, ils reviennent à leur équilibre. Sans cela les écosystèmes ne pourraient pas soutenir les multiples perturbations d'un environnement qui fluctue constamment (feux, migrations etc.). Néanmoins, certains écosystèmes sont moins stables que d'autres, et après une perturbation ils peuvent changer abruptement. C'est ce que l'on appelle les états stables alternatifs.

Un bon exemple, bien documenté, est le cas des lacs peu profonds. Il est bien connu qu'avec l'action de l'homme, de nombreux lacs sont sujets à une charge accrue de nutriments, ce qui entraîne souvent la prolifération d'algues. Ce phénomène peut changer complètement le fonctionnement d'un lac. Il passe alors d'un état clair à un état trouble, autrefois dominé par les plantes aquatiques et bien oxygéné, alors dominé par les algues et anoxique. Ce phénomène s'appelle l'eutrophisation.

On pourrait croire qu'en réduisant la charge de nutriments qui lui parvient, un lac eutrophe pourra retrouver son état originel, mais ce n'est pas le cas. L'état eutrophe est un état stable alternatif. Ce phénomène serait attribuable notamment à la disparition des plantes qui servent de refuge aux herbivores, qui normalement devraient contrôler l'abondance des algues. Il y a une forte cascade trophique dans les lacs sans plantes: les poissons ne nourrissent des herbivores, qui eux se nourrissent des algues. Avec la disparition de ces refuges, les poissons limitent l'abondance des herbivores, et maintiennent l'état eutrophe même si la charge en nutriments est faible. Cet exemple illustre bien l'effet de la diversité trophique sur la stabilité et le fonctionnement des écosystèmes. D'autres exemples d'états stables alternatifs contrôlés par la diversité biologique existent: prairies arborées, déserts, récifs coralliens etc...

Le rôle de l'espace

Jusqu'à présent, nous avons considéré les écosystèmes comme s'ils étaient tous isolés les uns des autres, sans jamais se préoccuper des flux entre les écosystèmes.

Il s'agit d'une toute autre dimension de l'écologie (celle des métaécosystèmes), dans laquelle on voit émerger des phénomènes complexes.

Les écosystèmes ne sont jamais totalement isolés dans l'espace (figure 5). Les différents cycles des nutriments comprennent souvent des vecteurs biologiques entre les écosystèmes. Par exemple, les îles dans un océan reçoivent des débris en provenance du milieu marin avec les algues qui se sont détachées, carcasses d'animaux échoués, nutriments apportés par les oiseaux qui se nourrissent en mer, mais nichent sur les îles. Ces différents dépôts d'énergie et de matière peuvent contribuer considérablement à la productivité primaire de ces îles. De même, les saumons qui frayent dans les rivières et ruisseaux contribuent à la productivité des forêts avoisinantes lorsqu'ils sont attaqués et transportés par des prédateurs terrestres comme les ours. Les mouches qui se développent en milieu lacustre et ensuite vont se reproduire sur terre contribuent également au cycle des nutriments en forêt. Finalement, une large part du carbone disponible pour la biomasse microbienne des lacs provient du lessivage des sols de forêts environnantes. Comme les écosystèmes sont connectés dans l'espace par différents flux d'énergie et de matière, l'état de chacun de ces écosystèmes influencera son voisin. Ainsi deux écosystèmes très contrastés peuvent interagir entre eux. Par exemple, on imagine facilement que la récolte des arbres d'une forêt influencera la composition des eaux de ruissellement, et donc le fonctionnement d'un lac voisin. Et nécessairement, comme la diversité d'un écosystème a un effet sur son fonctionnement, ceci aura des répercussions sur l'écosystème voisin.

Exemple de l'action de l'homme au sein d'écosystèmes diversifiés: le cas des pêches

On trouve dans la littérature de très nombreux exemples d'écosystèmes qui, à la suite de l'action de l'homme, ont un fonctionnement largement diminué. Le cas le plus patent pour illustrer l'impact des pertes de biodiversité sur les services des écosystèmes rendus aux humains, celui qui est certainement le plus documenté et aussi celui qui nous affecte le plus, est l'état des stocks de poissons commerciaux à travers le monde. En 2003, on concluait que la surpêche industrielle avait déjà conduit à une réduction de 90% des grands prédateurs. Un article très controversé publié en 2006 dans *Science* fit suite à cette première étude, où on prédit même qu'il n'y aura plus de poissons en 2048!

Cette dernière étude démontre que la réduction de cette biodiversité dans les océans a eu un impact très négatif sur différents services rendus par les écosystèmes marins comme la quantité de pêcheries et le maintien de la qualité de l'eau. Ces écosystèmes devenus moins diversifiés (en espèces et habitats) étaient également plus susceptibles d'effondrement et de fortes fluctuations. Essentiellement, cette étude et de nombreuses autres sur les pêches ont démontré que non seulement le prélèvement d'une espèce a un effet négatif sur sa propre abondance, mais que cet effet se répercute sur l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème marin.

Emergence de phénomènes de rétroaction

En définitive les écologues ont élucidé d'une part comment l'environnement modulait la biodiversité (comme filtre de sélection adaptative et déterminant de la fertilité du milieu) et d'autre part comment la diversité modulait à son tour la biomasse produite en fonction de la fertilité. Il reste à comprendre comment la productivité réalisée affecte en retour la diversité potentielle.

Les premiers écologues des écosystèmes tels Odum et Margalef ont lancé dans les années 60 l'idée que des processus de rétroaction positive contribuent à l'organisation des écosystèmes. On croyait alors qu'au fur et à mesure qu'un écosystème se développe, qu'il se construit au gré de l'arrivée de nouvelles espèces, les conditions environnementales changent et seraient de plus en plus propices à l'arrivée de nouvelles espèces.

Cette idée d'auto-organisation est actuellement à l'avant-garde d'une nouvelle théorie intégrée du rôle de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans un écosystème, la productivité primaire dépend entre autres de l'efficacité du recyclage de la ressource. L'efficacité du recyclage se définit par deux variables: le taux de conversion des détritiques en ressource inorganique et le taux d'exportation de la ressource hors du système. On sait que la diversité verticale permet de diminuer le taux d'exportation de la ressource et donc d'augmenter la productivité globale du système. On sait également que la diversité horizontale permet d'augmenter le taux de conversion des détritiques. Par conséquent, on pose l'hypothèse qu'il y ait une rétroaction positive entre la diversité biologique (horizontale et verticale) et le fonctionnement de l'écosystème (voir figure 7).

Pour en savoir plus:

CHAPIN, F. S.; ZAVALA, E. S. *et al.* Conséquences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783):234-242, 2000.

COSTANZA, R.; DARGE, R. *et al.* The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630): 253-260, 1997.

HECTOR, A. & BAGCHI, R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448 (7150):188-191, 2007.

LOREAU, M. & NAEEM, S. *et al.* Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804-808, 2001.

McCANN, K. S. The diversity-stability debate. *Nature*, 405 (6783):228-233, 2000.

SCHEFFER, M. & CARPENTER, S. *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856):591-596, 2001.

Dominique Gravel est professeur en biologie à l'Université du Québec à Rimouski et titulaire de la chaire de recherche du Canada en Écologie des Écosystèmes Continentaux. Ses recherches comprennent l'écologie des communautés, des écosystèmes et des paysages. Au moyen de modèles mathématiques, de l'informatique et d'expériences sur le terrain, ses travaux posent les assises fondamentales pour prédire comment les écosystèmes s'organiseront à la suite des changements globaux.

dominique_gravel@uqar.qc.ca

Isabelle Gounand développe une thèse en Écologie à l'Institut des Sciences de l'Évolution, l'Université Montpellier 2, France.

isagounand@univ-montp2.fr

Nicolas Mouquet est chercheur CNRS en Écologie des Communautés à l'Institut des Sciences de l'Évolution à l'Université Montpellier 2, France. Son travail concerne les conditions de l'émergence et du maintien de la diversité biologique ainsi que les propriétés émergentes au niveau des écosystèmes. Ses modèles d'études sont les métacommunautés et des métaécosystèmes, la biogéographie évolutive et l'évolution expérimentale.

<http://nicolasmouquet.free.fr/>

Il y a de nombreuses années, la théorie Gaïa lancée par le britannique Lovelock alimentait la controverse. Selon cette hypothèse, la Terre serait analogue à un système physiologique dynamique qui maintient l'environnement de la planète sous des conditions favorables au développement de la vie. L'ensemble des organismes vivants seraient les composantes d'un vaste organisme, comme le sont les cellules d'un corps humain, assurant la régulation de l'environnement pour maximiser son fonctionnement.

Un exemple souvent cité est la stabilisation de la composition de l'atmosphère, qui contrôle à la fois le climat, la production primaire (dépendante du CO₂) et la production secondaire (dépendante de O₂). Cette théorie pêche sans doute par ses hypothèses trop fortes, les échelles probablement trop larges à laquelle elle a placé les boucles de rétroaction et de l'anthropocentrisme de sa notion centrale d'harmonie. Néanmoins, on peut considérer des effets de rétroaction à des échelles plus réalistes (écosystèmes ou méta-écosystèmes) en intégrant les mécanismes reliant diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes.

Dans le contexte actuel des changements globaux, l'influence de l'homme sur les cycles écologiques pourrait court-circuiter cette auto-régulation et faire basculer la dynamique d'un grand nombre d'écosystèmes vers des états moins stables et donc moins favorables à l'humanité. Cette idée fait actuellement son chemin, à l'aube d'une théorie intégrée à l'interface entre l'écologie des communautés et des écosystèmes.