



Développement et évolution des écosystèmes

Naturellement, un écosystème évolue si on se place à une échelle de temps historique (par exemple avec comme ordre de grandeur le siècle).

Cette évolution sera nommée **succession écologique** (terme créé en 1825) car c'est un **terme neutre**.

Concepts et définitions



Problématique générale

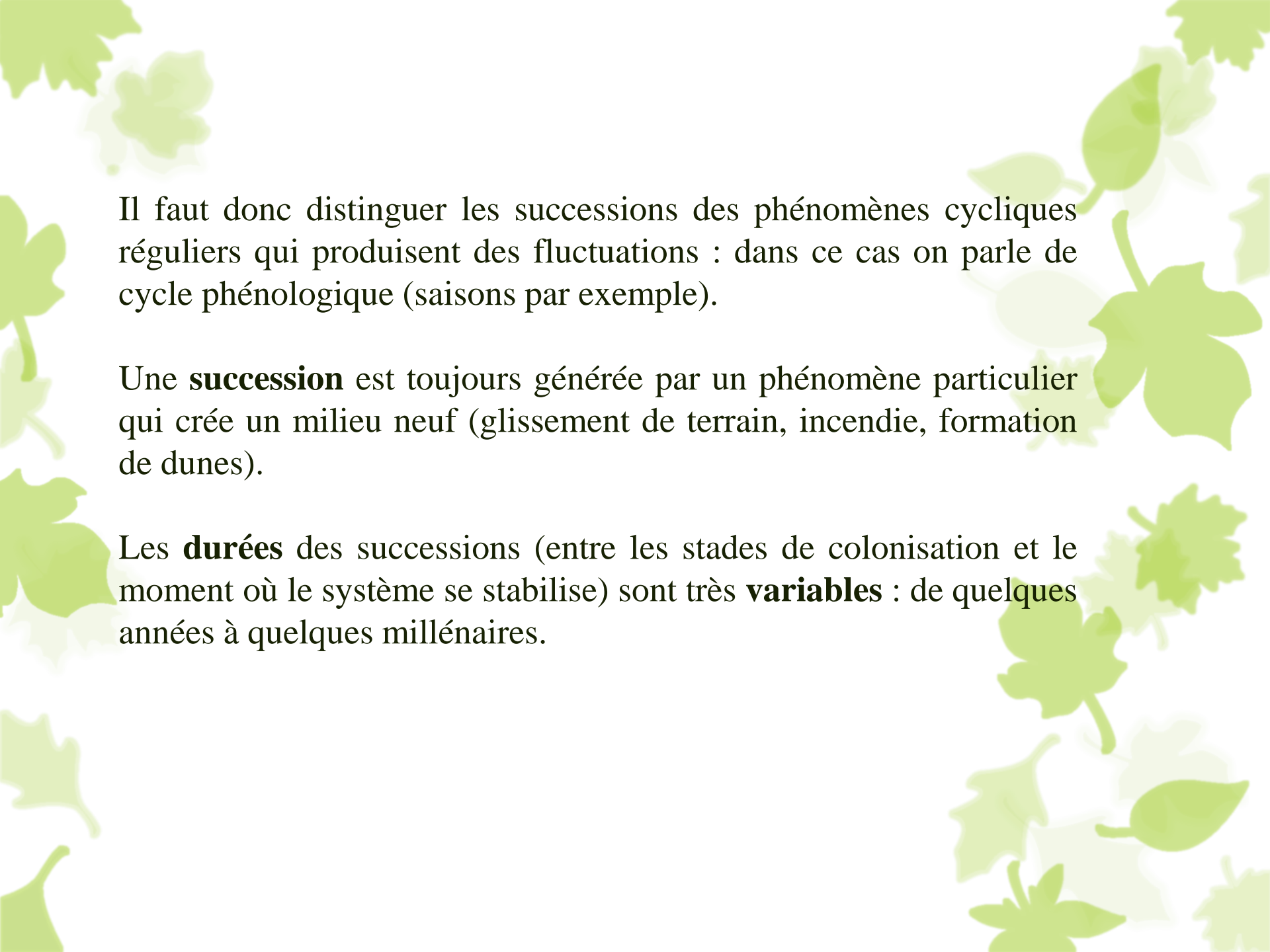
Les cycles de la matière et les flux d'énergie traversent sans interruption les écosystèmes.

A l'intérieur des biocénoses, les organismes meurent et naissent sans arrêt.

Ces processus sont donc à la base de **changements**.

Deux grands types de modifications au sein des écosystèmes :

- **les fluctuations** sont des changements quantitatifs et aléatoires : phénomènes saisonniers par exemple ;
- **les successions** sont des changements quantitatifs et qualitatifs avec une tendance claire.



Il faut donc distinguer les successions des phénomènes cycliques réguliers qui produisent des fluctuations : dans ce cas on parle de cycle phénologique (saisons par exemple).

Une **succession** est toujours générée par un phénomène particulier qui crée un milieu neuf (glissement de terrain, incendie, formation de dunes).

Les **durées** des successions (entre les stades de colonisation et le moment où le système se stabilise) sont très **variables** : de quelques années à quelques millénaires.



Succession primaire ou secondaire

Exemple d'une succession lors du retrait d'un glacier en Amérique du Nord.

Plusieurs phases peuvent être distinguées :

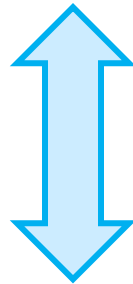
- a- le retrait du glacier ;
- b- sol dénudé après le retrait ;
- c- stade avec les mousses et les lichens ;
- d- peuplements d'Aulnes et de Peupliers sur les pentes ;
- e- arrivée des Epinettes dans la forêt d'aulne et de peupliers ;
- f- forêt d'Epinettes et de Pruches.

Ces stades peuvent être observés sur des photographies qui ont été prises à différents endroits, bien entendu, car les changements qu'elles représentent s'étalent en réalité sur 200 ans

Série ou Sère: la séquence complète d'une succession.

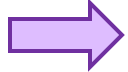
Synchrone : on compare au même moment des écosystèmes différents qui sont sensés représenter différentes phases d'une succession.

L'analyse effectuée
pour cette succession



Diachronique : on mesure les changements au cours du temps dans un même écosystème soit directement par un suivi des différentes stations, soit de manière indirecte par dendrochronologie ou étude pollinique (moins précis).

Si l'écosystème démarre sur un milieu qui n'a jamais été colonisé par des êtres vivants, c'est une **succession primaire**.



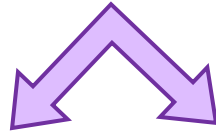
C'est le cas précédant mais on les trouve aussi sur les glissements de terrain, les coulées de laves, les bancs de sables.

Si l'écosystème démarre sur un milieu déjà colonisé, c'est une **succession secondaire**.



C'est le cas lors des abandons de cultures ou lors des ouragans.

Les successions secondaires sont **plus lentes** que les successions primaires



succession de régénération due à un événement très bref comme par exemple un **incendie**.

successions de colonisation due à des événements de longue durée (déprise rurale après une période de culture de plusieurs siècles).



Exemple: culture



Prairie



Forêt

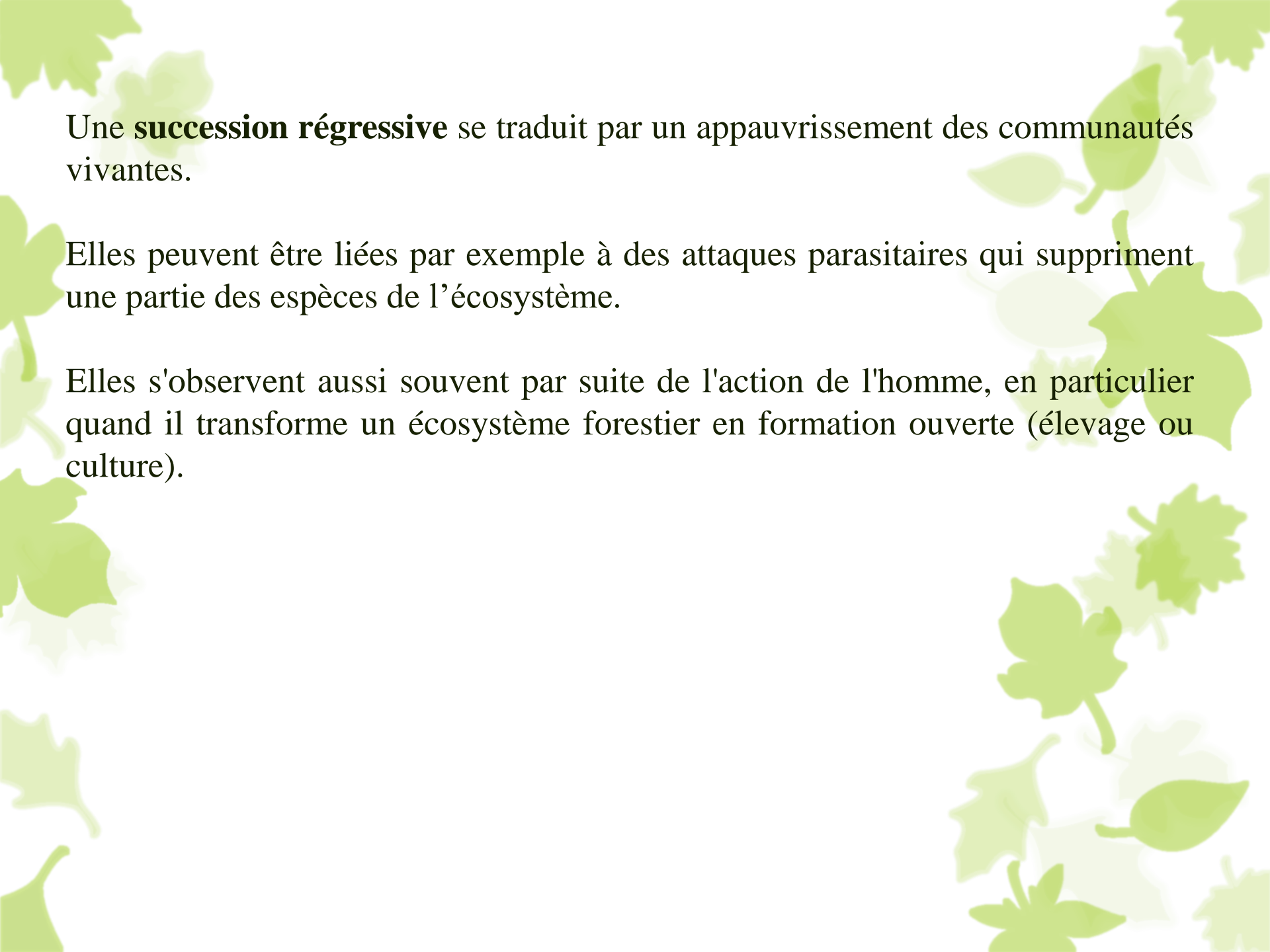
Succession progressive ou régressive

Une succession progressive se traduit par un enrichissement et un développement des communautés vivantes.

Les exemples du retrait du glacier et de la succession lors d'un abandon de culture sont des successions progressives.

Un exemple de succession progressive en milieu aquatique peut être montré lors du recoupement d'un méandre avec atterrissement :

Eau libre calme → algues, plancton → plantes submergées → plantes à feuilles flottantes → plantes émergées → marais → saulaie → aulnaie → forêt de bois durs.

The background of the slide is white with a decorative border of various green leaves and flowers. The leaves are in different shades of green, from light to dark, and are scattered around the edges of the page. Some are simple shapes, while others have more complex, lobed structures.

Une **succession régressive** se traduit par un appauvrissement des communautés vivantes.

Elles peuvent être liées par exemple à des attaques parasitaires qui suppriment une partie des espèces de l'écosystème.

Elles s'observent aussi souvent par suite de l'action de l'homme, en particulier quand il transforme un écosystème forestier en formation ouverte (élevage ou culture).

Il existe plusieurs modèles pour expliquer le passage d'une biocénose à une autre :

- **le modèle de facilitation** : les espèces d'un stade donné ne peuvent s'établir que si les conditions ont été modifiées par les espèces des stades précédents.

Les espèces pionnières facilitent donc l'apparition des espèces suivantes. C'est le cas de l'Aulne dans les zones de retrait des glaciers en Alaska.

- **le modèle de tolérance** : les espèces des stades ultérieurs s'installent indépendamment des espèces des stades précédents.

Le développement ultérieur s'explique par un développement très lent et/ou une plus grande tolérance.

Si une espèce a une plus grande tolérance, le milieu ayant une quantité de ressource qui diminue au cours du temps, l'espèce a de plus grandes chances de se maintenir.

le modèle d'inhibition : les espèces d'un stade inhibent l'installation et le développement des espèces des stades ultérieurs.

La disparition des espèces pionnières se fera par sénescence ou attaque parasitaire.

Processus autogènes

Les successions autogéniques proviennent d'un processus biotique s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème. C'est une famille de processus qui comprend :

- **la colonisation** : arrivée de propagules et extension spatiales à partir de celles-ci.
- **les modifications du milieu** : cas de l'étang ou du retrait d'un glacier.
- **la compétition** : dans le cas d'une ouverture créée par un ouragan, les bouleaux poussent en premier (bonne propagation et croissance rapide). Les semis d'érables sont ensuite avantagés dans le sous-bois. Quand ils ont poussé, ils forment un couvert plus dense et favorisent à leur tour le hêtre.

La succession se fait à cause de processus de compétition vis à vis de la lumière.

- **la prédation** : les taux de prédation varient suivant le stade successional. Le broutage des herbivores est beaucoup plus important en début de succession car les plantes sont alors plus riches en acides aminés et donc recherchées par les prédateurs.

Processus allogènes

Les successions **allogéniques** résultent de l'influence de facteurs perturbateurs d'origine extérieure à l'écosystème.

Prenons un exemple pour illustrer le phénomène : la succession qui se produit sur des **berges** de cours d'eau nouvellement constituées. A chaque crue, les berges reçoivent de nouvelles alluvions. Le sol est formé de galets, de graviers et de sable.



S'installent en premier des herbacées comme *Phalaris arundinacea* (1)
Melilotus alba (2) (fabacée qui enrichie le sol en azote).

Derrière les Phalaris, il y a une perte de compétence du cours d'eau
(baisse de la charge d'alluvions qu'il transporte) et donc dépôt de sable.



(1)



(2)

Ces sables créent des conditions favorables à l'installation des saules (*Salix purpurea* et *Salix alba*).

On obtient ensuite une lande formée de buissons et de jeunes arbres

Cela augmente l'obstacle à l'écoulement et donc accentue les dépôts. Il y a disparition progressive des saules par manque de lumière (ce qui les empêche de germer)



Salix purpurea



Salix alba

S'installe à la place des saules, l'aulne incana qui pousse sur des limons (particules très fines). Le sol est moins souvent inondé car les sédiments ont créé une butte mais les racines trempent dans la nappe phréatique





Quand le sol s'assèche un peu plus, s'installent le peuplier puis le chêne.

Il y a une rétroaction positive : plus il y a des arbres plus il y a pompage de l'eau dans le sol et plus le milieu s'assèche ce qui provoque l'apparition de nouvelles espèces.

Les premiers stades sont à processus allogènes car c'est le fleuve qui est le moteur du dépôt des alluvions à la base des changements d'espèces.

A la fin de la succession les processus deviennent autogènes.

Blocages

Ces blocages peuvent être internes au système (autogéniques) ou extérieurs au système (allogéniques).

▪ Les blocages autogéniques

Exemple d'une pelouse méditerranéenne. Il y a blocage au stade pelouse par *Brachypodium phoenicoides*.

Quand cette herbacée s'installe sur les cultures abandonnées, elle inhibe le développement des annuelles et ralentit le développement des arbres.

Cela peut durer quelques dizaines d'années. Les ligneux s'installent à partir de la bordure et font mourir le *brachypodium* par leur ombre ce qui lève progressivement le blocage.



Les blocages allogéniques

Ils maintiennent la succession à des stades intermédiaires. Dans la zone intertidale des estuaires, l'énergie cinétique exporte une bonne partie de la biomasse produite.

L'écosystème est ainsi maintenu à un stade juvénile. D'autre part le fleuve injecte aussi dans le système des éléments nutritifs.

Les pâturages du bétail de l'homme peuvent aussi former un blocage allogénique.

Modification des caractéristiques structurales et fonctionnelles des écosystèmes

1- Augmentation du nombre d'espèces

Les successions sont caractérisées par l'apparition et la disparition d'espèces.

Lors de la progression de la succession le nombre d'espèces a tendance à augmenter.

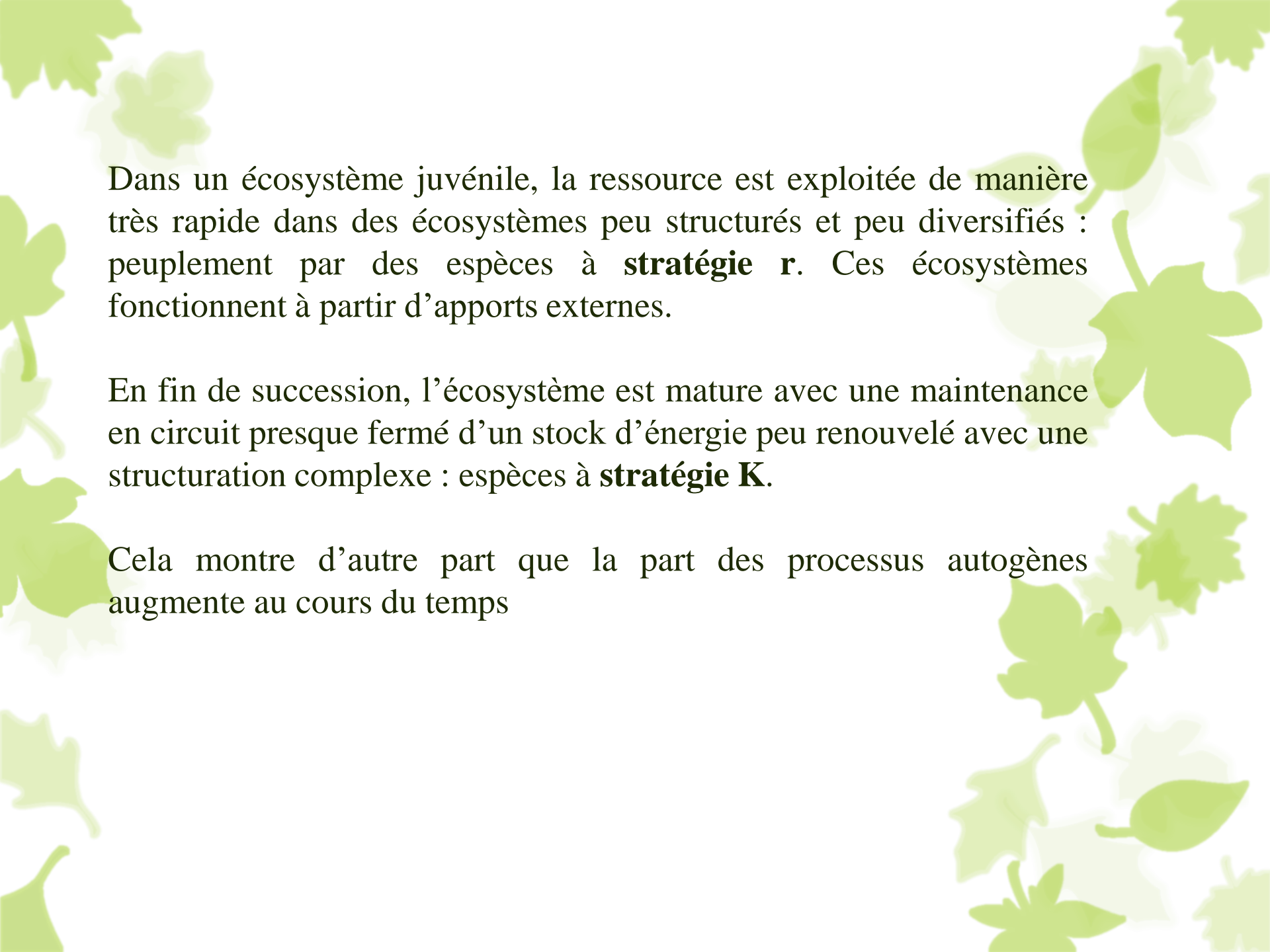
C'est le cas du nombre d'espèces d'oiseaux dans les successions écologiques en Provence

2- Augmentation de la diversité

Une communauté est équilibrée si l'espèce dominante ne dépasse pas 40% en effectif relatif.

Concernant la diversité du peuplement végétal d'un écosystème au cours du temps, la diversité augmente au départ puis se stabilise au bout d'une centaine d'années lorsque les arbres arrivent à leur équilibre.

Concernant l'animal (par exemple les oiseaux), en début de succession, l'amplitude d'habitat est forte mais la diversité du milieu est faible : peu d'espèces qui sont ubiquistes. En fin de successions, l'amplitude d'habitat est faible mais le milieu est diversifié : de nombreuses espèces qui sont spécialisées. Les espèces sont plutôt migratrices en début de succession et plutôt sédentaires à la fin



Dans un écosystème juvénile, la ressource est exploitée de manière très rapide dans des écosystèmes peu structurés et peu diversifiés : peuplement par des espèces à **stratégie r**. Ces écosystèmes fonctionnent à partir d'apports externes.

En fin de succession, l'écosystème est mature avec une maintenance en circuit presque fermé d'un stock d'énergie peu renouvelé avec une structuration complexe : espèces à **stratégie K**.

Cela montre d'autre part que la part des processus autogènes augmente au cours du temps

3- Augmentation de la taille et de la biomasse individuelle

Cette augmentation de biomasse est due à l'accumulation de matières mortes et surtout à des parties inertes faiblement respiratoires (squelette pour les animaux, troncs pour les végétaux).

Globalement, il y a augmentation du stockage.

Concept de climax et son évolution

1- Notion de climax

Dans l'évolution d'un écosystème, il arrive un moment où les conditions du milieu sont plus favorables aux espèces en place qu'à toute autre espèce.

La succession atteint alors un stade d'équilibre nommé **climax**.

Depuis plus de 20 ans, la notion de climax est controversée. Pour ceux qui défendent la théorie, le climax est le stade le plus parfait qu'un écosystème puisse atteindre à un endroit donné.

Pour les autres, le concept n'est pas généralisable : certaines espèces ne restent que parce qu'elles ont une durée de vie très longue et non pas parce qu'elles sont plus adaptées.

Pour utiliser la notion de climax sans problème, il faut considérer qu'un climax est le stade final de la succession sans aucune autre connotation.

Climax climatique et climax édaphique

Dans les cas extrême, si les facteurs écologiques sont localement trop défavorables, la succession ne pourra s'achever par le développement d'un climax caractéristique d'un état d'équilibre avec le climat régional, mais sera bloquée à un stade moins évolué ou différent.

Deux types de climax : **le climax climatique et le climax édaphique.**

Dans une région donnée, les conditions climatiques moyennes vont induire des successions qui conduisent à un état final dénommé climax climatique.

Des différences dans la nature des facteurs microclimatiques et/ou édaphiques vont se traduire par l'apparition de biotopes plus chauds ou plus froids, plus secs ou plus humides.

Dans ces biotopes, la biocénose tendra au cours de son évolution vers un équilibre conditionné par des valeurs locales des facteurs édaphiques et climatiques, **indépendamment du climat régional.**

Exemple: les côtes de Californie du Nord en raison des fortes différences de pluviométrie observées

Climax cyclique

Dans certaines circonstances, il y a des successions cycliques dans lesquelles le stade climacique est détruit plus ou moins rapidement et remplacé par un sol nu.

la succession formée par le couple Cactus - Créosote dans les déserts californien.

Stade 0 : désert

Stade 1 : une graine de créosote germe et se développe.

Stade 2 : la plante attire les oiseaux et les rongeurs. Il fait obstacle au vent et permet le dépôt de sédiments fins.

Stade 3 : les animaux ont des graines de cactus dans leur excréments. Ces graines se développent dans les sédiments fins.

Stade 4 : le cactus grandit et étouffe le créosote. Ce dernier meurt. Les sédiments fins attirent les rongeurs qui participent à sa destruction.

Stade 5 : les rongeurs faisant des trous et le Créosote n'étant plus là pour stabiliser les sols, le cactus a ses racines à découvert et meurt.

On revient au stade 0.



Larrea tridentata



Cactus sp

Dans l'exemples cité, il est impossible de définir un climax car il n'y a pas de stade stable au cours de la succession **climax cyclique** →

Le **métaclimax** désigne l'ensemble des stades d'une succession.

On appelle **période de rotation** le temps nécessaire pour que la totalité du milieu ai été touchée par les perturbations.

Dans le chapparal californien, 5% des incendies sont d'origine naturelle. La période de rotation serait alors comprise entre 10 et 50 ans.

Equilibre dynamique des écosystèmes

Stabilité des écosystèmes

La stabilité décrit le comportement d'un système pendant un certain temps.

Un écosystème est stable durant un intervalle de temps signifie qu'il conserve les mêmes types d'éléments constitutifs et les mêmes types de relation.

Ce n'est pas un état figé : équilibre dynamique.

Dans ce cadre, il peut y avoir des variations saisonnières qui entraîne des modifications de l'écosystème, mais qui ne modifie pas sa stabilité.

Cela permet de définir un domaine de fluctuation : domaine de variation des variables d'état de l'écosystème dans lequel la stabilité de celui-ci n'est pas modifiée.

Les fluctuations sont donc des variations quantitatives et aléatoires. Lors des études, il faut préciser leur échelle de temps et d'espace.

Intégration des perturbations

Les perturbations sont des événements localisés dans l'espace et le temps, imprévisibles en intensité et en périodicité, qui conduisent à la destruction d'une partie de la biomasse.

Les perturbations sont localisées dans le temps et ont une plus ou moins grande intensité. Mais à intensité égale, une même perturbation n'aura pas le même effet selon la saison pendant laquelle elle intervient.

Les exemples de perturbations sont nombreux et correspondent aux catastrophes naturelles du langage courant : séisme, incendie, tornade, crue exceptionnelle, sécheresse, froid exceptionnel...

Quand il y a perturbation, il y a modification des variables d'états en dehors du domaine de fluctuation .

Si la perturbation ne provoque pas de variations importantes des variables d'états, l'écosystème reste dans son domaine de stabilisation. Ceci signifie qu'au bout d'un temps plus ou moins long, l'écosystème reviendra à son stade de départ.

l'écosystème **reste dans le même type de succession**, il revient juste à un stade antérieur de celle-ci.

Par contre, si l'écosystème sort de son domaine de stabilisation, cela signifie que celui-ci **entre dans une dynamique différente** marquée par une succession différente de celle de départ.



Les perturbations peuvent affecter la production, les processus de croissance des espèces.

C'est la possibilité de compensation entre les espèces qui permet la stabilisation du système : il y a redondance dans le système.

Les stocks permettent aussi un redémarrage du système après perturbation (banque de graine). Plus le domaine de stabilisation de l'écosystème est large, moins celui-ci est fragile.