

UE 227 "Fluctuations et perturbations (naturelles et anthropiques) des écosystèmes marins"

Corrigé de l'examen de Mai 2009

Sujet : Définir la notion d'états "stables" multiples (= *Multiple "Stable" States* MSS, = *alternative "stable" states* ASS) d'un écosystème. Quelle est la cause du basculement d'un état vers un autre ? Quels mécanismes, dans le fonctionnement des écosystèmes, peuvent expliquer l'existence d'états "stables" multiples ?

1. Introduction

Un écosystème n'est jamais stable. C'est ce qui explique l'usage des guillemets autour de "stable" dans le sujet. En effet, en plus des forçages environnementaux, de nombreux processus endogènes à l'écosystème le font fluctuer, même en l'absence de fluctuations de l'environnement.

Face à un changement de l'environnement, physicochimique ou biologique, de courte durée ou durable, l'écosystème peut ne pas réagir de façon progressive, mais par saut. Ce saut se nomme "*regime shift*". Trois cas peuvent être considérés : le *driven model* (modèle forcé), le *MSS model* (ou *disturbance model*) et enfin le *invasive model* (**Fig. 1**). Le premier est prédictible et réversible, le second imprédictible et réversible, le troisième imprédictible et irréversible.

C'est le second cas (*Multiple "Stable" States*, MSS ; Etats "stables" multiples) qui fait l'objet de la question posée et que nous développerons donc ici.

2. Les états "stables" multiples d'un écosystème

Dans un habitat donné, la théorie écologique classique, élaborée à partir de modèles continentiels, stipule que la succession aboutit à un écosystème climax prédictible (succession déterministe). En d'autres termes, à chaque habitat correspond un climax (**Fig. 2**).

En milieu marin, cette théorie ne se vérifie pas toujours. On a découvert que cela pouvait également être le cas en milieu terrestre. La succession peut aboutir à plusieurs (généralement 2) climax différents (succession non-déterministe) (**Fig. 2**). Chacun de ces climax est "stable" en ce sens que, en l'absence de perturbation, il peut se maintenir indéfiniment. "Se maintenir indéfiniment" est un abus de langage dans la mesure où **(i)** les perturbations constituent un phénomène naturel, et leur occurrence est donc certaine, et **(ii)** le climat change rapidement, de

telle sorte que, dans un habitat, le climax à un moment donné n'est plus le climax lors d'un épisode climatique ultérieur.

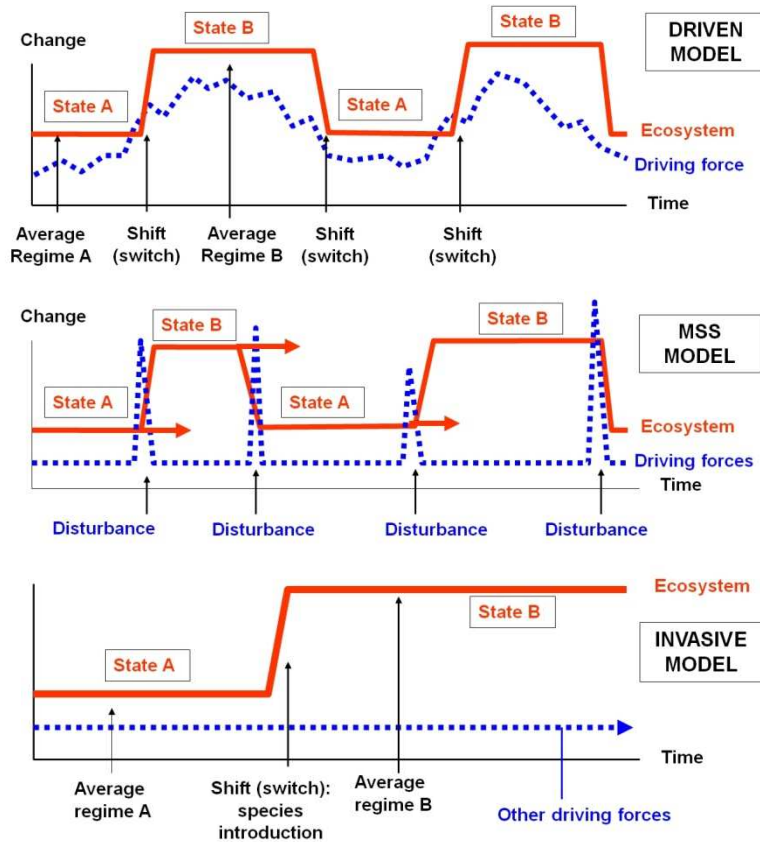


Fig. 1. Les trois modèles de *regime shift* : le modèle forcé (*driven model*), le modèle MSS (*multiple "stable" states model*) et le modèle invasif (*invasive model*).

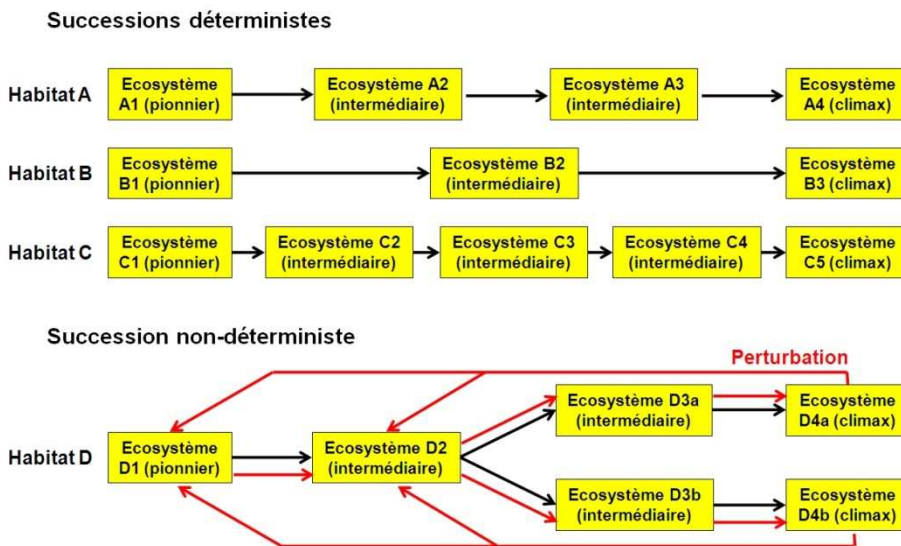


Fig. 2. Successions déterministes et non déterministes. Le nombre de stades diffère d'un habitat à un autre. Dans le cas de la succession non-déterministe, le nombre de stades vers a ou b peut être différent ; la perturbation peut également ramener le système à D3 ; mais dans ce cas, la succession secondaire est déterministe et la flèche n'a pas été représentée.

C'est une perturbation (disturbance de type III) qui est la cause première du basculement éventuel d'un état "stable" vers l'autre état "stable" (Fig. 2). Si la perturbation ramène le système à un stade antérieur au point d'indétermination (ici : D1 ou D2), deux cas sont possibles : (i) la succession prend le même itinéraire et l'on revient au climax de départ ; (ii) la succession prend l'autre itinéraire et le système bascule vers le climax alternatif.

La définition de "perturbation" que nous utilisons ici est la suivante : "Dans un écosystème donné, une perturbation est le résultat d'une déviation imprédictible et de courte durée d'un paramètre physico-chimique, éventuellement d'un paramètre biotique, d'une amplitude telle qu'elle est supérieure à la résilience (disturbance de type III) ou à l'inertie (type II) d'une ou de plusieurs espèces-clés, ou d'une guildes, ou d'un compartiment fonctionnel". La résilience est l'amplitude maximale de la variation d'un paramètre (physico-chimique ou biologique) pour laquelle il y a une réponse (modification mesurable), mais pour laquelle cette modification est réversible (l'écosystème n'est pas détruit). L'inertie est l'amplitude maximale de la variation d'un paramètre (physico-chimique ou biologique) pour laquelle il n'y a pas de réponse de l'écosystème.

La force des "attracteurs" a et b peut être similaire (**Fig. 2**) ou différente (**Fig. 3**), de telle sorte que l'un des états alternatifs peut être plus fréquent que l'autre. Deux processus peuvent y contribuer. (i) Au stade d'indétermination (ici D2), les interactions biotiques qui sont à l'origine de l'indétermination des systèmes MSS sont plus fréquemment dans la configuration qui entraîne le système vers un état "stable" (ici D4a) que vers l'autre. (ii) La résilience de l'un des états "stables" (ici E4a) est beaucoup plus forte que celle de l'autre, de telle sorte qu'il est plus rarement affecté par des perturbations ; il en résulte que E4a est plus fréquent que E4b (**Fig. 3**).

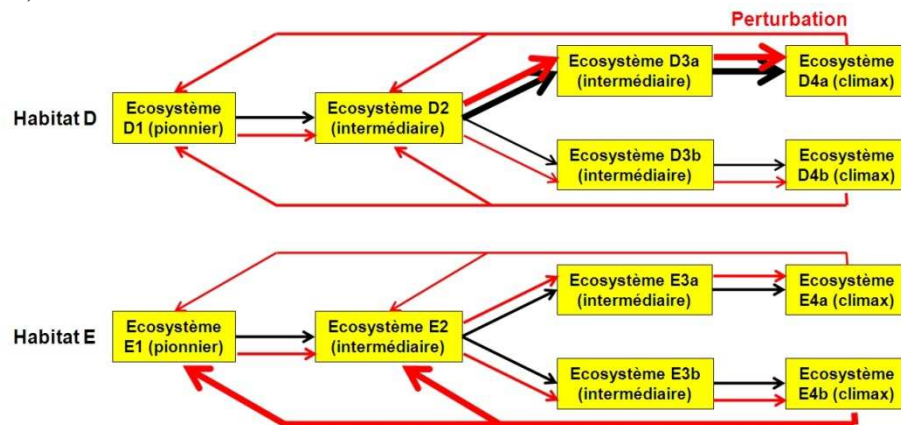


Fig. 3. Deux raisons qui peuvent expliquer que l'un des états "stables" soit plus fréquent que l'autre. En haut, les interactions biotiques à l'origine de l'indétermination. En bas, une différence dans la résilience des états "stables".

3. Un exemple d'états "stables" multiples

L'exemple qui est décrit ci-dessous (**Fig. 4**) est celui grâce auquel le processus des états "stables" multiples a été découvert. Il est décrit de façon extrêmement simplifiée (et donc inexacte dans le détail) afin de permettre d'en comprendre le mécanisme.

Dans la forêt à *Laminaria*, espèce très palatable, les oursins consomment les *Laminaria*. Mais les effectifs des oursins sont contrôlés par des crabes et homards prédateurs d'oursins. Les crabes et homards échappent en partie à leurs prédateurs (des téléostéens) grâce à la frondaison des *Laminaria*. En l'absence de perturbation, ce système peut se maintenir, théoriquement de façon indéfinie (**Fig. 4**).

La surpêche des homards et des crabes a eu pour conséquence la prolifération des oursins, qui ont détruit la couverture de *Laminaria*. Des Corallinacées (Rhodobiontes) encroûtantes se sont installées. Celles-ci ne peuvent se développer qu'en l'absence de strate élevée qui intercepterait la lumière. Le broutage des oursins interdit le développement d'une strate dressée (dont les *Laminaria*) ; seule existe une strate gazonnante. Crabes et homards, en l'absence de

protection, ne peuvent se maintenir. Par ailleurs, les Corallinacées envoient des signaux chimiques qui attirent les larves d'oursins et repoussent les larves de compétiteurs encroûtants (éponges, Bryozoaires, par exemple). En l'absence de perturbation, ce système peut se maintenir, théoriquement de façon indéfinie (**Fig. 4**).

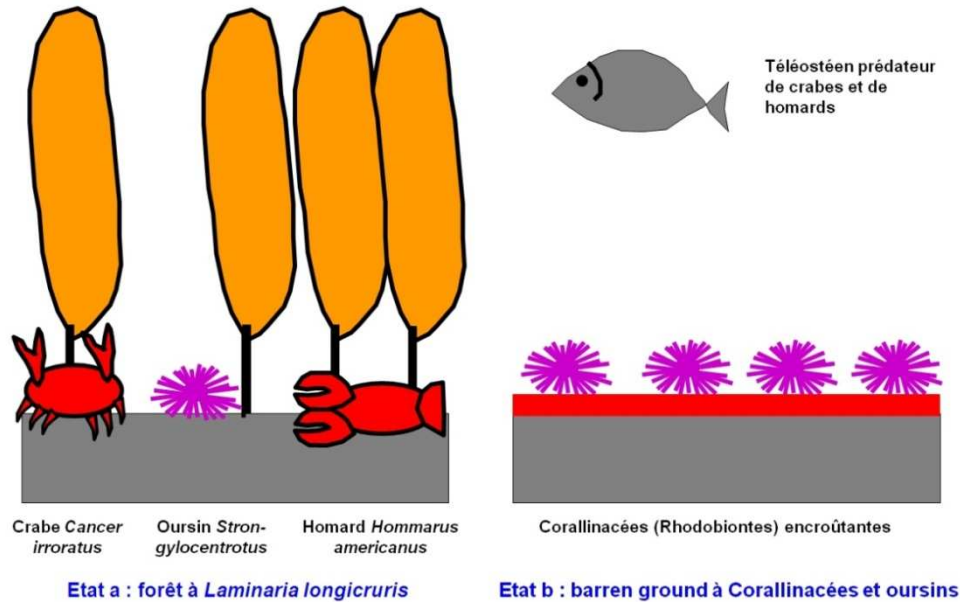


Fig. 4. Les deux états "stables" d'un système MSS : la forêt à *Laminaria* et le barren ground à Corallinacées et oursins, dans l'Atlantique Nord canadien.

C'est une mortalité massive des oursins, d'origine bactérienne, qui a permis aux *Laminaria* de se réinstaller, et de refaire basculer le système. Bien sûr, les deux perturbations mentionnées (surpêche des crustacés et maladie des oursins), ne sont que des exemples qui ont été effectivement observés ; d'autres types de perturbations auraient pu également faire basculer le système (ou le laisser revenir à son état "stable" antérieur).

4. Mécanismes, dans le fonctionnement des écosystèmes, pouvant expliquer l'existence d'états "stables" multiples

Les états "stables" multiples sont liés aux interactions biotiques au niveau des réseaux trophiques et à un contrôle *top-down* (= de haut en bas, des *top predators* aux producteurs primaires) important ou prépondérant par rapport au contrôle *bottom-up* (= de bas en haut, des producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs). Effectivement, on ne connaît pas de systèmes MSS dans les écosystèmes forestiers terrestres des régions tempérées, à contrôle *bottom-up* fortement prédominant.

Parmi les mécanismes qui peuvent expliquer l'existence d'un système MSS, nous en développerons deux : (i) le renversement de rôle entre prédateur et proie (*predator-prey role reversal*) et (ii) le *depensatory effect*.

On parle de renversement de rôle entre prédateur et proie lorsque les adultes d'une espèce A peuvent être prédateurs des adultes de B et que les adultes de B peuvent être prédateurs des adultes de A. En fonction des effectifs respectifs, A contrôle B ou B contrôle A. C'est le cas par exemple de la langouste *Jasus* et du buccin *Burnupena* dans l'étage infralittoral d'îles situées au large de l'Afrique du Sud.

Le *depensatory effect* correspond au fait qu'une proie peut contrôler les jeunes de son prédateur. Ce phénomène s'observe en particulier chez les téléostéens et concerne le milieu aquatique : en milieu terrestre, les antilopes ne consomment pas les lionceaux. Il est dû au fait que la prédation s'organise d'abord par taille, le plus gros mangeant le plus petit, quelle que soit l'espèce à laquelle il appartient (**Fig. 5**). Si une perturbation réduit fortement l'abondance du *top predator* (espèce 3 de la **Fig. 5**), par exemple la surpêche ou une maladie, sa proie (l'espèce 2) devient abondante et contrôle durablement l'espèce 3, par la prédation de ses juvéniles.

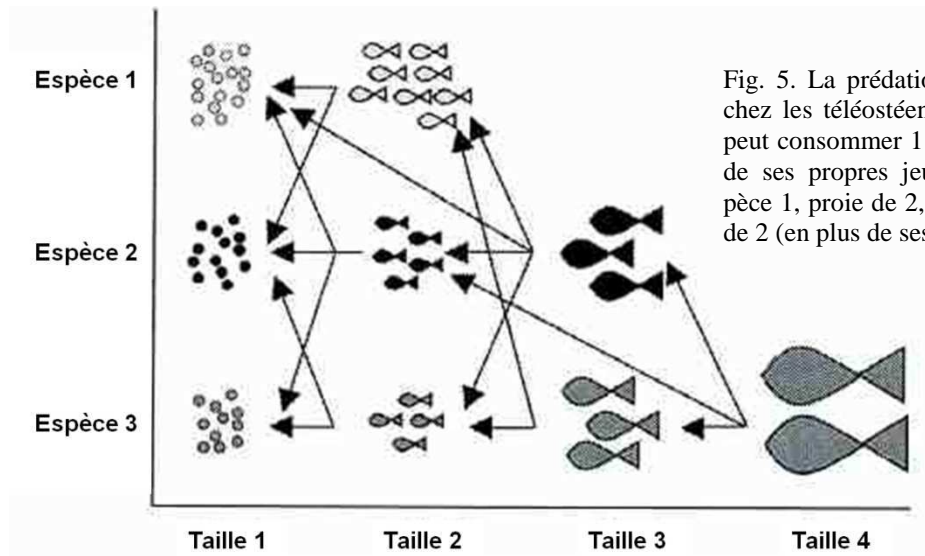


Fig. 5. La prédation en fonction de la taille chez les téléostéens. L'espèce 2, proie de 3, peut consommer 1 et les jeunes de 3, en plus de ses propres jeunes (cannibalisme). L'espèce 1, proie de 2, peut consommer les oeufs de 2 (en plus de ses propres oeufs).

5. Conclusions

Les états "stables" multiples (MSS) concernent le stade climacique des successions. Ils ont été découverts en milieu marin benthique mais peuvent s'observer dans d'autres habitats. Par rapport aux successions classiques en milieu continental, à climax unique, basées principalement sur la compétition entre producteurs primaires dans des écosystèmes principalement *bottom-up*, les systèmes MSS reposent sur des interactions trophiques très complexes, dans des écosystèmes plus ou moins *top-down*. Par ailleurs, ce sont des perturbations qui sont à l'origine du basculement (ou non) d'un état "stable" vers un autre.

Il est à noter que les successions, telles qu'elles sont décrites Fig. 2 et 3, correspondent à une simplification extrême de la réalité écologique. En effet, elles ne prennent pas en compte une dimension majeure de l'environnement, la variabilité, cyclique ou non, du climat. Cette variabilité modifie les règles du jeu tout au long d'une succession. Il en résulte que la notion de "climax" devrait être remplacée par celle "d'état potentiel, à un moment donné", vers lequel se dirige la succession.