

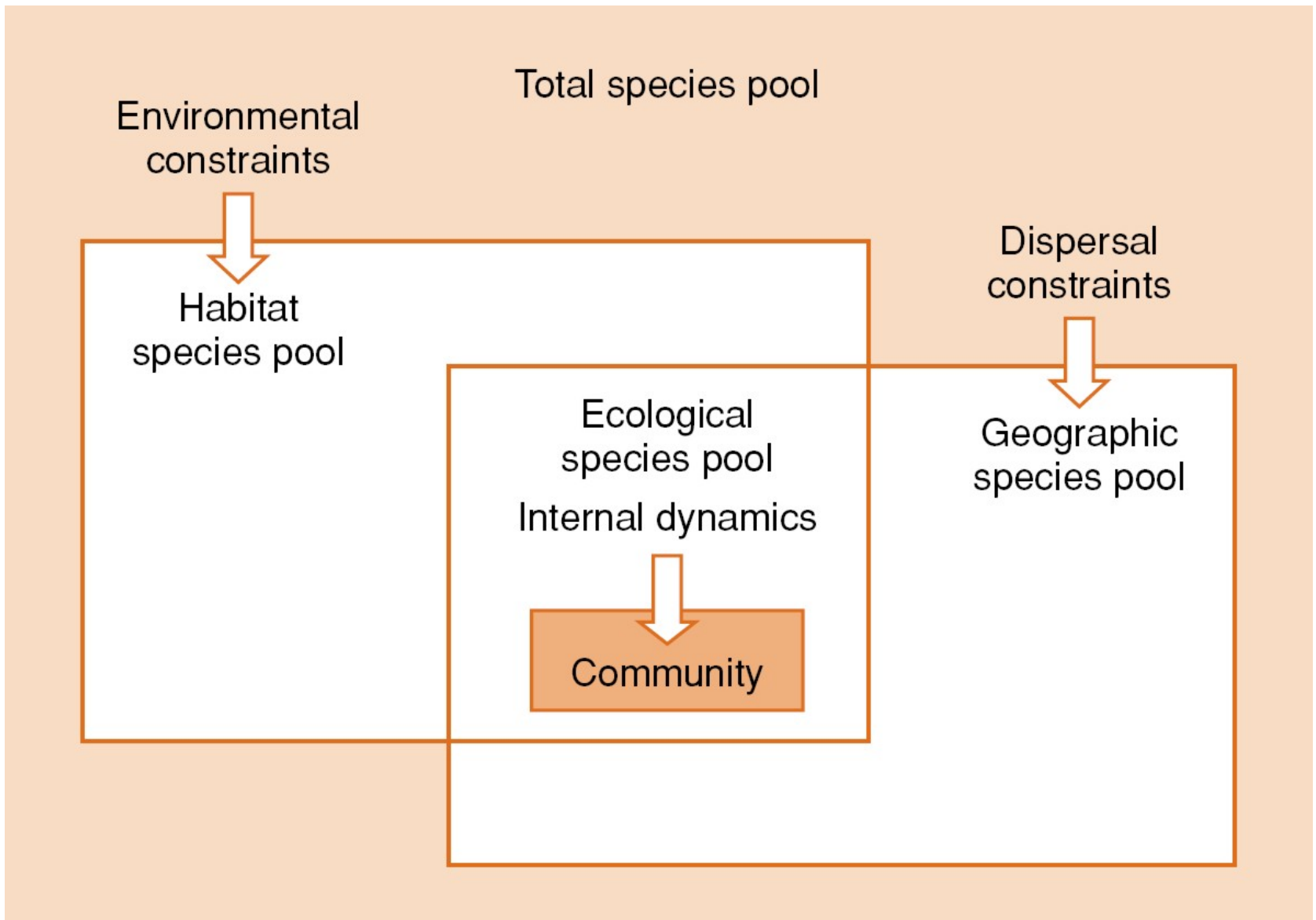
Écosystème

Tout « ensemble » vivant est une collection de sous-unités et constitue un « système »

Professeur Patrice FRANCOUR

francour@unice.fr - 04 92 07 68 32

Les 5 types de réservoirs (*pool*) au sein d'un système naturel



Les groupements - Les moyens d'étude

Individus : physiologie, éthologie

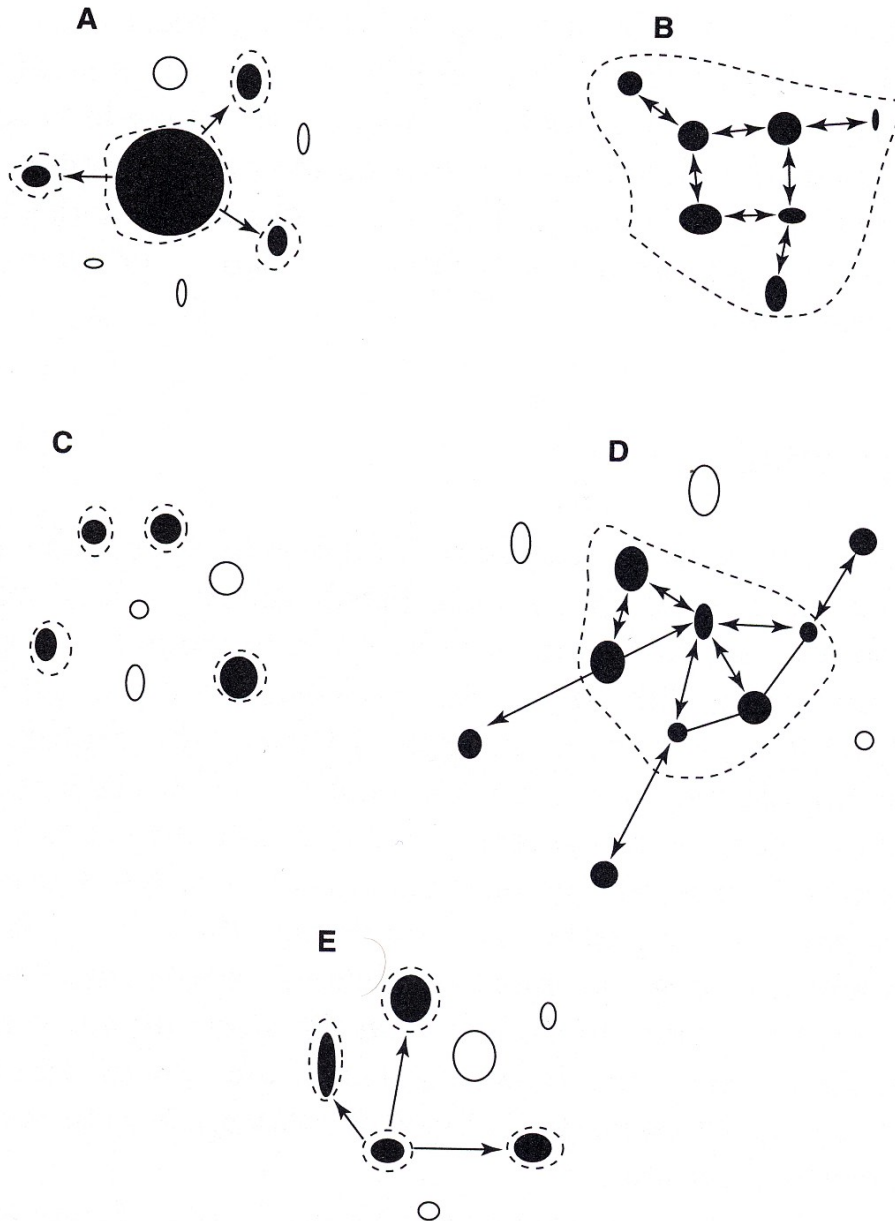
Population : collection d'individus de la même espèce possédant des propriétés spécifiques (densité, sex-ratio, structure démographique, taux de natalité, mortalité) - dynamique des populations, autoécologie

Métapopulation : ensemble de populations, plus ou moins chevauchantes, échangeant des individus (immigration, émigration) et/ou des gènes - métapopulation

Communauté : ensemble de populations partageant le même espace en même temps; prise en compte des interactions biotiques et abiotiques - synécologie

Écosystème : ensemble de communautés traversées par un flux d'énergie et de matière - écologie

Classification des populations spatialement structurées



• A: **Type île-contient** (= **puit-source**); la seule source est la zone continentale où la population est persistante; les puits sont les îles dont les populations disparaissent si elles se trouvent isolées de la source (*island or source-sink type*)

• B: **Population panmictique avec distribution en tache** (*panmictic population with clumped distribution*)

• C: **ensemble non équilibré de sous-populations** (= **métapopulation**) : il y a trop peu d'émigration pour maintenir la population dans son ensemble; elle est donc en voie d'extinction (*nonequilibrium metapopulation*)

• D: comme A, mais avec une population source en tache (*garden-variety source-sink type*)

• E: **métapopulation (classique)**; les sous-populations sont isolées les unes des autres (ex: chacune sur une île); les processus d'extinction et de colonisation se font à partir des autres îles et non à partir d'une zone continentale (*classical metapopulation*)

Les groupements - Les moyens d'étude



Biologie cellulaire, moléculaire ...

Individus : physiologie, éthologie

Population : collection d'individus de la même espèce possédant des propriétés spécifiques (densité, sex-ratio, structure démographique, taux de natalité, mortalité) - dynamique des populations, autoécologie

Métapopulation : ensemble de populations, plus ou moins chevauchantes, échangeant des individus (immigration, émigration) et/ou des gènes - métapopulation

Communauté : ensemble de populations partageant le même espace en même temps; prise en compte des interactions biotiques et abiotiques - synécologie

Écosystème : ensemble de communautés traversées par un flux d'énergie et de matière - écologie

	Assemblages Moléculaires	Cellules	Tissus - Organes - Appareils	Individus
Niveau d'observation	Chimie, Physique quantique, Statistique, Informatique, sondes moléculaires, chips à ADN	Biologie cellulaire, Microscopie électronique	Anatomie, Embryologie, observation visuelle, microscopie optique	Physiologie, Anatomie, Systématique, observation visuelle
Echelle	< micron	micron - millimètre	centimètre - décimètre	centimètre - décamètre
Formation	réplication ADN	mitose, carcynogénèse et cytogènese	histogénèse, organogénèse, morphogénèse	croissance somatique
Eléments	double hélice	cytosquelette, centrosomes, chromatine, etc	ensemble organisé de cellules effectuant une tâche précise	ensemble d'organes composant un organisme
Flux d'information	facteurs de transcription, promoteurs, épissage	Ca ²⁺ , cdc2, MPF, cyclines, Mpc, GMPc, ROS	FC, H, molécules adhésives, fonctions apicales	SN, SE, milieu interne en mouvement
Flux d'énergie	forces de liaison	réactions chimiques	circulation de nutriments plus ou moins dégradés	ingestion de proies ou de nutriments

	Colonies/Associations diverses	Populations/Peuplements	Ecosystèmes
Niveau d'observation	Sociologie, Ethologie, Statistique, Ecologie, observation visuelle	Sociologie, Ethologie, Statistique, Ecologie, observation visuelle et modèles mathématiques	Ecologie, Statistique, Systémique, observation visuelle et modèles mathématiques
Echelle	décimètre - décamètre	décimètre - kilomètre	décimètre - kilomètre (ou plus)
Formation	attraction, reproduction asexuée (bourgeoisement)	association d'individus de la même espèce (reproduction sexuée ou non - parthénogénèse)	interactions entre peuplements (biocénose) et le milieu (biotope)
Eléments	association obligatoire ou non d'individus d'espèces différentes ou non	individus de la même espèce	biocénose ⊗ biotope
Flux d'information	échanges de signaux	échanges de signaux (phéromones, patron coloration, cris, etc)	interactions positives ou négatives entre populations et peuplements ou entre biocénose et biotope
Flux d'énergie	ingestion de proies ou de nutriments avec éventuellement une coopération pour la capture	ingestion de proies ou de nutriments avec éventuellement une coopération pour la capture	chaînes alimentaires (production, consommation, recyclage)

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

1. L'ensemble possède des propriétés que n'ont pas les éléments constitutifs

Un écosystème n'est pas une simple collection d'espèces et d'habitats : il existe des interactions entre eux.

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

1. L'ensemble possède des propriétés que n'ont pas les éléments constitutifs

Un écosystème n'est pas une simple collection d'espèces et d'habitats : il existe des interactions entre eux qui favorisent l'émergence de propriétés nouvelles.

2. Interactions, Auto-conservation et Régulations

Tous les systèmes biologiques possèdent de nombreuses interactions entre leurs éléments constitutifs et entre l'ensemble et les différents constituants.

Les systèmes biologiques montrent également (malgré cela) une tendance à l'auto-conservation (la structure se maintient telle quelle) en dépit à la fois des fluctuations du milieu et des fluctuations internes au système.

C'est là une conséquence directe de leur structure et de leur fonctionnement, responsables de nombreuses régulations.

L'existence de tels systèmes auto-régulés est évidemment liée à la sélection naturelle : en l'absence de mécanismes de régulation, un système ne pourrait pas persister longtemps, de sorte qu'il ne subsiste que ceux qui en bénéficient

Propriété de régulation et de conservation de la structure

Comment interpréter la notion de climax ?

- succession temporelle d'espèces au sein d'un lieu donné
- processus dynamique; retour en « arrière » possible
- stade pionnier, stade mûre : un gradient

Propriété de régulation et de conservation de la structure

Comment interpréter la notion de climax ?

- succession temporelle d'espèces au sein d'un lieu donné
- processus dynamique; retour en « arrière » possible
- stade pionnier, stade mature : un gradient

- remplacement des individus (naissance, mortalité)
- chaque stade est à l'équilibre !

Propriété de régulation et de conservation de la structure

Comment interpréter la notion de climax ?

- succession temporelle d'espèces au sein d'un lieu donné
- processus dynamique; retour en « arrière » possible
- stade pionnier, stade mûre : un gradient

- remplacement des individus (naissance, mortalité)
- chaque stade est à l'équilibre !

• remplacement des espèces : si modifications abiotiques (cela peut être un phénomène catastrophique), présence de « niches » vides

• sélection des espèces les plus adaptées (*théorie de la dominance*) - ex: communauté algale de l'intertidal

• ou sélection au hasard d'une espèce remplissant certaines fonctions, processus stochastique (*théorie de la loterie*) - ex: poissons des récifs coralliens

Représentation schématique de la Théorie de la Loterie

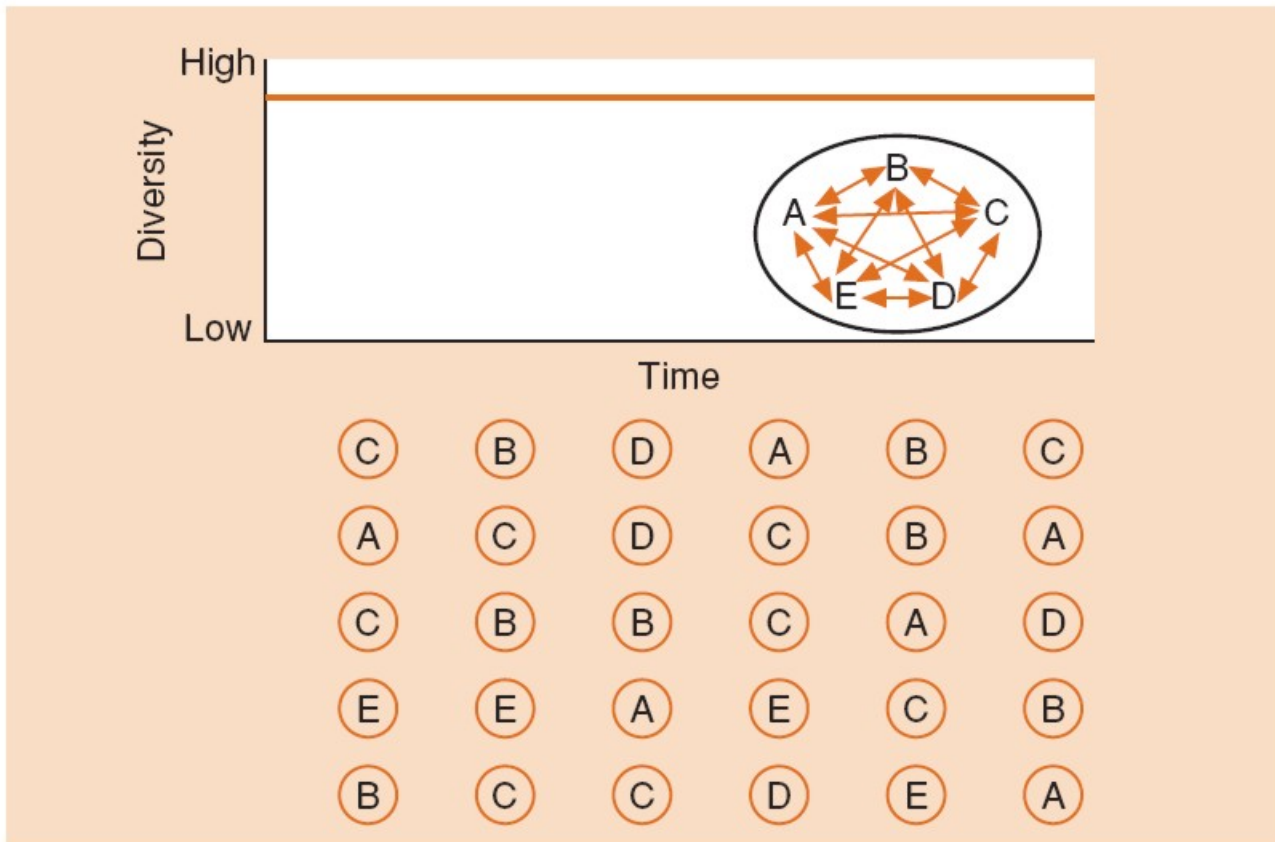


Figure 16.21 Hypothetical competitive lottery: occupancy of gaps which periodically become available. Each of species A–E is equally likely to fill a gap, regardless of the identity of its previous occupant. Species richness remains high and relatively constant.

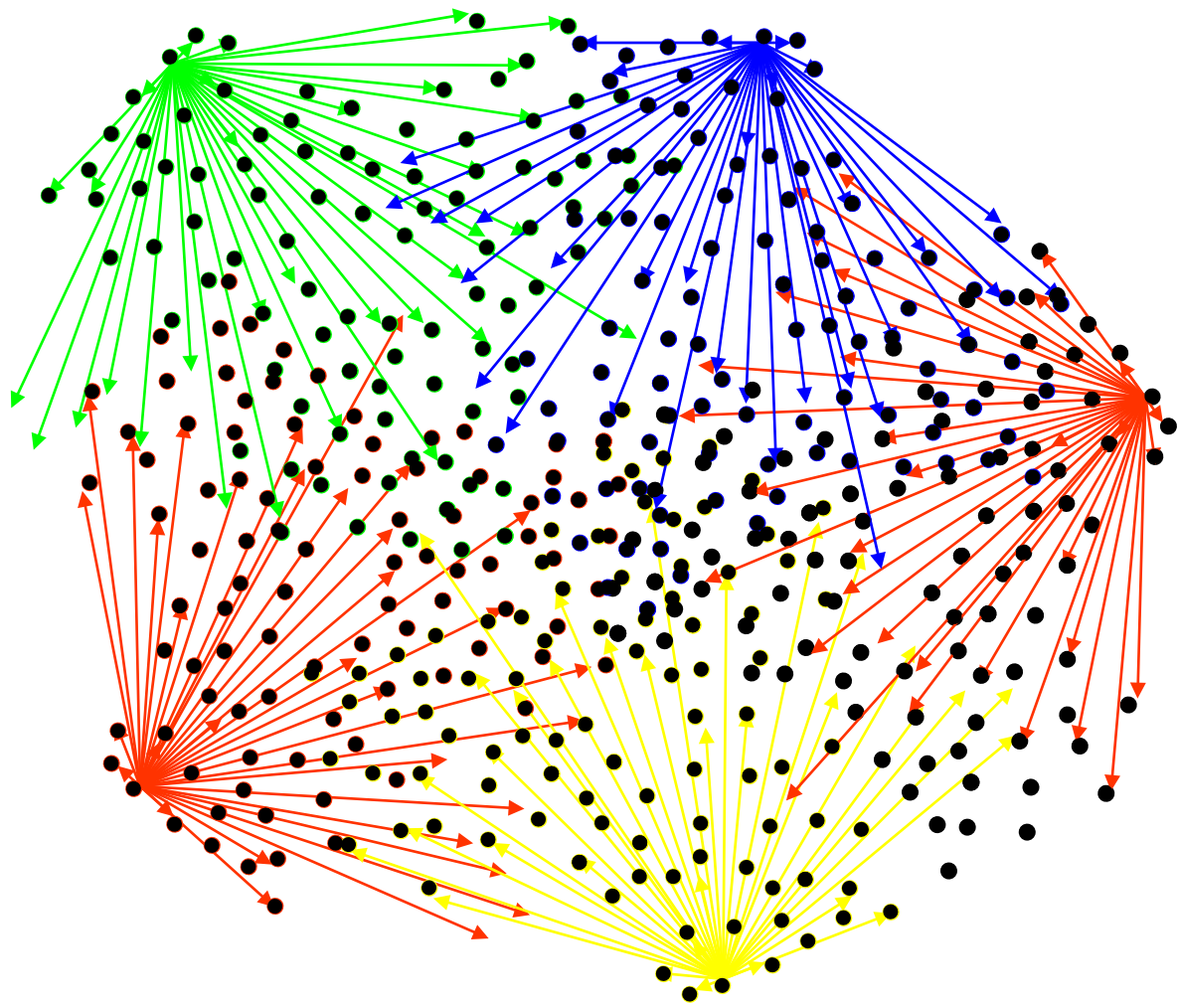
Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

3. Organisation hiérarchique

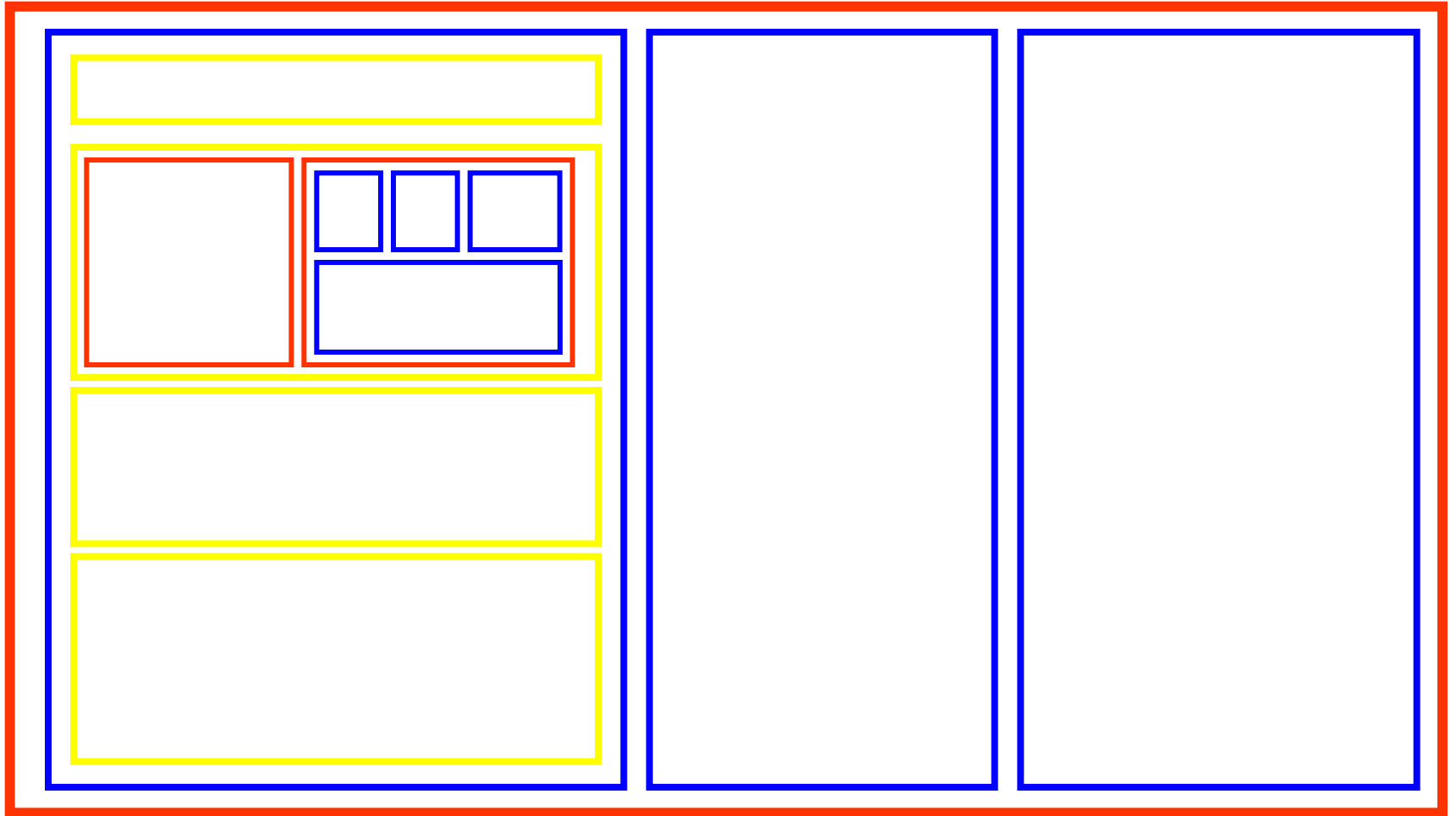
Quel que soit le niveau d'organisation, il est constitué par l'assemblage d'éléments eux-mêmes complexes.

On a en réalité une cascade de systèmes emboîtés les uns dans les autres. Cette organisation hiérarchique paraît être une caractéristique fondamentale des systèmes vivants complexes.

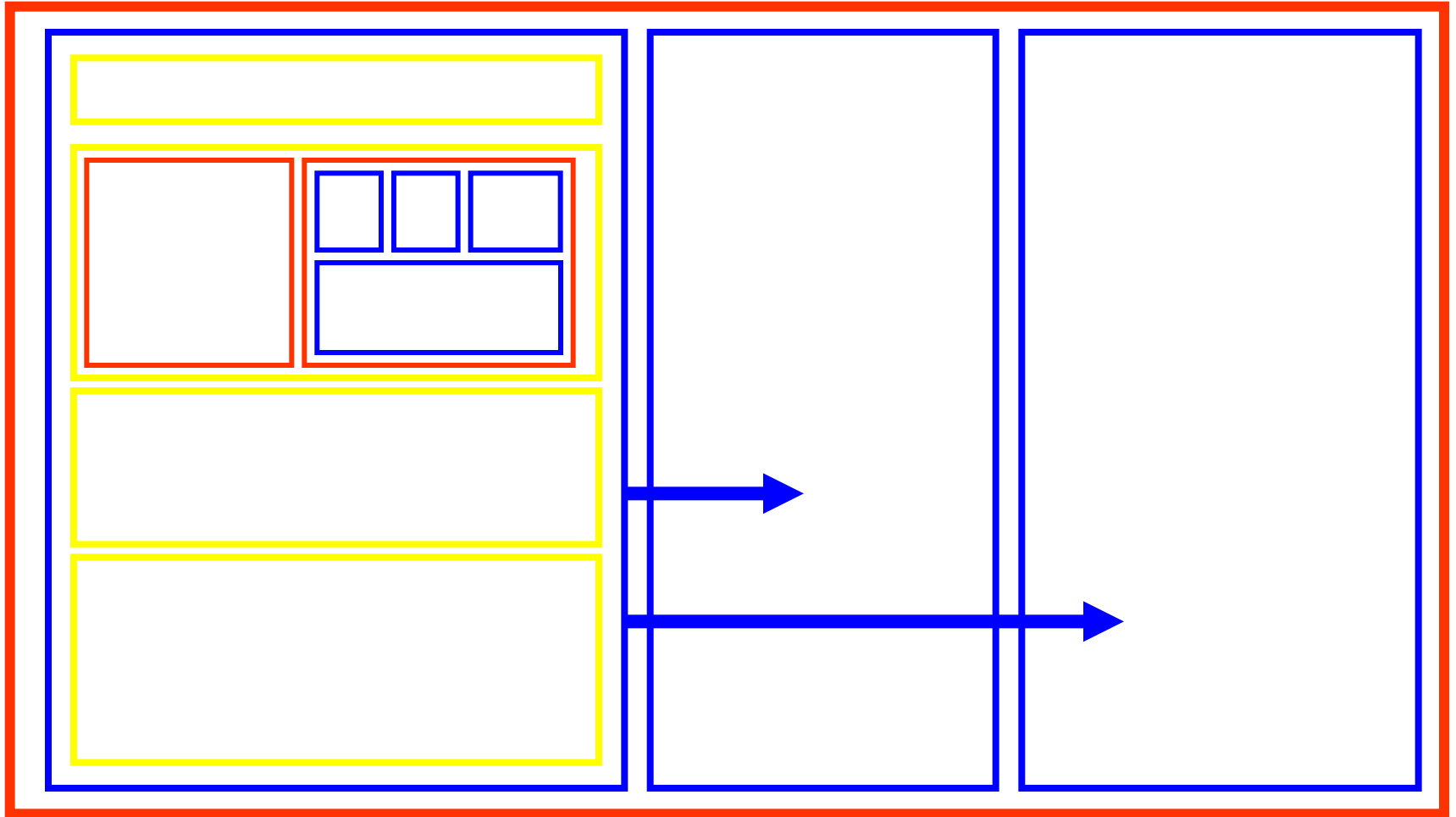
C'est en réalité une nécessité pour assurer le maintien de la stabilité et de la permanence du système.



Un système organisé composé de très nombreux éléments est forcément hiérarchisé !

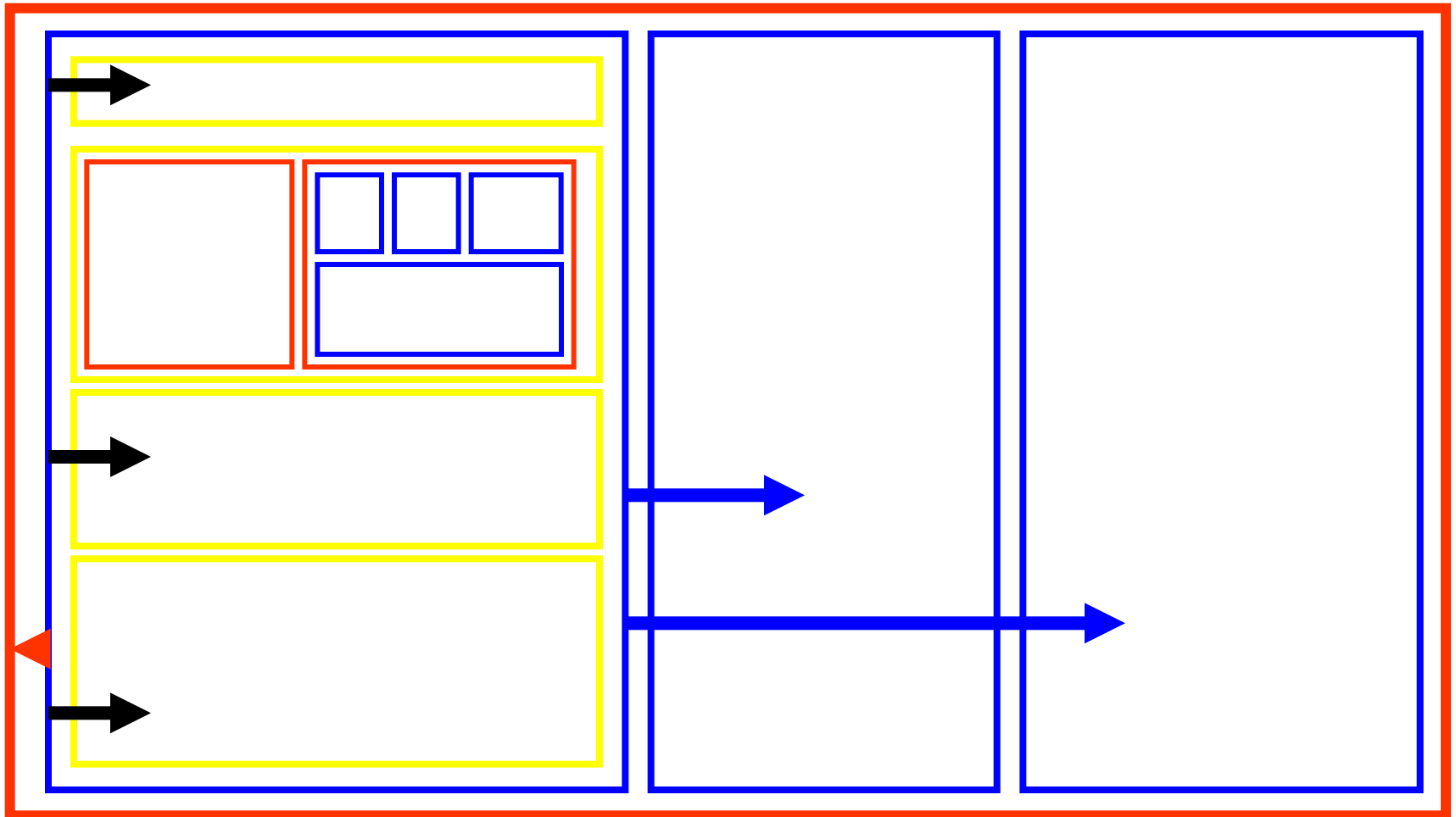


Un système organisé composé de très nombreux éléments est forcément hiérarchisé !



Communications entre éléments de même niveau

Un système organisé composé de très nombreux éléments est forcément hiérarchisé !

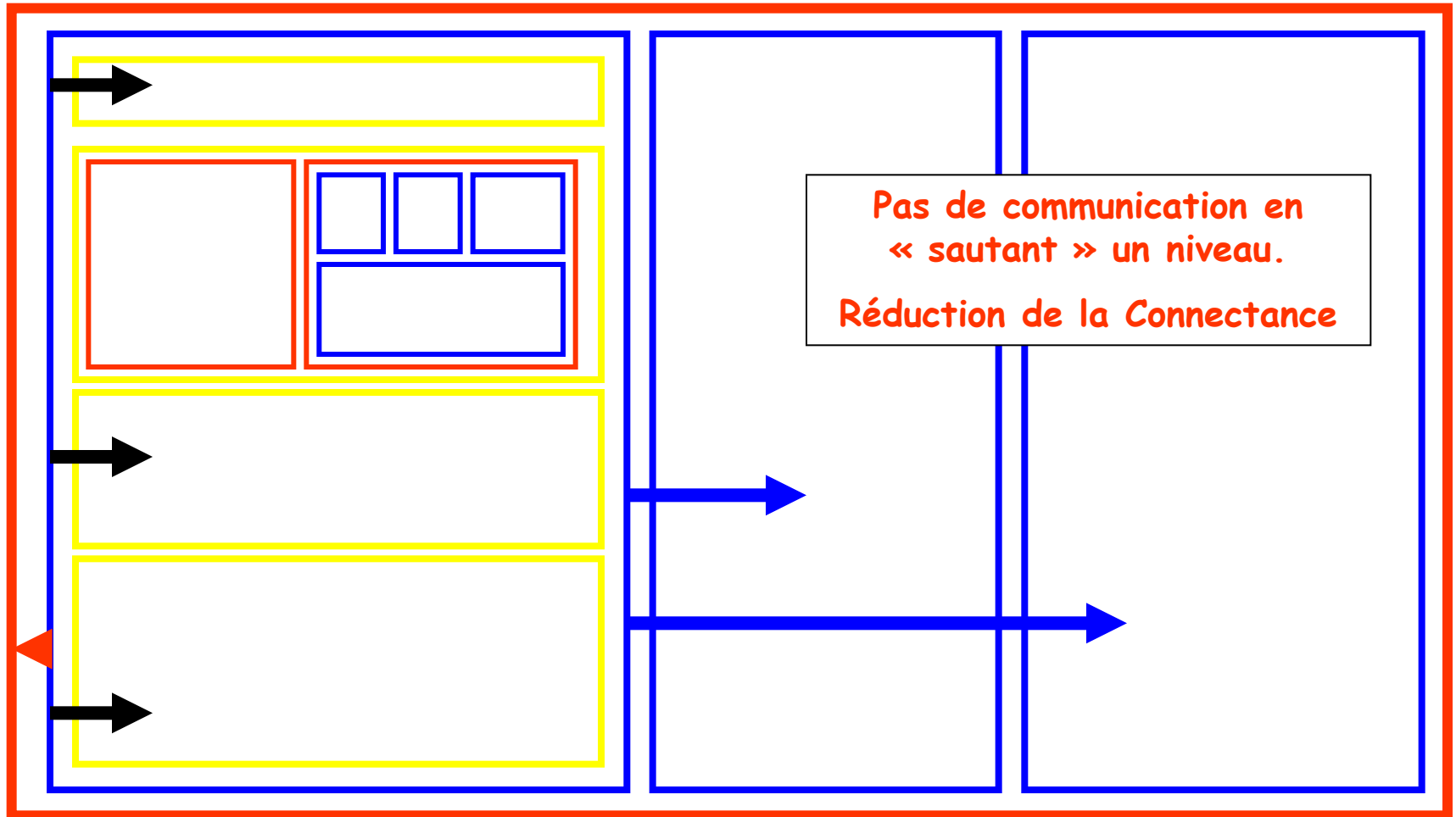


Communications entre éléments de même niveau

Communications vers les éléments de niveau inférieur

Communications vers les éléments de niveau supérieur

Un système organisé composé de très nombreux éléments est forcément hiérarchisé !



Communications entre éléments de même niveau

Communications vers les éléments de niveau inférieur

Communications vers les éléments de niveau supérieur

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

3. Organisation hiérarchique

Quel que soit le niveau d'organisation, il est constitué par l'assemblage d'éléments eux-mêmes complexes.

On a en réalité une cascade de systèmes emboîtés les uns dans les autres. Cette organisation hiérarchique paraît être une caractéristique fondamentale des systèmes vivants complexes.

C'est en réalité une nécessité pour assurer le maintien de la stabilité et de la permanence du système.

Remarque : Un système hiérarchisé est dit parfois **holarchique** (notion de hiérarchisation naturelle ou des systèmes naturels). Les différents niveaux de cette hiérarchie sont des « **holons** ».

Tout holon est à la fois **ensemble** (il comprend d'autres niveaux hiérarchiques sous-jacents) et **partie** (lui-même partie d'un ensemble plus vaste).

(holon et holarchie sont des termes également utilisés en psychologie cognitive et en philosophie)

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

4. Flux d'énergie sont permanents et nécessaires

La thermodynamique des systèmes vivants est la **thermodynamique des systèmes dissipatifs** (travaux de Prigogine *et al.*), c'est à dire la thermodynamique des systèmes ouverts et traversés par un courant d'énergie qui les maintient loin de l'équilibre. Cette thermodynamique est très différente de la thermodynamique classique (systèmes clos et proche de l'équilibre).

Les principales propriétés sont :

- l' **existence de cycles de matières** (boucles : utilisation et recyclage) et des stockages temporaires d'énergie (énergie des liaisons chimiques, biomasse, puits de carbone)
- les **flux de matière font naître et entretiennent des structures** alors que la seconde loi de la thermodynamique (la classique) établit que près de l'équilibre, les structures disparaissent (entropie maximale)

Le métabolisme de la cellule ou de l'écosystème correspond à ce torrent d'énergie constant qui doit traverser un système vivant pour en assurer le maintien à long terme.

Ce flux d'énergie passe d'un niveau à l'autre sous forme de transfert d'information (message chimique, visuel, etc) et/ou de matière et il n'y a jamais un saut de niveau : on ne passe pas directement des cellules aux écosystèmes, mais les interactions se font entre niveaux d'organisation successifs.

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

- Propriétés nouvelles que n'ont pas les éléments constitutifs
- Interactions, Auto-conservation et Régulations
- Organisation hiérarchique
- Flux d'énergie sont permanents et nécessaires

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

- Propriétés nouvelles que n'ont pas les éléments constitutifs
- Interactions, Auto-conservation et Régulations
- Organisation hiérarchique
- Flux d'énergie sont permanents et nécessaires

Ces propriétés (les principales) définissent un SOHO : *Self-Organizing Holarchic Open system*

Leur existence repose sur la thermodynamique des systèmes ouverts (Prigogine)

Table 1

Properties of complex systems to bear in mind when thinking about SOHO systems

• Non-linear	Behave as a whole, <i>a system</i> . Cannot be understood by simply decomposing into pieces which are added or multiplied together.
• Hierarchical	Are <i>holarchically nested</i> . The system is nested within a system and is made up of systems. The ‘control’ exercised by a holon of a specific level always involves a balance of internal or self-control and external, shared, reciprocating controls involving other holons in a mutual causal way that transcends the old selfish–altruistic polarizing designations. Such nestings cannot be understood by focusing on one hierarchical level (holon) alone. Understanding comes from multiple perspectives of different <i>types</i> and <i>scale</i> .
• Internal causality	Non-Newtonian, not a mechanism, but rather is <i>self-organizing</i> . Characterized by: goals, positive and negative feedback, autocatalysis, emergent properties and surprise.
• Window of vitality	Must have enough complexity but not too much. There is a range within which self-organization can occur. Complex systems strive for <i>optimum</i> , not minimum or maximum.
• Dynamically stable?	There may not exist equilibrium points for the system.
• Multiple steady states	There is <i>not</i> necessarily a unique preferred system state in a given situation. <i>Multiple attractors</i> can be possible in a given situation and the current system state may be as much a function of historical accidents as anything else.
• Catastrophic behaviour	The norm <i>Bifurcations</i> : moments of unpredictable behaviour. <i>Flips</i> : sudden discontinuities, rapid change. <i>Holling four-box cycle</i> : shifting steady-state mosaic.
• Chaotic behaviour	Our ability to forecast and predict is always limited, for example to between 5 and 10 days for weather forecasts, regardless of how sophisticated our computers are and how much information we have.

Propriétés nouvelles que n'ont pas les éléments constitutifs

Flux d'énergie permanents et nécessaires

Table 1

Properties of complex systems to bear in mind when thinking about SOHO systems

•Non-linear

•Hierarchical

Organisation hiérarchique

•Internal causality

•Window of vitality

•Dynamically stable?

•Multiple steady states

Climax

•Catastrophic behaviour

•Chaotic behaviour

Interactions, Auto-conservation et Régulations

Behave as a whole, *a system*. Cannot be understood by simply decomposing into pieces which are added or multiplied together.

system and is of a specific level always involves a balance of internal or self-control and external, shared, reciprocating controls involving other holons in a mutual causal way that transcends the old selfish-altruistic polarizing designations. Such nestings cannot be understood by focusing on one hierarchical level (holon) alone. Understanding comes from multiple perspectives of different *types* and *scale*.

Non-Newtonian, not a mechanism, but rather is *self-organizing*.

Connectance; diversité nécessaire mais pas suffisante

Must have enough complexity but not too much. There is a range within which self-organization can occur. Complex systems strive for *optimum*, not minimum or maximum.

There may not exist equilibrium points for the system.

There is *not* necessarily a unique preferred system state in a given situation. *Multiple attractors* can be possible in a given situation and the current system state may be as much a function of historical accidents as anything else.

The norm

Bifurcations: moments of unpredictable behaviour.

Flips: sudden discontinuities, rapid change.

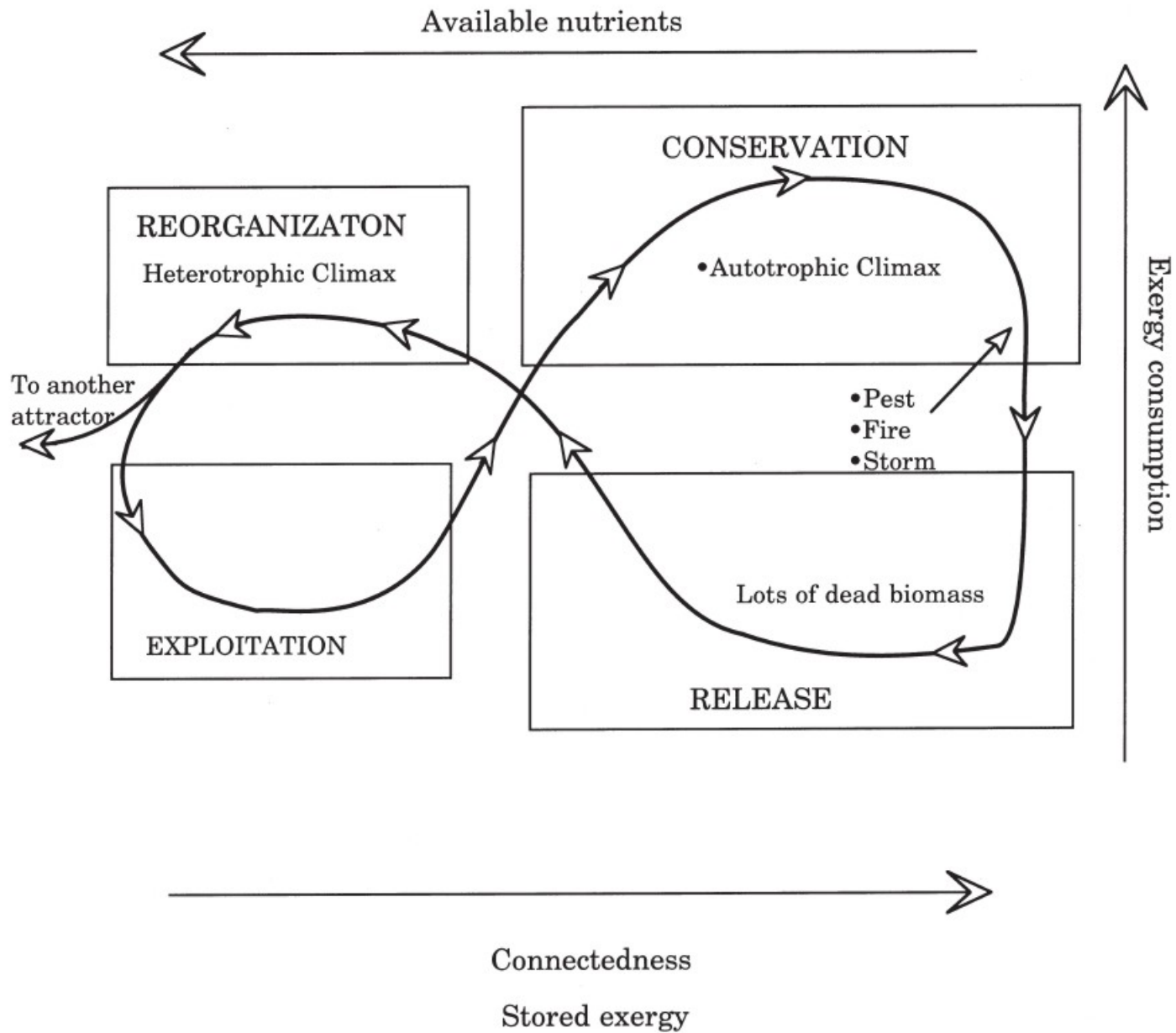
Holling four-box cycle: shifting steady-state mosaic.

Our ability to forecast and predict is always limited, for example to between 5 and 10 days for weather forecasts, regardless of how sophisticated our computers are and how much information we have.

Table 1

Properties of complex systems to bear in mind when thinking about SOHO systems

•Non-linear	Behave as a whole, <i>a system</i> . Cannot be understood by simply decomposing into pieces which are added or multiplied together.
•Hierarchical	Are <i>holarchically nested</i> . The system is nested within a system and is made up of systems. The ‘control’ exercised by a holon of a specific level always involves a balance of internal or self-control and external, shared, reciprocating controls involving other holons in a mutual causal way that transcends the old selfish–altruistic polarizing designations. Such nestings cannot be understood by focusing on one hierarchical level (holon) alone. Understanding comes from multiple perspectives of different <i>types</i> and <i>scale</i> .
•Internal causality	Non-Newtonian, not a mechanism, but rather is <i>self-organizing</i> . Characterized by: goals, positive and negative feedback, autocatalysis, emergent properties and surprise.
•Window of vitality	Must have enough complexity but not too much. There is a range within which self-organization can occur. Complex systems strive for <i>optimum</i> , not minimum or maximum.
•Dynamically stable?	There may not exist equilibrium points for the system.
•Multiple steady states	There is <i>not</i> necessarily a unique preferred system state in a given situation. <i>Multiple attractors</i> can be possible in a given situation and the current system state may be as much a function of historical accidents as anything else.
•Catastrophic behaviour	The norm <i>Bifurcations</i> : moments of unpredictable behaviour. <i>Flips</i> : sudden discontinuities, rapid change. <i>Holling four-box cycle</i> : shifting steady-state mosaic.
•Chaotic behaviour	Our ability to forecast and predict is always limited, for example to between 5 and 10 days for weather forecasts, regardless of how sophisticated our computers are and how much information we have.



Kay et al. (1999); Fig. 3

Propriétés des écosystèmes et des structures organisées

- Propriétés nouvelles que n'ont pas les éléments constitutifs
- Interactions, Auto-conservation et Régulations
- Organisation hiérarchique
- Flux d'énergie sont permanents et nécessaires

Ces propriétés (les principales) définissent un SOHO : *Self-Organizing Holarchic Open system*

Les **processus évolutifs** (« pression de sélection » au sens darwinien) s'appliquent au niveau des **interactions** (capacité de régulation et d'auto-conservation) et au niveau des **flux** (capacité à assurer leur pérennité)

En thermodynamique classique, pour qu'un système écologique (cellule, être vivant, écosystème) conserve sa structure, il faudrait qu'il conserve nécessairement un faible niveau d'entropie.

En réalité, comme les systèmes écologiques sont des systèmes ouverts et non pas isolés (au sens thermodynamique), ces principes ne peuvent s'y appliquer.

Prigogine (physicien belge d'origine russe) proposa dans les années 70 une « nouvelle » thermodynamique :

Si les réservoirs extérieurs d'énergie et de matière sont suffisamment grands pour rester dans un état d'équilibre, un système ouvert peut tendre vers un régime stationnaire, autre que celui d'équilibre thermodynamique : on parle d'état stationnaire de non-équilibre.

Seuls les échanges permanents avec l'extérieur permettent de s'affranchir de l'augmentation constante de l'entropie imposées aux systèmes isolés.

Quand le flux d'énergie cesse, ces structures disparaissent ou se transforment.

Il existe dans les systèmes vivants une circulation permanente d'énergie qui se caractérise par une succession de charge et de décharge (Patten *et al.*, 1977) :

(Patten B.C., Straskraba, M., Jorgensen, S.E. 1997. Ecosystem emerging: 1. Conservation. *Ecological Modelling*, 96: 221-284.)

Pour les **cellules** :

- énergie solaire
- anabolisme (synthèse de métabolites)
- catabolisme (dégradation des protéines)

Pour les **peuplements** :

- ingestion de proies
- respiration, excrétion , mortalité

Pour les **réseaux trophiques** :

- ingestion d'une proie
- mortalité par prédation

Pour les **écosystèmes** :

- stockage d'énergie sous forme de biomasse
- processus cataboliques de tous les individus

Les systèmes les plus aptes à dissiper l'énergie accumulée seraient sélectionnés (Schneider & Kay, 1994).

(Schneider E.D. & Kay J.K. 1994. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Mathematical and Computer Modelling*, 19(6-8): 25-48.)

Un écosystème développé ou mature doit augmenter ses possibilités de dissipation d'énergie. Pour cela, il doit développer des structures plus complexes et accroître sa structuration hiérarchique pour faciliter la dégradation d'énergie.

Les écosystèmes sont à l'intersection de 2 tendances opposées : la succession des états qui tend vers l'homogénéisation et la diversification qui tend vers l'accroissement du flux d'énergie (Johnson, 1994).

(Johnson L.. 1994. Pattern and process in ecological systems: a step in the development of a general ecological theory. *Canadian Journal of Fisheries aquatic Sciences*, 51: 226-246.)

A l'échelle écologique (= succession dynamique dans le temps d'états stables), l'écosystème tend vers un état stable, le climax; c'est un niveau d'homogénéité important. A l'échelle de l'évolution (= diversification en espèces et structures), il y a complexification des cheminements en énergie pour accroître le flux global d'énergie traversant le système.

Les groupements - Les moyens d'étude

↑
Biologie cellulaire, moléculaire ...
↓

Individus : physiologie, éthologie

Population : collection d'individus de la même espèce possédant des propriétés spécifiques (densité, sex-ratio, structure démographique, taux de natalité, mortalité) - dynamique des populations, autoécologie

Métapopulation : ensemble de populations, plus ou moins chevauchantes, échangeant des individus (immigration, émigration) et/ou des gènes - métapopulation

Communauté : ensemble de populations partageant le même espace en même temps; prise en compte des interactions biotiques et abiotiques - synécologie

Écosystème : ensemble de communautés traversées par un flux d'énergie et de matière - écologie

??
↓

Toutes les propriétés énumérées ci-dessus sont communes aux différents niveaux d'organisation (de la cellule à l'écosystème), mais est-il possible de généraliser et dire que les écosystèmes ne sont que de grands organismes (théorie de l'organicisme), voire aller plus loin ?

Conclusion "Ecosystèmes" : Généralisation de la théorie des systèmes

Non, différence surtout dans les possibilités de maintien de l'intégrité et de la stabilité à long terme.

En théorie des systèmes : plus les voies de circulation de l'énergie sont nombreuses, plus un système est capable de s'auto-réguler.

En d'autre terme, un système est persistant si tout blocage du flux d'énergie/matière en tout point du réseau est compensé par la mise en fonction d'un autre cheminement.

Dans les écosystèmes, il y a stabilité sur une très grande échelle temporelle car il y a souvent redondance. Toutes les interactions sont viables (car elles existent depuis longtemps), mais toutes ne sont pas nécessaires.

Aux niveaux inférieurs, soit disparition pure et simple, soit attente de conditions plus favorables avec formes de résistance ou de dissémination à longue distance.

Au niveau de l'organisme (intermédiaire entre niveau cellulaire et niveau écosystème), les boucles de régulations du système endocrinien sont complexes et multiples, mais témoignent d'un niveau de complexification tel que des alternatives sont possibles pour assurer la stabilité et l'intégrité de l'individu.

Conclusion "Ecosystèmes" : Généralisation de la théorie des systèmes

En s'élevant dans les différents niveaux d'organisation, **départ d'un niveau où toutes les interactions sont nécessaires et où il n'existe pas d'alternative ou en tout cas très peu d'alternatives (niveau moléculaire, cellulaire) pour arriver à un niveau 'baroque', avec redondance dans les écosystèmes complexes.**

Mais aussi **différence d'échelle** (micron et kilomètre), donc différence des **conditions externes** (milieu ambiant) :

- à **petite échelle**, stabilité plus facile à atteindre : notion de milieu intérieur
développement de fonctions pour maintenir l'intégrité et la stabilité du milieu interne en cas de fluctuations externes
- à **grande échelle**, fluctuations nombreuses possibles, donc il faut en permanence ajuster
développement de redondances pour assurer un nouveau cheminement de l'énergie et de l'information en cas de blocage

Applications de ces connaissances à la compréhension des systèmes anthropiques

- Structuration de réseaux de communications (Internet, Téléphone)
- Entreprises étendues : une structuration hiérarchique avec distribution du travail (réseau des concessionnaires et sous-traitants)
- Processus de décentralisation : délégation de pouvoir/décision à des niveaux inférieurs
- États fédérés : opposition avec les états unitaires
- Construction Européenne : nécessité d'une constitution commune

Quelles connaissances retenir de ce module « Ecosystèmes »

- ✓ Degré d'organisation supérieur : Biocénose, Biotope ET Interactions
- ✓ Stabilité ... « instantanée », tout système évolue dans le temps
- ✓ Vision moderne d'un écosystème : les interactions incluent l'échange d'information (bi-directionnelle)
- ✓ Eau : un élément indispensable à la Vie; le vecteur essentiel de l'énergie
- ✓ Couplage Océans-Atmosphère
- ✓ Interprétation « énergétique » des processus écologiques (ex: survie < croissance < reproduction)
- ✓ Contrôle des populations et des espèces : habitat, prédation (parasites/pathogènes), ressources alimentaires
- ✓ Théorie de l'information : hiérarchisation des systèmes, diversité, redondance
- ✓ Modélisation (et prise en compte) des relations trophiques; les relations non-trophiques sont moins étudiées et/ou moins souvent prises en compte
- ✓ Interactions durables (trophiques ou non) ont des répercussions d'un point de vue évolutif
- ✓ Maintien d'un système thermodynamiquement ouvert : circulation continue d'énergie (donc de matière) et cycles
- ✓ Stabilité à long terme = redondance ... ou alors stabilité du milieu environnant

Une question de méthode

- ✓ Relations de cause à effet : pas d'évidence, il faut expérimenter
- ✓ Parcimonie
- ✓ Problèmes de changement d'échelle