

CHAPITRE VI : Evolution des biocénoses

1- Notion de succession :

Malgré leur immuabilité apparente, les écosystèmes sont en perpétuel changement. Le cycle de la matière et le flux de l'énergie les traversent sans interruption à l'intérieur des biocénoses, les organismes meurent et naissent sans arrêt. Malgré cette intense activité, l'équilibre dynamique réalisé fait que la physionomie et la structure des communautés ne varient pas sensiblement, même sur une période de temps prolongé. Dans un cycle incessant et auto-entretenu, le hêtre remplace le hêtre, le lombric remplace le lombric.....Cependant, une perturbation d'origine externe, brutale ou progressive, modification climatique ou action de l'homme par exemple peut rompre cet équilibre dynamique et la remarquable stabilité de l'écosystème.

Supposant que pour une raison quelconque un lac soit progressivement comblé par un apport de sédiment, qu'un incendie détruit une forêt ou encore qu'un champ situé dans une zone forestière soit abandonné. Dans chacun de ces exemples, on va assister à un phénomène appelé **succession écologique**.

2- Notion de climax :

Les espèces pionnières qui apparaissent dans des biotopes modifiés : plantes annuelles en général, lichens sur les laves récentes, puis être progressivement remplacés par d'autres végétaux vivaces puis ligneux. Cette succession écologique se poursuivra pendant des décennies voire plusieurs siècles jusqu'à ce qu'elle atteigne son stade ultime d'évolution dénommé **climax**.

Le climax désigne une association stable d'espèces qui caractérisent qualitativement et quantitativement l'ultime phase de développement d'une biocénose dans une succession.

- Notion de série :

On dénomme série la séquence complète d'une succession. Celle-ci est caractérisée par une séquence rigoureuse de stades dénommé serres, comportant chacun une biocénose particulière. Les communautés transitoires constituent les stades pionniers (stade de développement) de la succession par opposition au climax qu'en représente l'ultime stade évolutif.

- Climax climatique et climax édaphique :

Dans les cas extrêmes, si les facteurs écologiques sont localement trop défavorables, la succession ne pourra s'achever par développement d'un climax qui caractérise un état d'équilibre biocénotique avec le climax régional, mais sera bloquée à un stade moins évolué ou différent. On distingue donc deux types de climax, le premier dit climatique le second édaphique. Dans une région donnée, les conditions climatiques moyennes qui caractérisent les biotopes « normaux » vont induire des successions primaires ou secondaires qui conduisent à

un stade ultime d'équilibre dénommé **climax climatique**. Les sols évoluent parallèlement à la végétation au cours de la succession. A chaque climax correspondra une structure pédologique, donc un humus caractéristique. Dans certains biotopes inclus dans la même aire biogéographique peuvent s'observer des conditions écologiques particulières liées au relief, à la nature géologique des roches superficielles.....Ces différences dans la nature des facteurs microclimatiques et édaphiques vont se traduire par l'apparition de biotopes plus chauds ou plus froids, plus secs ou plus humides dans lesquels la biocénose tendra au cours de son évolution, vers un équilibre conditionné par les valeurs locales des facteurs édaphiques et climatiques, indépendamment du climat régional. Ainsi, à l'intérieur d'une même aire biogéographique à côté des biotopes dont les conditions écologiques locales sont normales et où s'est installé un climax climatique, se rencontreront là où le climax n'a pas pu atteindre le terme ultime de son évolution naturelle, des climax édaphiques (ou stationnels) associés à de multiples combinaisons de microclimats et de structure pédologique particulière.

3- Notion d'écotone :

C'est la zone de contact entre deux écosystèmes différents ou encore deux stades successionnels différents d'une même serre. L'écotone se caractérise par un brutal changement dans la composition des peuplements, liés à une discontinuité, donc un brutal remplacement des espèces au long d'un gradient de l'environnement. Les écotones apparaissent dans deux cas différents : soit quand survient un changement brutal dans la nature du milieu (limite entre biotopes terrestres et aquatiques, entre face nord et sud d'une montagne, entre deux types de sols très distincts), soit lorsqu'une espèce ou une forme de vie est tellement dominante et marquée à un tel point l'habitat que la limite de sa zone de distribution coïncide avec celles de la plupart des autres espèces.

Les écotones sont d'autant plus accusés qu'ils correspondent à un gradient plus abrupt des facteurs abiotiques. Ainsi, l'écotone propre au forêt méditerranéenne-garrigue récemment incendié ou forêt caducifoliée tempérée-forêt de conifères est marquée par de brutales variations dans l'éclairement, la température superficielle, l'humidité, le ph des sols.....

- Caractéristiques structurales et fonctionnelles des écotones :

Au niveau de l'écotone, la biocénose comporte non seulement des espèces présentes dans chacune des communautés en contact mais encore des espèces qui lui sont propres. La richesse et la diversité spécifique ainsi que la densité des populations sont supérieures à celles propres aux deux écosystèmes frontaliers. Ce phénomène est appelé « effet de haie » car il est particulièrement patent au niveau de cet écotone particulier, créé par l'homme, qui est une haie plantée en bordure d'un champ.

De part et d'autre de l'écotone, on constate un certain chevauchement des peuplements propres à chacun des écosystèmes. Cependant, ce dernier n'est pas distribué de façon symétrique. De façon générale, les biocénoses des écosystèmes climatiques vont exploiter les stades successionnels immatures d'écosystèmes moins évolués qui les jouxtent l'autre côté de l'écotone ou prédomine le tapis végétal herbacé. En exploitant celui-ci, ils empêchent la phytocénose de la savane d'évoluer vers un stade plus diversifié et donc plus proche de la

maturité : le prélèvement des graines par les oiseaux, le broutage des jeunes arbres par les mammifères herbivores interdisent aux stades successionnels plus avancés de se développer. La transition vers les peuplements arborés et donc bloquée de l'écosystème demeure à un stade immature.

- **Notion d'écocline :**

Lorsqu'un facteur écologique présente une variation d'intensité selon un gradient géographique, les changements observés dans la structure et la composition des biocénoses en fonction du facteur considéré constituent une écocline.

Il existe une remarquable analogie entre la succession des biocénoses dans le temps au cours d'une série progressive ou régressive et celle observée en fonction de leur localisation géographique dans une écocline.

La succession hydrarchique qui se déroule au centre d'une tourbière et conduit à l'édification d'une tourbière bombée puis à l'installation d'un boisement de conifères, est analogue à l'écocline que l'on observe depuis le milieu de cette tourbière jusqu'au bois d'épicéas qui l'entoure selon un gradient d'hydrophilie décroissante.

4- Concepts de successions écologiques :

a- Principaux types de succession :

On distingue les successions autogéniques et allogéniques. Les successions autogéniques proviennent d'un processus biotique s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème. Elles résultent du développement d'une communauté sur un biotope initialement perturbé et de son évolution au cours du temps vers un écosystème dont la structure et les peuplements sont de plus en plus complexes. On dénomme de ce fait, **série progressive** l'ensemble des divers stades successifs que comporte la succession.

A l'opposé, les successions allogéniques résultent de l'influence des facteurs perturbateurs d'origine extérieure à l'écosystème. Dans les milieux continentaux, ces derniers peuvent être par exemple l'incendie ou l'exploitation des boisements par l'homme. Les successions allogéniques engendrent souvent des biocénoses instables et peuvent même parfois aboutir à la destruction totale de l'écosystème. Les successions allogéniques engendrent généralement des séries régressives dont les divers stades évolutifs possèdent des peuplements de plus en plus appauvris. Dans certains cas favorables, leurs évolutions ne conduisent pas à une dégradation totale du couvert végétal mais à la constitution d'un dysclimax, très différent dans sa composition spécifique de la phytocénose primitive qui croissait sur le biotope avant que ne s'exerce l'action du facteur allogène perturbateur. Une autre distinction importante concerne la différence entre succession primaire et secondaire, les successions primaires caractérisent l'établissement d'une biocénose climacique sur un biotope récemment formé : l'eutrophisation d'un lac provenant de la régression d'un glacier, la colonisation par la végétation d'une dune de sable vif ou d'une coulée de lave récente par exemple. Les

successions secondaires concernent les phénomènes de reconstitution du climax sur un biotope antérieurement perturbé (régénération d'une forêt après l'incendie par exemple).

- **Succession autogénique :**

Ce type de succession est parfaitement illustré par la reconstitution d'une forêt climacique sur un champ dont la culture a été abandonnée, il s'agit donc ici d'une succession secondaire puisqu'elle est induite par une double action de l'homme, donc en chacun cas spontané, caractérisé d'abord par la défriche de l'habitat climacique puis par l'arrêt de l'utilisation agricole du biotope ainsi transformé. Un premier stade de la succession se caractérise par l'envahissement du champ par les mauvaises herbes : graminées, thérophytes et Astéracées (**Erigeron**) la première année puis **Aster** la seconde année. Un second stade est marqué par l'apparition de plantes pérennes, en particulier de graminées coespiteuses (**Andropogon**) qui deviendront dominantes et constitueront une prairie subspontanée. Un troisième stade appelé **fruticé**, se développe 15 à 20 ans après l'abandon de la culture. Il est caractérisé par l'apparition de végétaux ligneux : buissons et jeunes pins. Son envahissement progressif par la végétation arbustive conduit à un stade pré forestier (boisement ouvert) puis à une forêt de pins. Une cinquantaine d'années après le début de la succession s'installent sous les conifères des espèces à feuilles caduques, chênes et noyers d'Amérique. Le dernier stade est marqué par l'installation progressive de la forêt climacique qui atteint son plein développement après 150 à 200 ans, et se caractérise par un peuplement mixte de feuillus.

- **Succession allogénique :**

+ **Séries régressive :**

Elles s'observent souvent par suite de l'action de l'homme, en particulier quand ce dernier transforme un écosystème forestier primitif en formation ouverte, arbustive ou buissonnante qu'il utilise pour la pratique de l'élevage et qu'il finira souvent par mettre en culture. Dans ces conditions, on va assister à une succession de stades caractérisés par des communautés végétales et animales de composition et de structure de plus en plus simplifiées (série régressive) au fur et à mesure que s'intensifie l'exploitation humaine du biotope.

+ **Succession primaire :**

Elles sont marquées par d'importantes modifications édaphiques puisque les sols s'édifient au cours de ces dernières. Les pédogénèses les plus rapides s'observent dans les régions tropicales, dans des successions primaires qui prennent lieu sur des coulées de laves. On a pu observer dans l'est du Congo, dans la chaîne des volcans Virunga, la genèse de sols profonds ouverts par une forêt pluvieuse subclimacique dans les trente années qui suivent une éruption.

- **Successions cycliques :**

On peut rencontrer dans certaines circonstances des successions cycliques dans lesquelles le stade climacique par suite de causes catastrophiques naturelles ou anthropiques, est détruit plus ou moins rapidement par le sol nu.

On peut aussi rencontrer en quelques cas particuliers des groupements végétaux ayant une composition simple A, B, C dans lesquels l'espèce dominante de B ne peut germer et croître dans ses jeunes stades que sous le couvert de A, l'espèce dominante de C sous le couvert de B, enfin l'espèce dominante de A sous le couvert de C. dans ces conditions, la succession prendra un caractère cyclique dont la durée des stades successifs sera conditionnée par celle de la ou des espèces dominantes.

On peut observer par exemple de telles évolutions cycliques dans les landes atlantiques où l'incendie provoque un retour brutal au stade initial de la succession (sol dénudé). Ultérieurement s'installera un groupement pionnier de mousses et de lichens lequel va initier une série progressive classique avec tous d'abord des groupements herbacés, pelouses ouvertes puis pelouse fermée, puis des groupements ligneux, lande mésophile à ajoncs dominants, enfin la lande mésophile évoluée qui représente souvent le stade ultime de la succession (subclimax).

L'incendie va alors provoquer un retour brutal au stade initial : sol dénudé et le cycle recommence. Dans certains cas, la série progressive comporte un stade ultérieur de lande boisée et s'achève par l'installation d'une forêt climacique. Ici encore, l'incendie (ou la coupe à blanc) peut initier une nouvelle succession cyclique.

b- Caractères généraux des successions :

- Dynamique des biocénoses :

Au cours des successions, cette dynamique se caractérise par l'apparition et la disparition d'espèces, donc par des changements continus dans la structure des peuplements.

Les groupements végétaux caractéristiques des diverses étapes du sère comportent chacun leurs formes adaptatives qui conditionnent le sens et la vitesse de la succession.

Le développement de la communauté végétale exerce une influence profonde sur les caractères du biotope sur le plan édaphique, microclimatique (température, hygrométrie, vent). Sur celui de l'éclairement et la structure spatiale, la stratification devenant de plus en plus complexe.

+ Variation de la richesse spécifique :

Dans une succession aboutissant à un climax forestier, on constate qu'après une augmentation du nombre d'espèces constituant le cortège floristique dans les stades pionniers herbacés, puis une décroissance au stade fruticé initial, une nouvelle augmentation de la richesse spécifique apparaît au début du stade forestier (après une cinquantaine d'années) suivie d'une diminution au fur et à mesure que l'on se rapproche du climax.

Stades Plantes herbacées \longrightarrow Arbustes (Fruticées) \longrightarrow Arbres

De façon générale, le nombre d'espèces héliophiles important dans les premiers stades de la succession décroît au fur et à mesure que la végétation se développe tandis que celui des plantes sciaphiles augmente et devient maximum dans les phytocénoses climaciques. L'évolution de la richesse spécifique des zoocénoses car celle-ci s'accroît de façon assez régulière le long de la série progressive et culmine dans le climax. Le long de la séquence du sère, on constate que chaque espèce occupe indépendamment des autres constituants des peuplements le biotope optimal, la richesse spécifique s'accroissant avec la diversification des niches.

+ Variation de la diversité :

La tendance à l'accroissement de la richesse, de la densité et de la diversité des peuplements constituent une loi générale pour toutes les successions écologiques. Cependant, on constate souvent dans les phytocénoses correspondant aux stades successifs d'une série progressive, que le maximum de diversité spécifique est atteint aux stades préclassiques. Ce fait résulte en particulier de la coexistence d'espèces d'ombre et d'espèces héliophiles dans les communautés végétales propres aux stades forestiers jeunes (boisements ouverts). Cela leur confère une richesse spécifique supérieure au climax tout en ayant une équirépartition supérieure à celle des stades pionniers où l'abondance des espèces est beaucoup plus inégale, d'où la baisse de la diversité malgré l'importance de la richesse spécifique des formations buissonnantes.

Dans les peuplements animaux s'observent une évolution comparable, la diversité atteint son maximum au stade préclimacique. À l'image de ce que l'on remarque dans les phytocénoses, une réduction progressive de la dominance caractérise l'évolution des communautés animales au cours d'une succession. Cependant, une diminution paradoxale de diversité apparaît souvent au stade climacique. L'explication de ce phénomène tient en l'évolution de la nature des organismes qui constituent les biocénoses au cours d'un sère. Les stades pionniers sont en effet caractérisés par des espèces de taille généralement faible, de vie brève et ayant un potentiel biotique élevé. Une augmentation de la taille moyenne des espèces et un accroissement de leur longévité caractérisent l'évolution observée dans la composition des biocénoses au cours de la succession.

Les espèces inféodées aux biocénoses climaciques possèdent une grande taille, une forte longévité, un cycle vital complexe et un faible potentiel biotique, ces caractéristiques générales communes aux espèces constituant les peuplements de tous climax expliquent leur moindre richesse spécifique. L'accroissement de la compétition interspécifique lié aux caractères écologiques des espèces appartenant aux biocénoses climaciques, éliminant diverses espèces présentes aux stades préclimaciques de terme ultime de la succession. Il en résulte une dominance plus marquée dans les communautés propres aux climax.

- Flux d'énergie et cycle de la matière :

Ils subissent de profonds changements dans les biocénoses qui se succèdent dans un sère. Au cours d'une succession caractérisée par une série progressive, la biomasse par unité de surface

ou de volume occupée par la biocénose tend à augmenter de façon continue dans la mesure où est assuré l'apport en éléments minéraux nutritifs indispensables.

Au cours de la succession s'observent d'importantes variations de la productivité des communautés concernées. On constate que l'activité photosynthétique spécifique est maximale chez les espèces pionnières, intermédiaire pour celle de la fruticée et des boisements juvéniles, et les plus basses chez les espèces d'arbres climaciques.

+ Variation de la productivité :

La productivité brute et la productivité nette croissent jusqu'au stade intermédiaire plus ou moins préclimacique puis diminuent jusqu'au climax où la respiration tend à égaler la productivité brute de sorte que la productivité primaire nette tend vers zéro.

Ainsi, la productivité primaire nette augmente rapidement au début de la succession et culmine après une cinquantaine d'années. L'accroissement ligneux annuel se réduit au fur et à mesure que l'écosystème se rapproche du stade climacique puisque le peuplement arboré tend vers sa maturité. Dans ces conditions, la production en bois de l'écosystème forestier ne correspond plus qu'au remplacement des arbres âgés morts sur pied lorsque le climax est atteint.

Les forestiers tiennent compte de ces variations de productivité en fonction du temps pour fixer le moment de la coupe. Celui-ci correspond au stade où culmine la production en matière sèche.

En définitive, quand le climax est atteint, la productivité globale de l'écosystème est nulle car la biomasse totale ne s'accroît plus et la respiration des hétérotrophes consomme entièrement l'excédent de production primaire disponible. Par ailleurs, on constate que le flux d'énergie par unité de biomasse diminue au cours de la succession de sorte qu'il faut de moins en moins d'énergie pour maintenir en vie une quantité déterminée de matière au fur et à mesure que l'on considère des stades de plus en plus évolués de la succession. L'optimisation de l'usage du flux de l'énergie atteint son maximum au stade climacique.

c- Caractéristiques de l'évolution des biocénoses :

Au cours de l'évolution des écosystèmes, quatre types de biocénose se succèdent dans le temps. On rencontre régulièrement :

- Les stades pionniers :

Avec des espèces colonisatrices adoptant une stratégie de type r, ils sont les seuls à pouvoir se développer sur les milieux vierges. Un bel exemple nous est donné avec l'installation des premiers végétaux sur les îles volcaniques néoformées en Islande ou encore la formation d'une dune embryonnaire sur le littoral atlantique.

- **Les stades juvéniles :**

Qui caractérisent les écosystèmes jeunes. Dans la forêt cela correspond au gaulis (ou les arbres poussent en hauteur, en donnant des « gaules » alors que les branches inférieures disparaissent par manque de lumière) et au perchis (ou les arbres forment des « perches » atteignant un diamètre de 10 à 20 cm). Dans un lac jeune, où le plancton est encore peu actif, les eaux sont très pures, peu minéralisées et bien oxygénés, le lac est oligotrophe.

- **Les stades matures :**

Qui assurent le maximum de productivité, la forêt est maintenant présente sous forme de futaie. Le lac produit énormément de plancton, il devient eutrophe.

- **Les stades sénescents :**

Avec des espèces développant une stratégie de type k, aux niches écologiques nombreuses et pointues, contribuent à maintenir un équilibre qui caractérise le climax. On les trouve dans les vieilles forêts équatoriales qui ont une forte biomasse mais qui se contentent chaque année de remplacer les éléments qui meurent. Ils sont responsables de comblement progressif des lacs.