

---

Cours : Développement et évolution des écosystèmes

# Les successions écologiques

---

*Année universitaire 2010-2011*

Cours de O. MAIRE

*UMR 5805 « EPOC »  
ECOBIOC*

*Station Marine d'Arcachon  
2, rue du professeur Jolyet  
33120 ARCACHON*

*E-mail : o.maire@epoc.u-bordeaux1.fr*

# Notion d'écosystème, de biocénose et de biotope

➤ **Ecosystème (Tansley 1935)**: Ensemble formé par une communauté d'êtres vivants (ou **biocénose**) et son environnement physico-chimique (ou **biotope**).

➤ Malgré leur « **stabilité apparente** », un écosystème est un système dynamique qui tend à évoluer vers un état théorique stable, dit **climacique** (*Frederick Clements*) tout en étant capable d'évolution et d'adaptation au contexte écologique et abiotique.

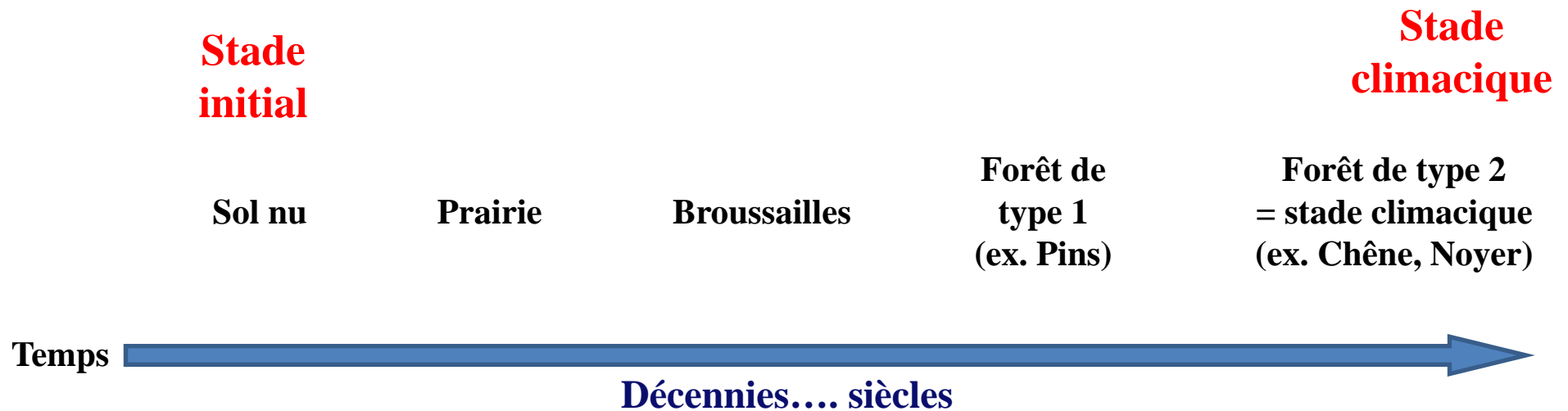
# Notion d'écosystème, de biocénose et de biotope

➤ Au sein d'un écosystème ayant atteint un certain **équilibre dynamique** (= stade climacique), la structure des communautés ne varie pas sensiblement, même sur des échelles de temps relativement longues.

→ **Remplacement d'un organisme par un organisme de la même espèce : la communauté a atteint l'équilibre avec son environnement physique.**

# Notion de succession écologique

➤ la succession écologique décrit le processus naturel d'évolution et de développement de l'écosystème depuis son stade initial vers son stade climacique.



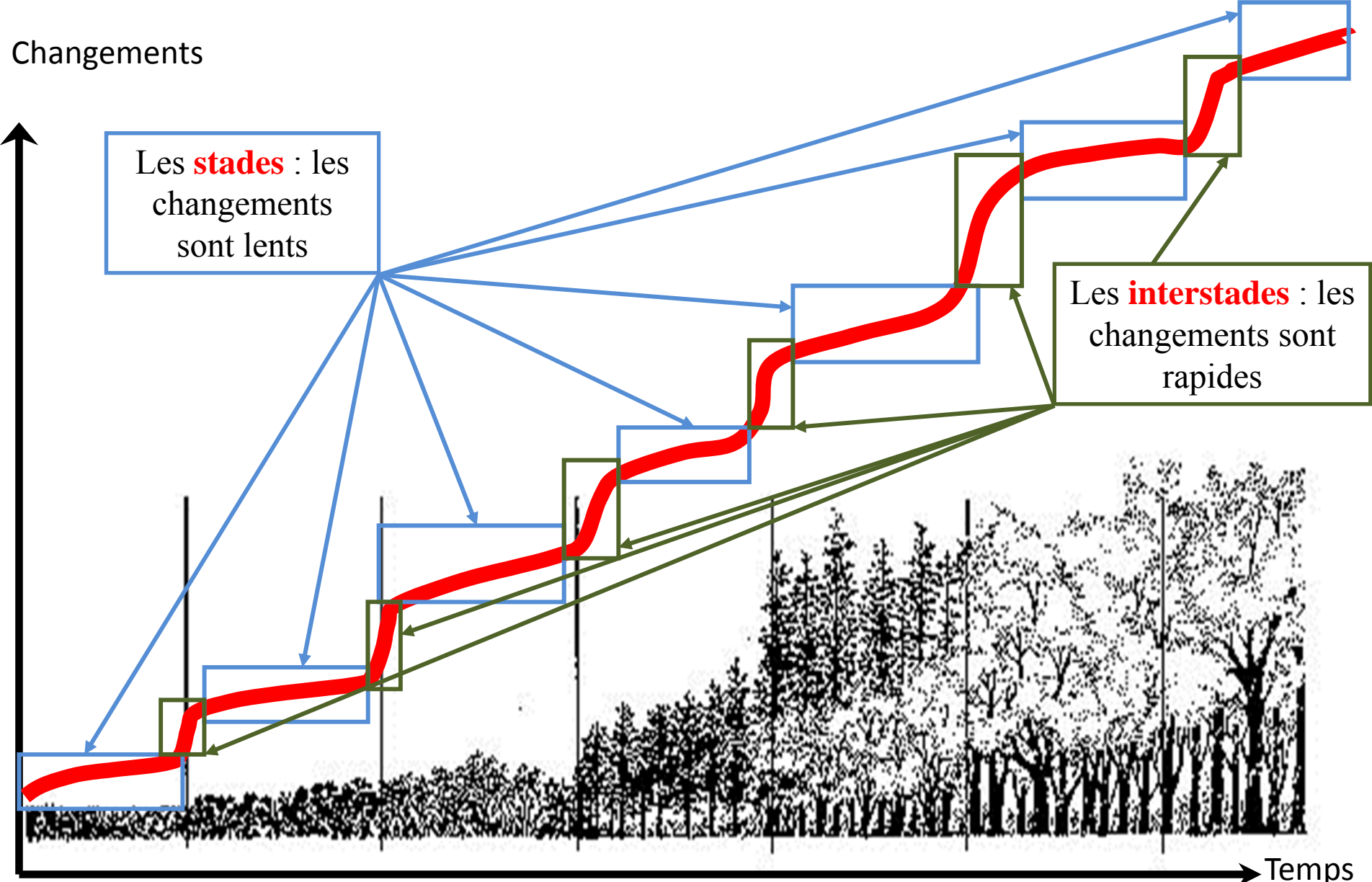
# Notion de succession écologique

➤ On dénomme **série** ou **sère** la séquence complète d'une succession. Elle est composée d'une séquence de stades possédant chacun leur biocénose.

<b>1<sup>ère</sup> année</b>	<b>2<sup>ème</sup> année</b>	<b>3<sup>ème</sup> à 18<sup>ème</sup> année</b>	<b>19<sup>ème</sup> à 30<sup>ème</sup> année</b>	<b>30<sup>ème</sup> à 70<sup>ème</sup> année</b>	<b>70<sup>ème</sup> à 100<sup>ème</sup> année</b>	<b>100<sup>ème</sup> année et plus</b>
<b>Prairie 1</b>	<b>Prairie 2</b>	<b>Broussailles</b>	<b>Jeune forêt de Pins</b>	<b>Forêt mûre de Pins</b>	<b>Forêt de transition</b>	<b>Forêt climacique</b>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Graminées</li> <li>• Eupatoire</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Graminées</li> <li>• Eupatoire</li> <li>• Aster</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Buissons</li> <li>• Carex</li> </ul>	+ Végétation sous bois		Pins → Chênes	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Chênes</li> <li>• Noyers</li> </ul>

**Recolonisation d'un sol nu abandonné par la végétation naturelle**

# Succession écologique: une succession de stades et d'interstades



# Les principaux types de successions

## ➤ Succession autogène vs. allogène:

- Les successions **autogènes** résultent d'un processus **biotique** s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème. Les modifications sont induites par les organismes eux-mêmes.
- Les successions **allogènes** résultent de l'influence de facteurs extérieurs à l'écosystème (ex. pollution, incendie). Les successions allogènes peuvent engendrer des séries régressives (peuplements successifs de plus en plus pauvres) pouvant aboutir à la destruction totale de l'écosystème.
- Les deux types de succession **ne s'excluent pas mutuellement** (→ importance des échelles de temps)

## ➤ Succession primaire et secondaire :

- Colonisation et développement vs. régénération (re-colonisation)

# Notion de succession primaire

- La succession est dite **primaire** lorsqu'elle débute sur un habitat vierge, dépourvu de sol en écologie terrestre
- La succession débute avec l'installation d'espèces qui n'ont pas besoin de sol pour survivre, les **espèces pionnières**.
- En écologie terrestre, la formation du sol (= **pédogenèse**) commence avec l'arrivée de lichens qui en se décomposant fourniront les premiers apports de matière organique
- Des plantes simples, telles que mousses et fougères, se développent sur la matière organique laissée par les lichens après leur mort
- Les plantes simples (mousses, fougères) meurent et se décomposent à leur tour, apportant plus de matière organique
- L'épaisseur du sol augmente permettant l'installation d'autres plantes (graminées).



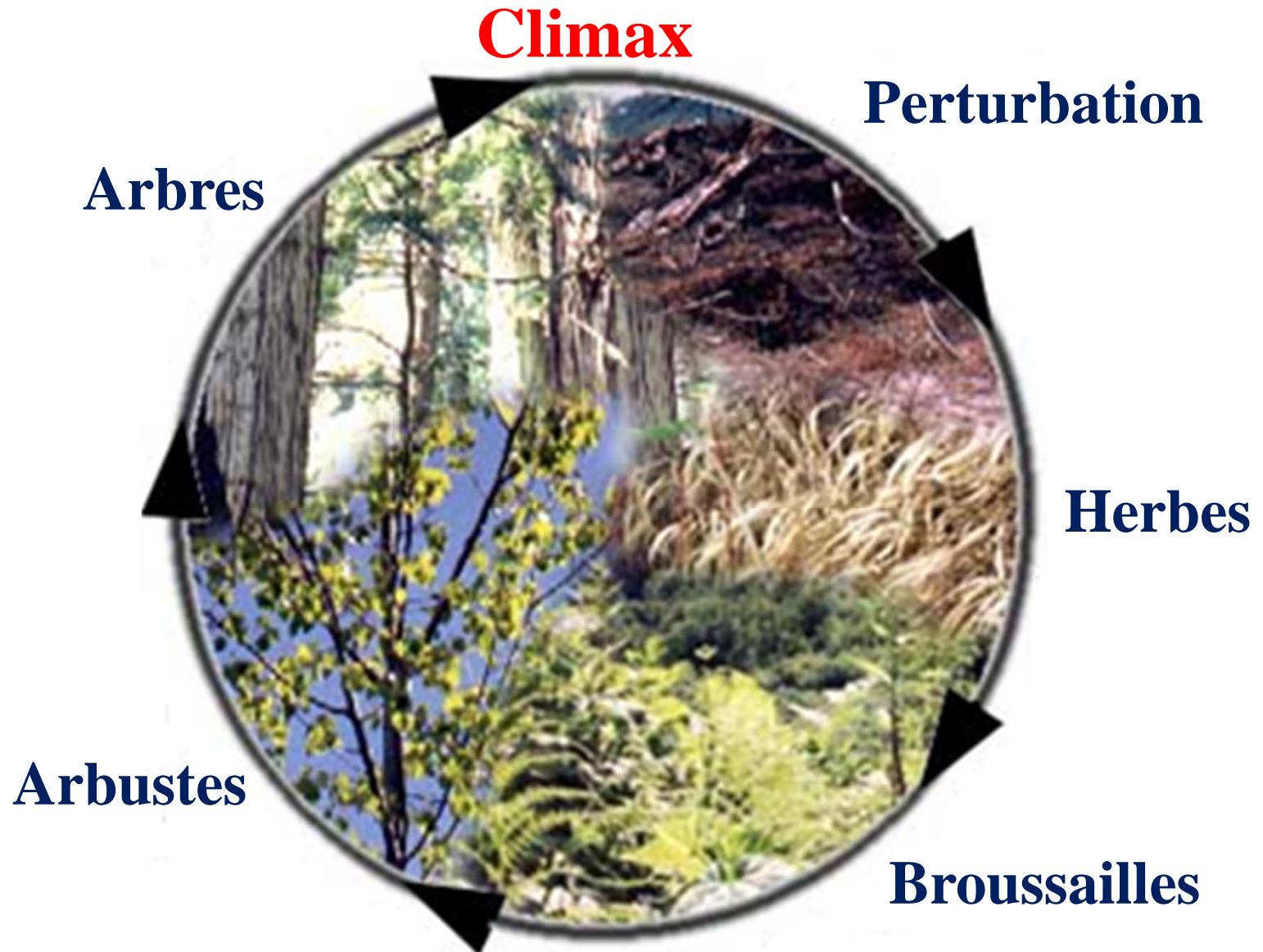
# Notion de succession primaire

- Ces plantes meurent et se décomposent à leur tour, apportant plus de sels nutritifs disponibles dans le sol
- Arbres et arbustes peuvent désormais se développer et survivre.
- Insectes, oiseaux et mammifères apparaissent au fur et à mesure des changements de stade.
- Ce qui était initialement un sol nu est désormais colonisé par une large variété d'organismes vivants.

# Notion de succession secondaire

- La succession est dite **secondaire** lorsqu'elle débute sur un habitat préalablement occupé par des organismes vivants et non totalement déstructuré (i.e., conservation du sol en écologie terrestre) après une perturbation (cf. notion de perturbation)
- Les espèces pionnières sont différentes que pour la succession primaire.

# Notion de succession secondaire



# Notion de succession primaire et secondaire

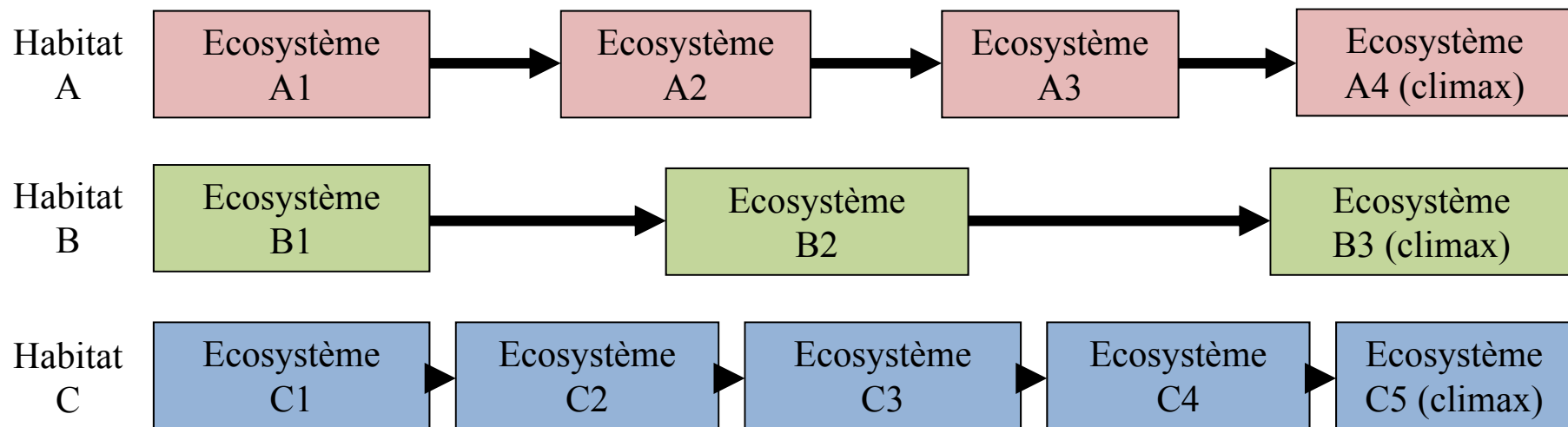
- La distinction entre les deux est parfois difficile en fonction de l'intensité de la perturbation (→ niveau de destruction de la communauté et de son environnement physico-chimique)
- Processus de succession essentiellement étudié en milieu terrestre et sur les végétaux
- **Communauté climacique:** Un assemblage mature et stable d'organismes vivants qui représente le stade finale d'une succession écologique.
- Au sein d'un écosystème avec une communauté climacique, les conditions continuent d'être propices pour l'ensemble des organismes de la communauté.
- Chaque écosystème particulier à son propre assemblage d'espèces climaciques, qui sont les organismes les mieux adaptés et qui persistent après le stade ultime de la succession.... jusqu'à une nouvelle perturbation!



Une communauté climacique ne signifie pas toujours présence d'arbres!  
→ herbes dans une prairie ou cactus dans un désert

# L'approche déterministe des successions (approche classique)

- **Théorie 1:** Pour un habitat dans une région donnée, la succession aboutit à un **climax prédéterminé**, c'est-à-dire qui peut être prédit.

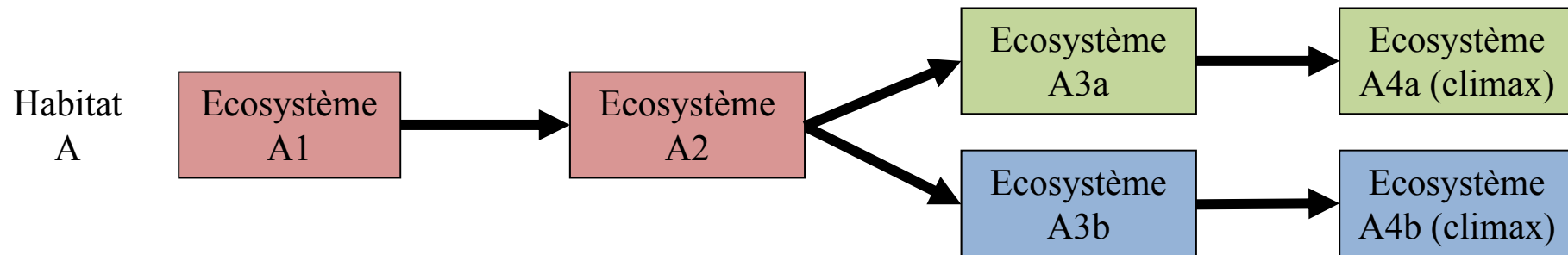


- C'est généralement le cas en milieu continental
- La dynamique des producteurs primaires l'emportent sur les interactions trophiques

# L'approche non déterministe des successions

(découverte plus récente)

- **Théorie 2:** Pour un habitat d'une région donnée, la succession peut suivre **des itinéraires différents** et aboutir à un climax ou à un autre



- Des interactions biotiques, non prévisibles au départ, déterminent l'itinéraire suivi par la succession
- On désigne sous le nom de *multiple "stable" states* (MSS) ou **switch-climax** ces climax différents dans un habitat donné
- Plus rares que les successions déterministes. Découvertes en milieu marin où elles sont plus fréquentes qu'en milieu continental

# Notion de succession primaire et secondaire

## ➤ Vitesses respectives des successions primaires et secondaires:

○ La succession secondaire est généralement cinq à dix fois plus rapide que la succession primaire car :

- La déstructuration de l'habitat est moins forte
- Il existe un stock de re-colonisateurs

## ➤ Succession progressive et régressive:

○ La succession est dite **progressive** lorsqu'elle conduit à une complexification de la composition et de la structure des biocénoses (e.g., succession primaire)

○ La succession est dite **régressive** lorsqu'elle conduit à une simplification de la composition et de la structure des biocénoses (e.g., succession secondaire causée par une dégradation du milieu sous l'action de l'homme)

# Notion de perturbation et de résilience des écosystèmes

- En écologie, une **perturbation** est un changement temporel de **courte durée et imprédictible** dans les conditions du milieu et/ou dans la composition des biocénoses suffisamment important pour induire un changement significatif de l'écosystème.
- La **résilience** écologique est la capacité d'un écosystème à retrouver un fonctionnement et un développement normal après avoir subi une perturbation importante.
  - correspond à l'amplitude maximale de la modification du paramètre considéré pour laquelle il y a une réponse **réversible** possible de l'écosystème



# Les différents types de perturbations

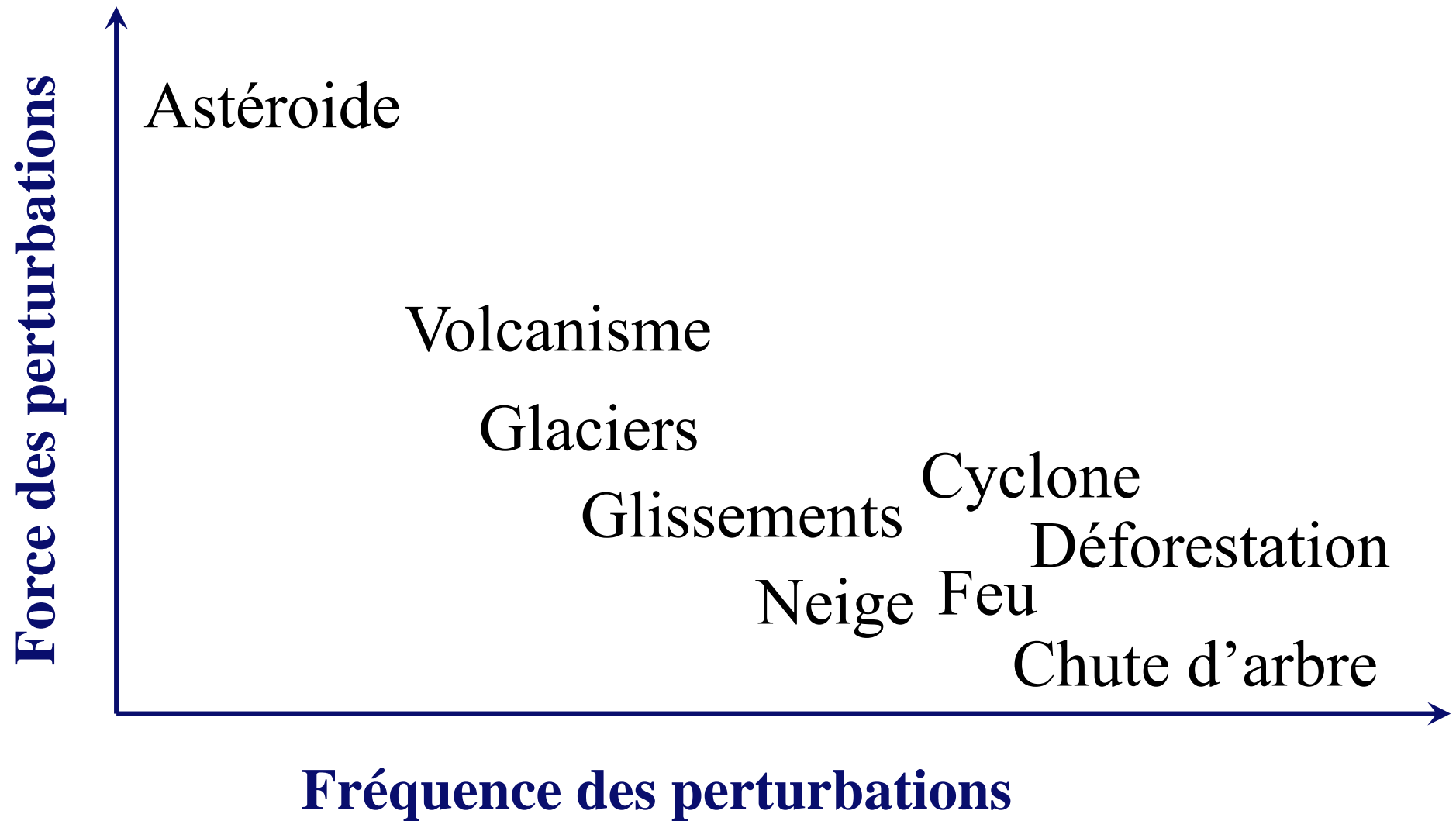
- **Naturelles:**
  - le volcanisme
  - l'eau solide (1) les glaciers
  - l'eau solide (2) neige et glace
  - l'eau liquide
  - le vent
  - les maladies
  - les animaux
  - Interactions entre eau et animaux
  - le feu
  
- **Humaines:**
  - agriculture et déprise rurale
  - déforestation et monoculture
  - eutrophisation et anoxie

# Les différents types de perturbations

- Tout ce qui va entraîner une modification « non négligeable » de la nature le l'environnement → même sur de petites échelles d'espace.

Ex: Ouverture dans la canopée provoquée par la mort d'un arbre

# Caractéristiques des perturbations physiques



## Notion de stratégie adaptative

➤ Tout au long du gradient successional, évoluent à la fois la **structure** et la **composition** des biocénoses:

- Les **1ers stades** sont dominés par des espèces qui ont pour caractéristiques principales une petite taille, un renouvellement de population rapide et qui présentent de fortes fluctuations d'abondance → ce qui leur confère le **maximum de chance de survie** dans un **écosystème relativement instable**.

- Les **stades climaciques** sont caractérisés par la dominance d'espèces de plus ou moins grande taille, peu fécondes et dont les populations sont stables → **plus compétitives** dans des **écosystèmes stables**.

➤ Dans chaque stade d'une succession, les populations constituant la communauté possèdent leur propre stratégie adaptative

→ **Stratégie  $r$  et  $K$**  (opportunistes vs. équilibristes)

# Notion de stratégie adaptative

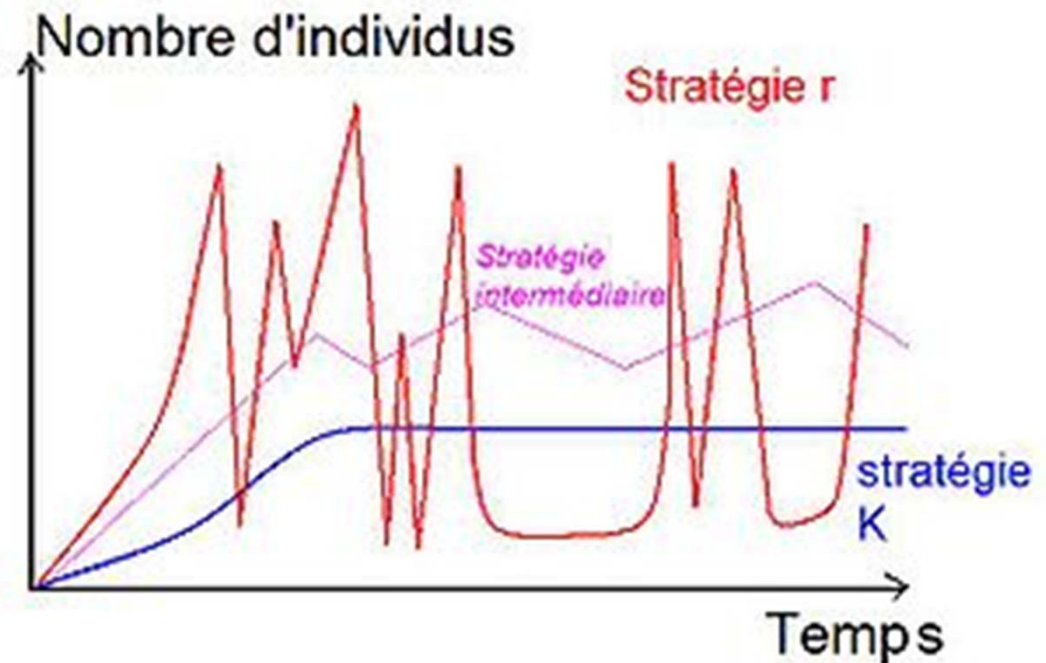
## ➤ Modèle évolutif r/K

Ce modèle décrivant l'évolution d'une population considère que **la variation de la population est proportionnelle à son niveau actuel et à l'écart relatif entre ce niveau actuel et le niveau maximum.**

Equation logistique:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$$

- $N$  : population
- $R$  : taux de croissance
- $K$  : valeur limite de la population



# Notion de stratégie adaptative

## Caractéristiques générales des premiers et derniers stades d'une succession

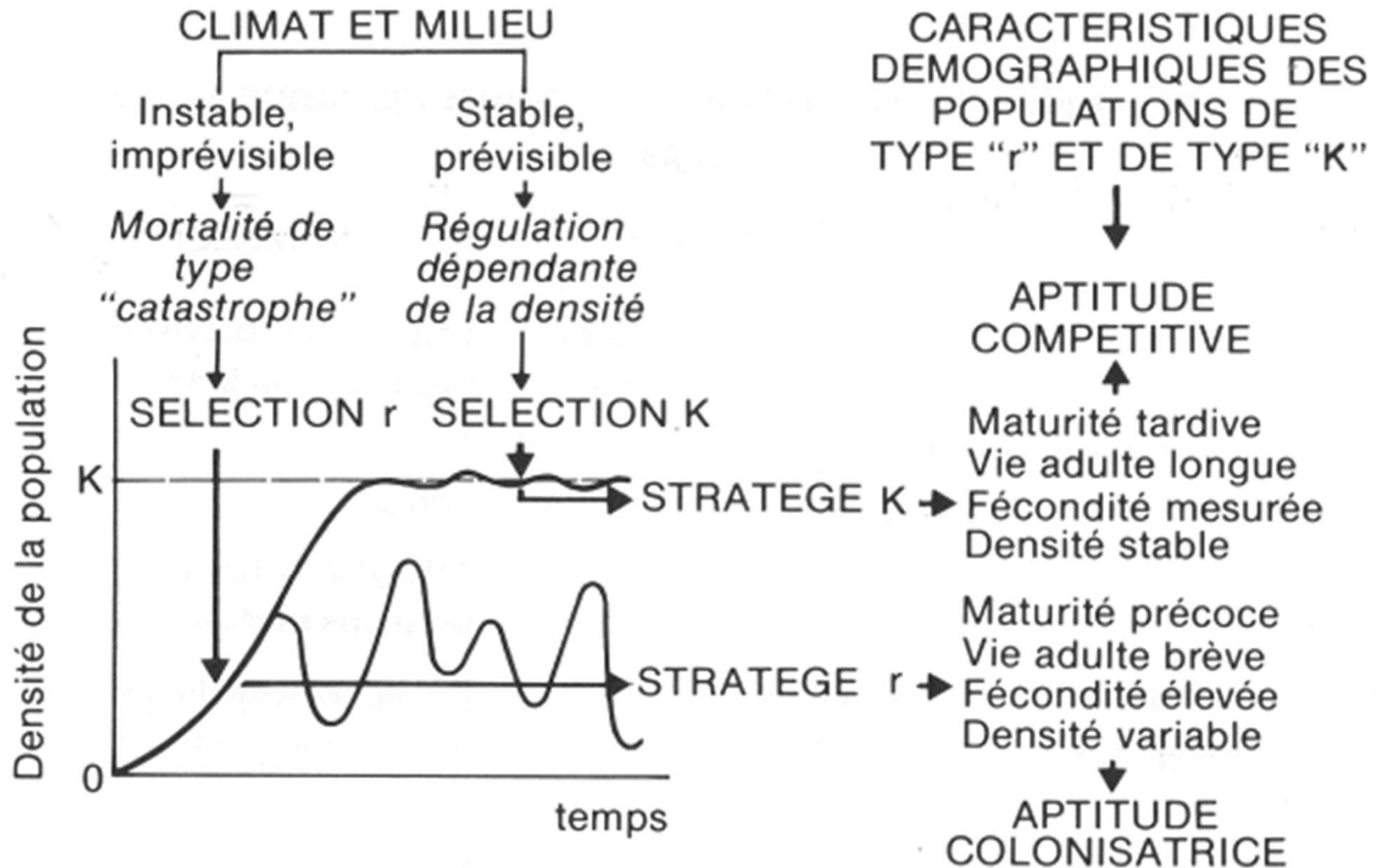
Caractéristiques	1ers stades	Derniers stades
Biotopes	Instables	stables
Croissance	rapide	lente
Longévité	faible	grande
Renouvellement des populations	rapide	lente
Fluctuations des populations	importantes	faibles
Compétition	faible	Intense (mais ajustement des niches)
Taille des individus	Petite	grande

**Stratégie  $r$**



**Stratégie  $K$**

# Notion de stratégie adaptative: résumé



**Quel est le mécanisme qui permet le passage d'un stade au suivant ?**

**Trois théories...**

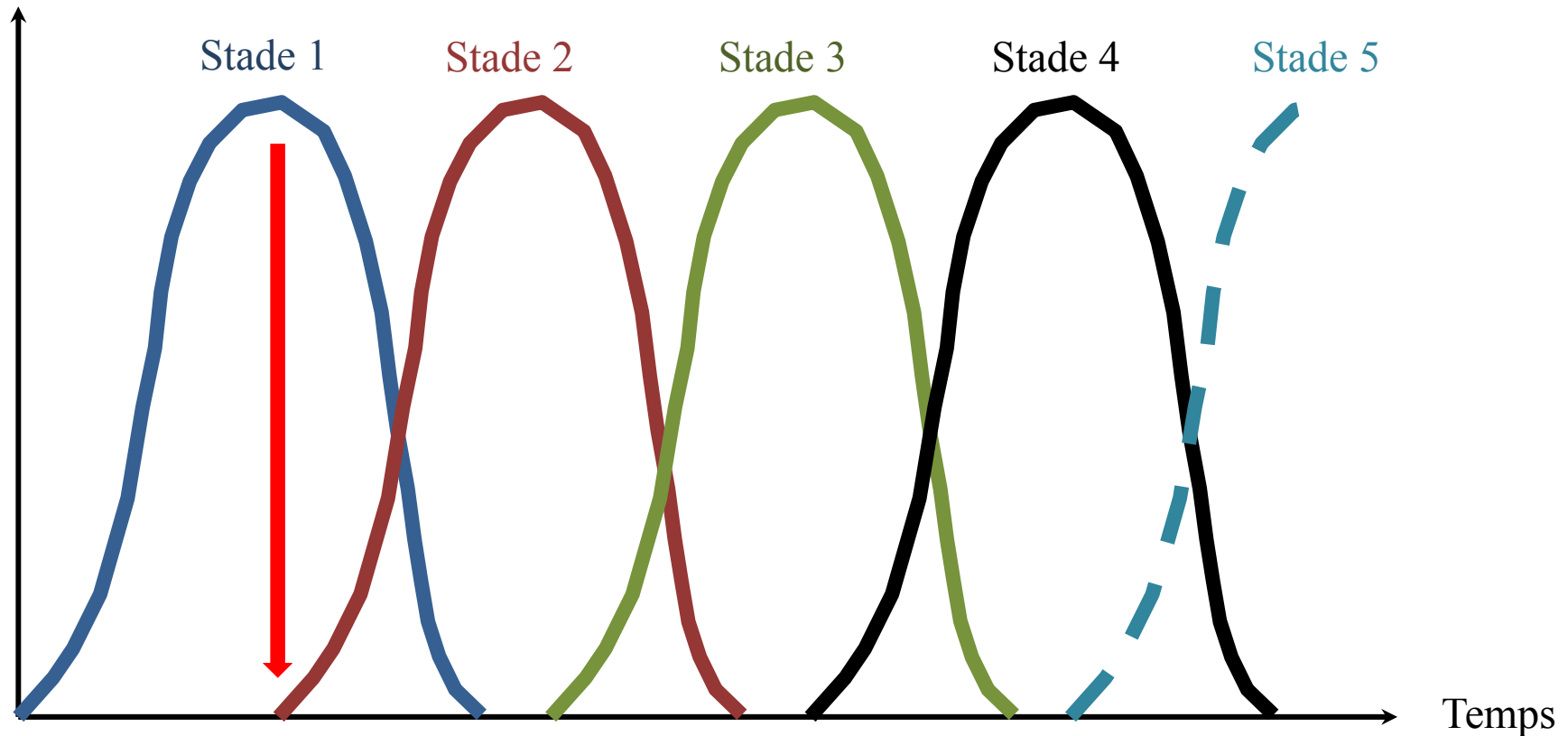


# Notions de facilitation, d'inhibition et de tolérance

- **Facilitation:** les premiers colonisateurs favorisent l'arrivée des suivants par une modification de l'environnement (création d'un sol).
- **Inhibition:** les premiers colonisateurs compliquent l'arrivée des suivants par une modification de l'environnement. Les colonisateurs tardifs doivent donc les «éliminer» (ex: végétaux intolérant à l'ombre)
- **Tolérance:** les premiers colonisateurs n'ont ni effet positif ni effet négatif sur l'arrivée des suivants (végétaux tolérant à l'ombre)

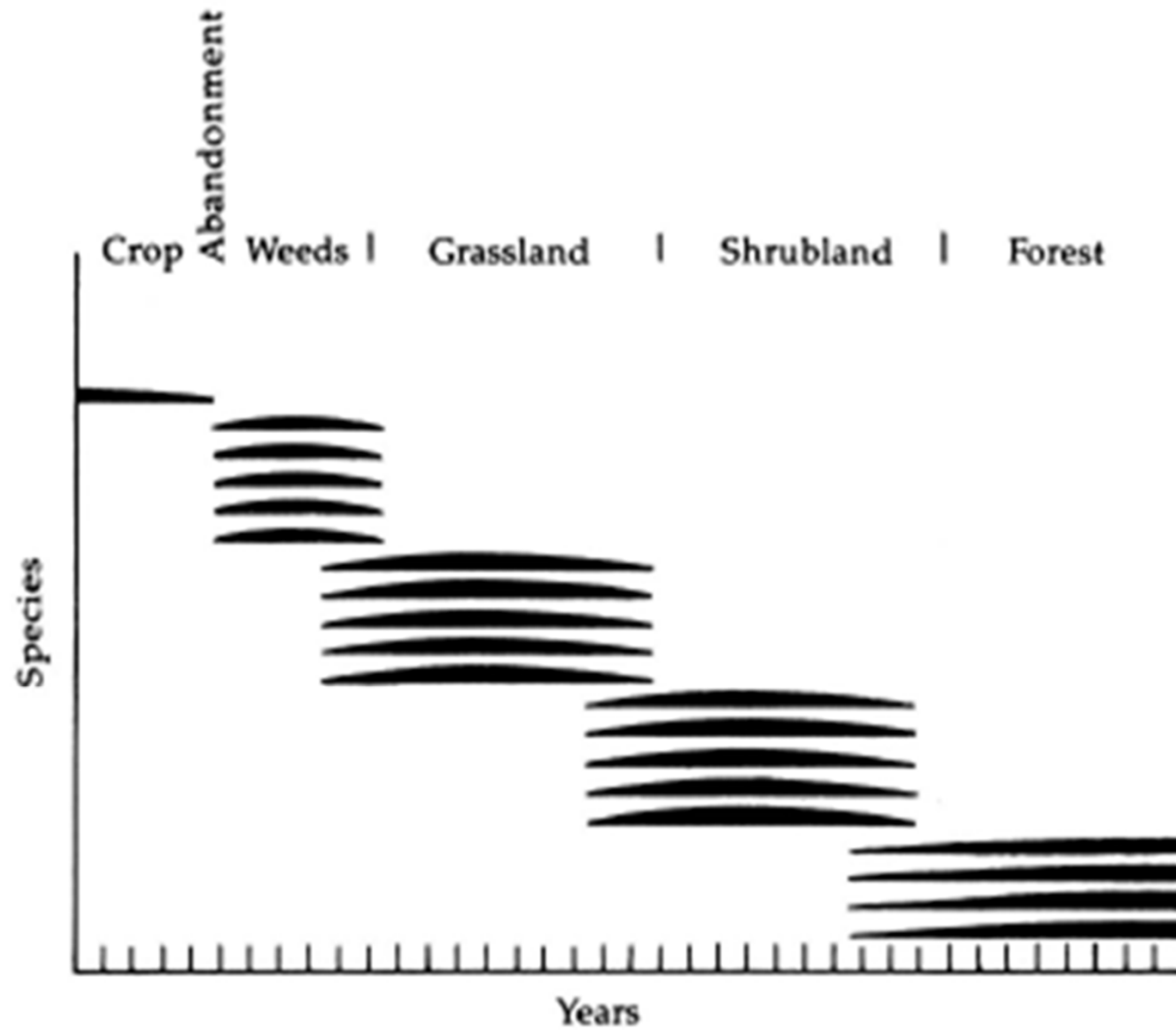
# Théorie de la facilitation

Abondance des espèces d'un stade



- Le stade antérieur favorise le développement du stade suivant, qui par la suite l'élimine.

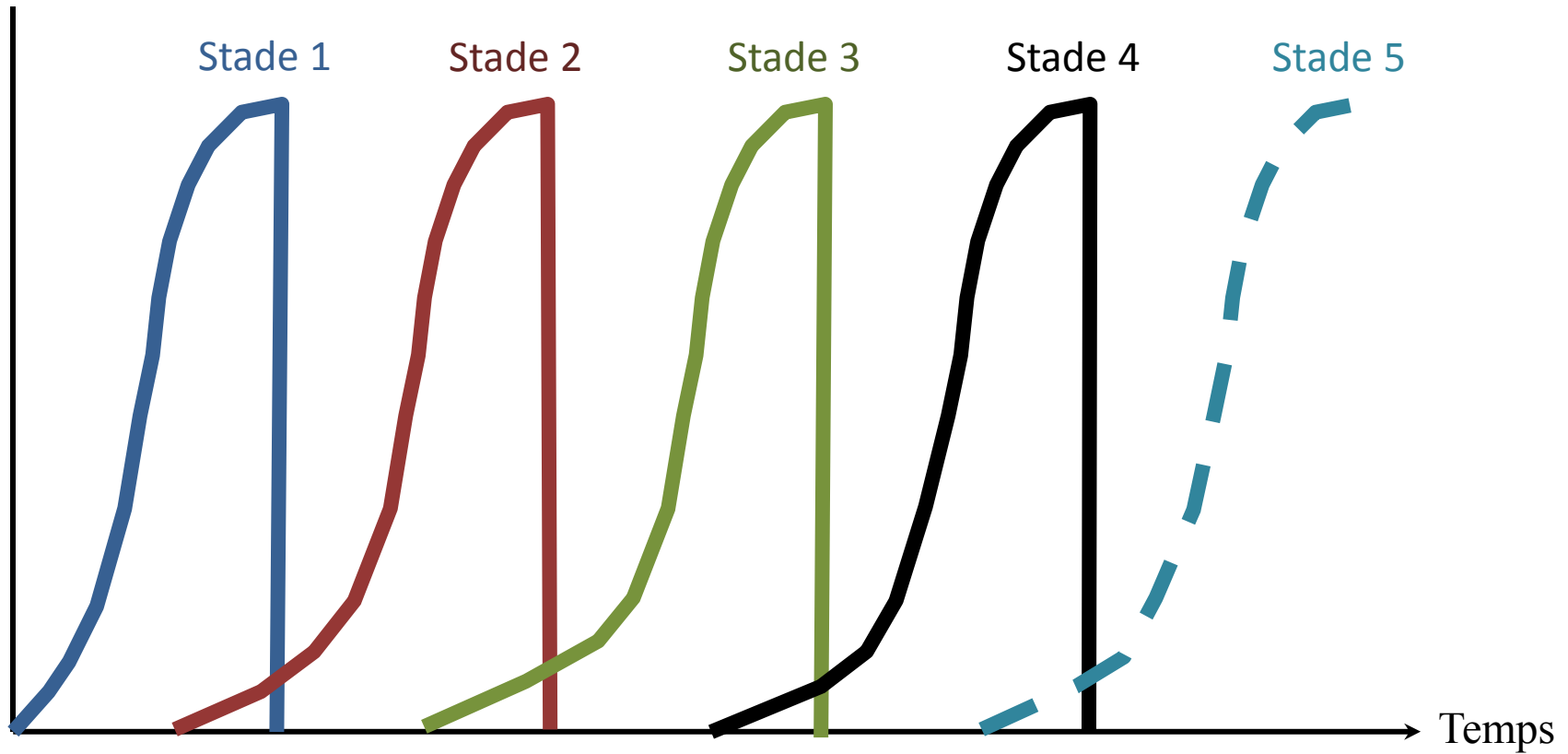
# Modèle de succession basé sur la facilitation



Egler (1954)

# Théorie de l'inhibition

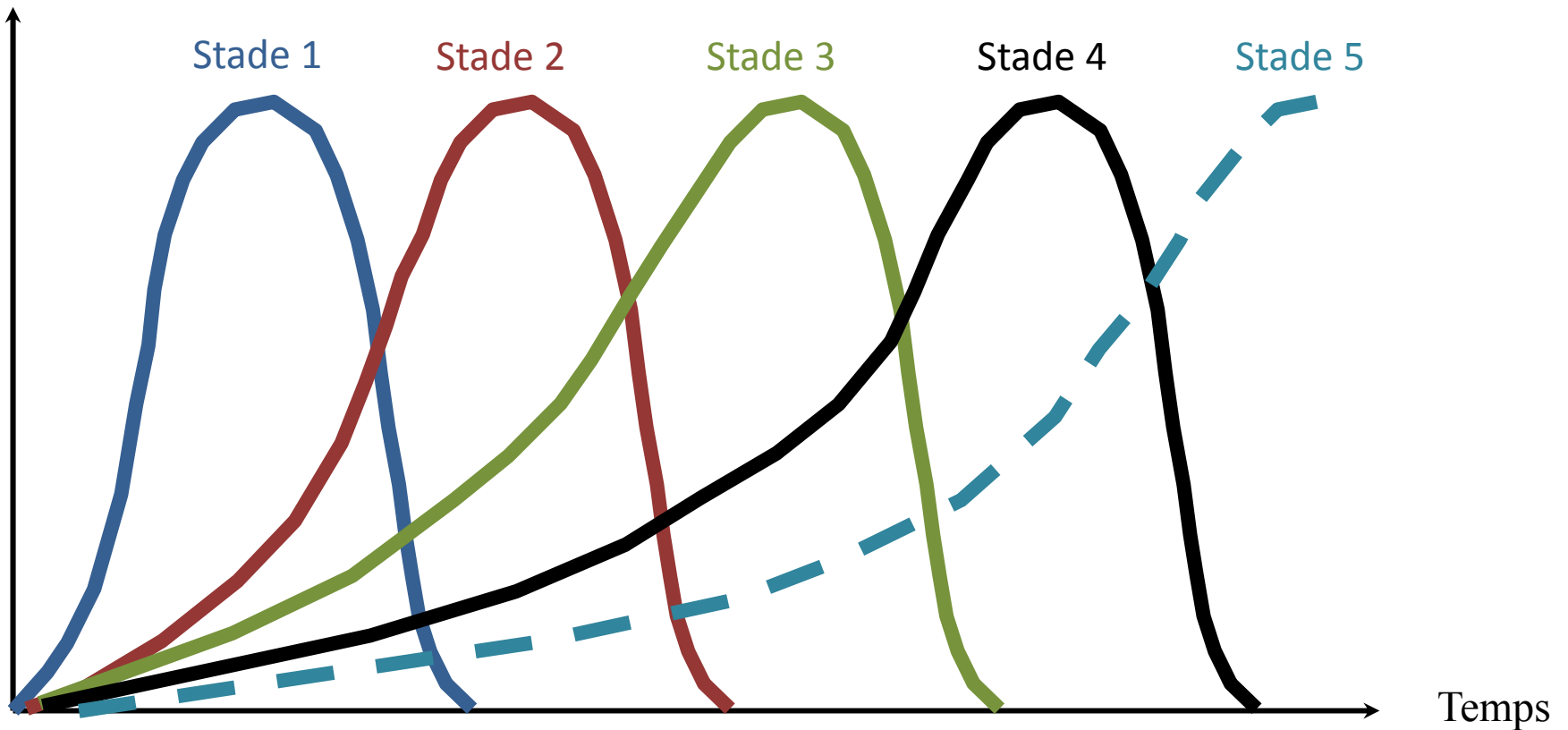
Abondance des espèces d'un stade



- Les espèces du stade en place empêchent ou gênent l'installation des espèces du stade suivant.

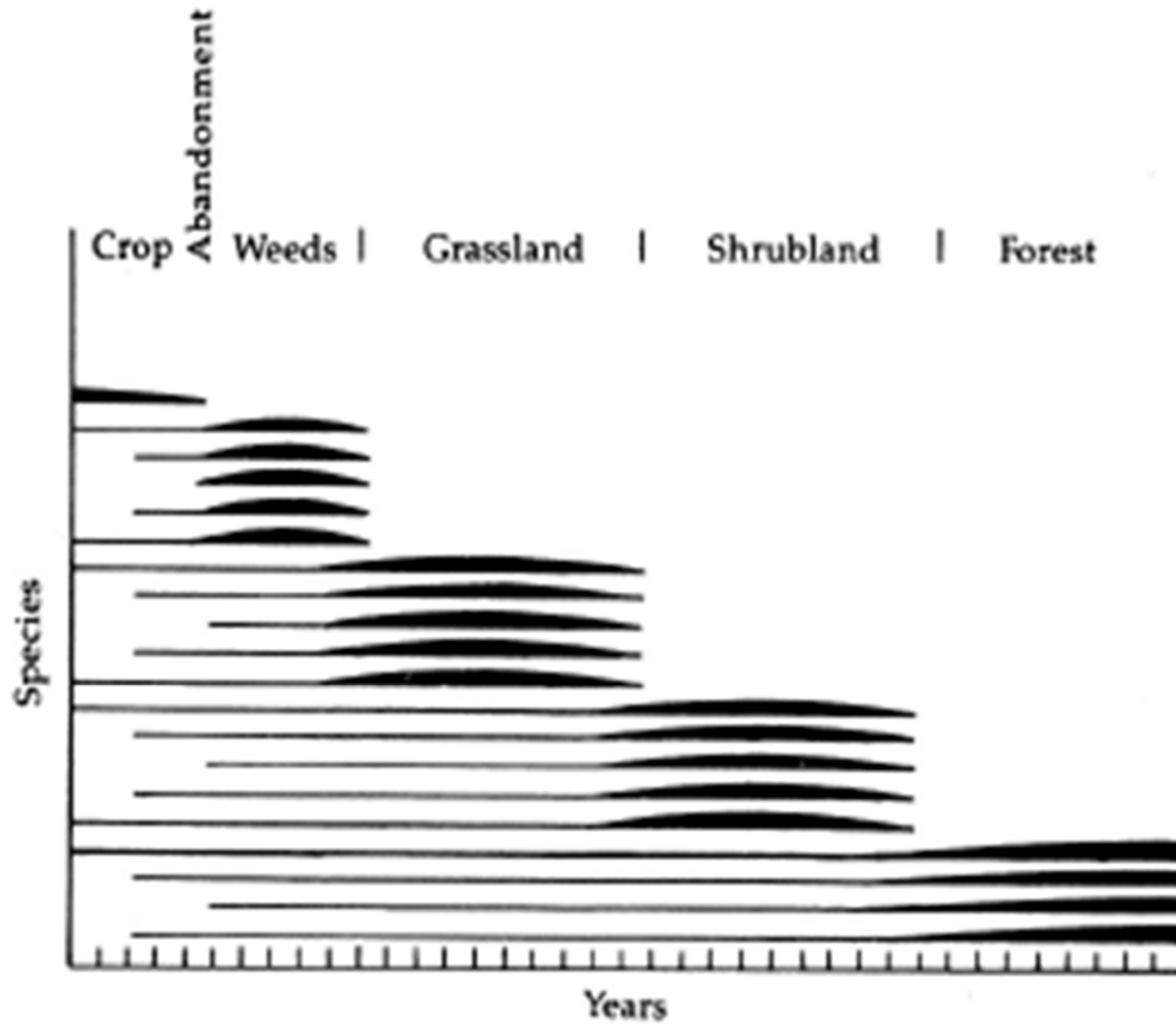
# Théorie de la tolérance

Abondance des espèces d'un stade



➤ La succession des stades ne correspond en fait qu'à la vitesse respective de développement des différentes espèces. Les espèces dominantes dans les stades pionniers ne facilitent pas l'installation de leurs successeurs : elles sont éliminées par ces derniers, plus compétitifs.

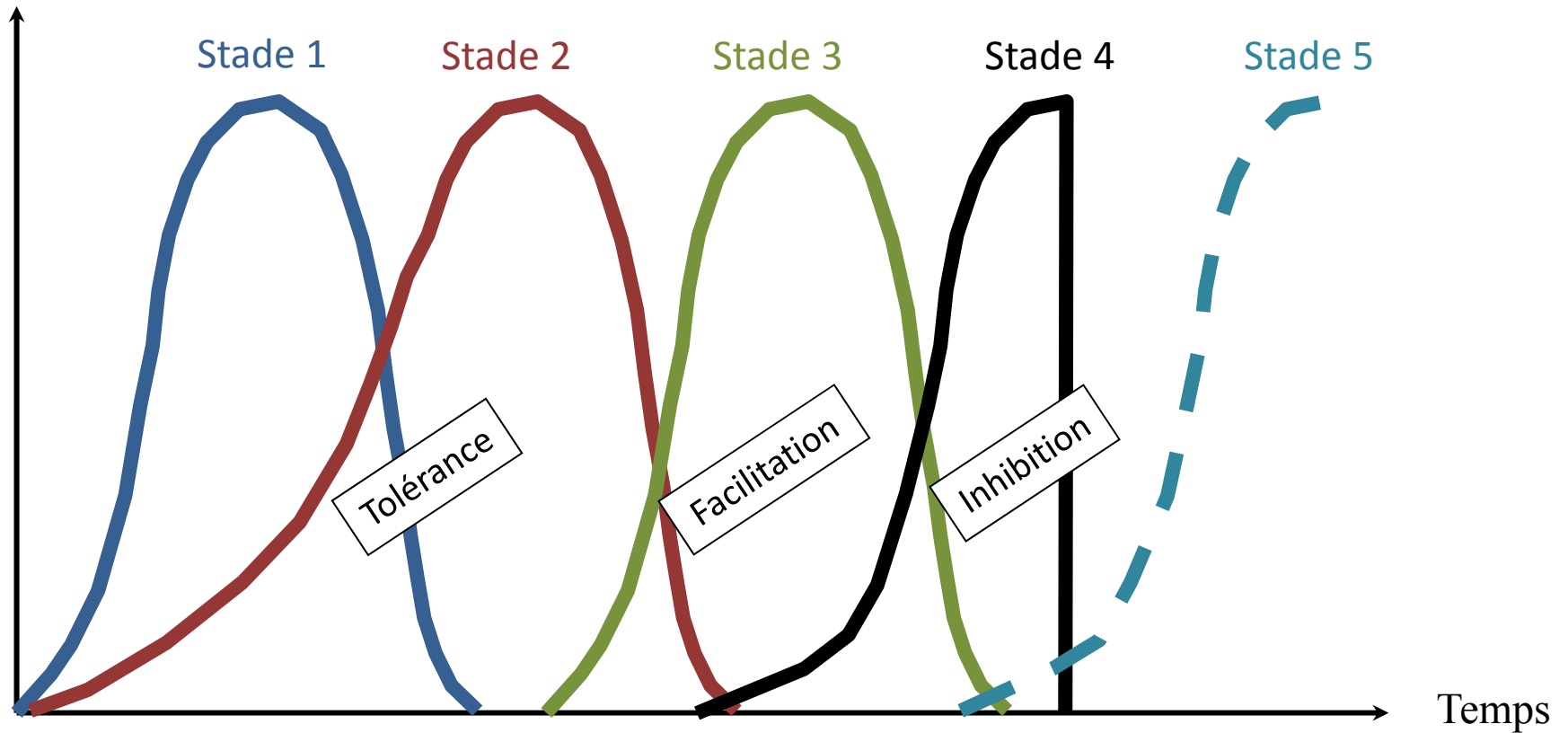
# Modèle de succession basé sur la composition initiale



Egler (1954)

# Facilitation, inhibition et tolérance

Abondance des espèces d'un stade



- Les trois théories s'observent dans la nature et peuvent se combiner au sein d'une même succession

# Résumé des changements intervenant au cours d'une succession

- Des espèces pionnières colonisent un site perturbé ou vierge. → Formation d'un sol.
- Modification des conditions environnementales (ex. lumière).
- De nouvelles espèces remplacent les espèces existantes car elles sont plus compétitives (adaptées) dans ce nouvel environnement.
- Ces nouvelles espèces altèrent à leur tour les propriétés physiques et chimiques de leur habitat, favorisant ou inhibant l'installation d'autres espèces.
- Les organismes hétérotrophes s'installent dans cet écosystème changeant au fur et à mesure de la succession des espèces autotrophes dont ils ont besoin pour survivre.
- Une communauté climacique (attention aux échelles d'espace) va éventuellement s'établir de manière plus ou moins stable.
- Une nouvelle perturbation va redémarrer le processus.

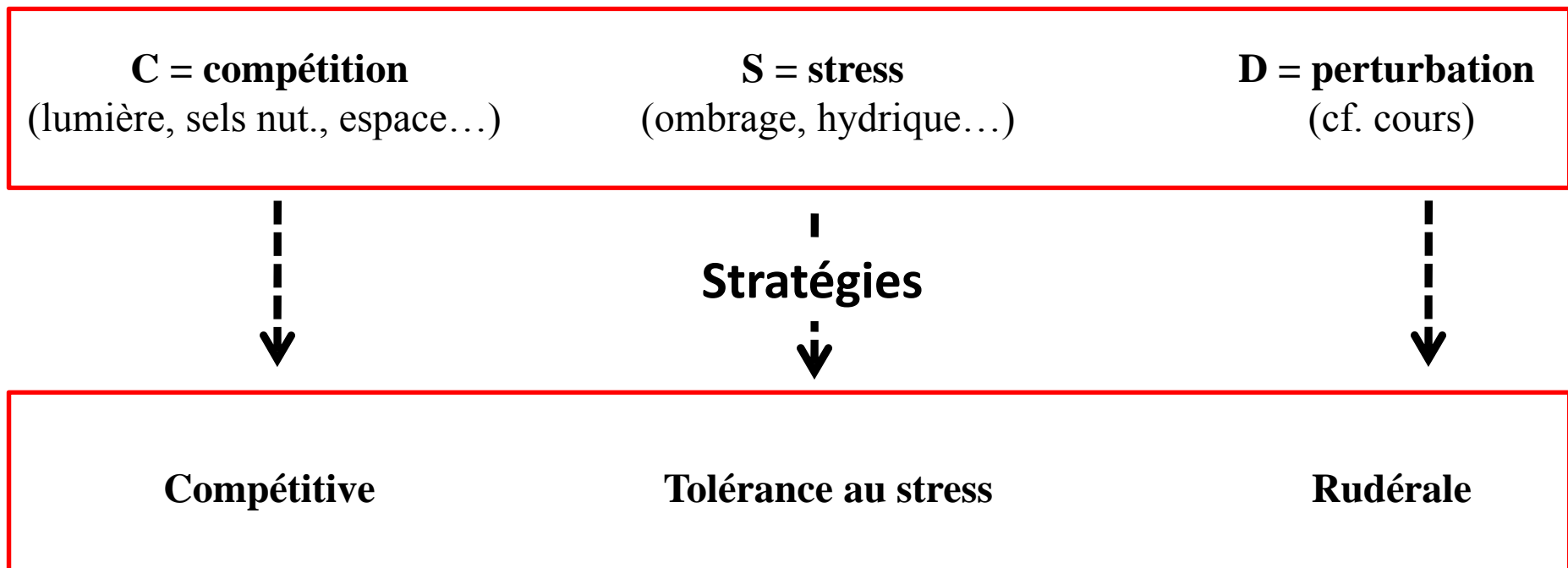


# Le modèle triangulaire de Grime (espèces végétales)

## ➤ Stratégies C-S-R

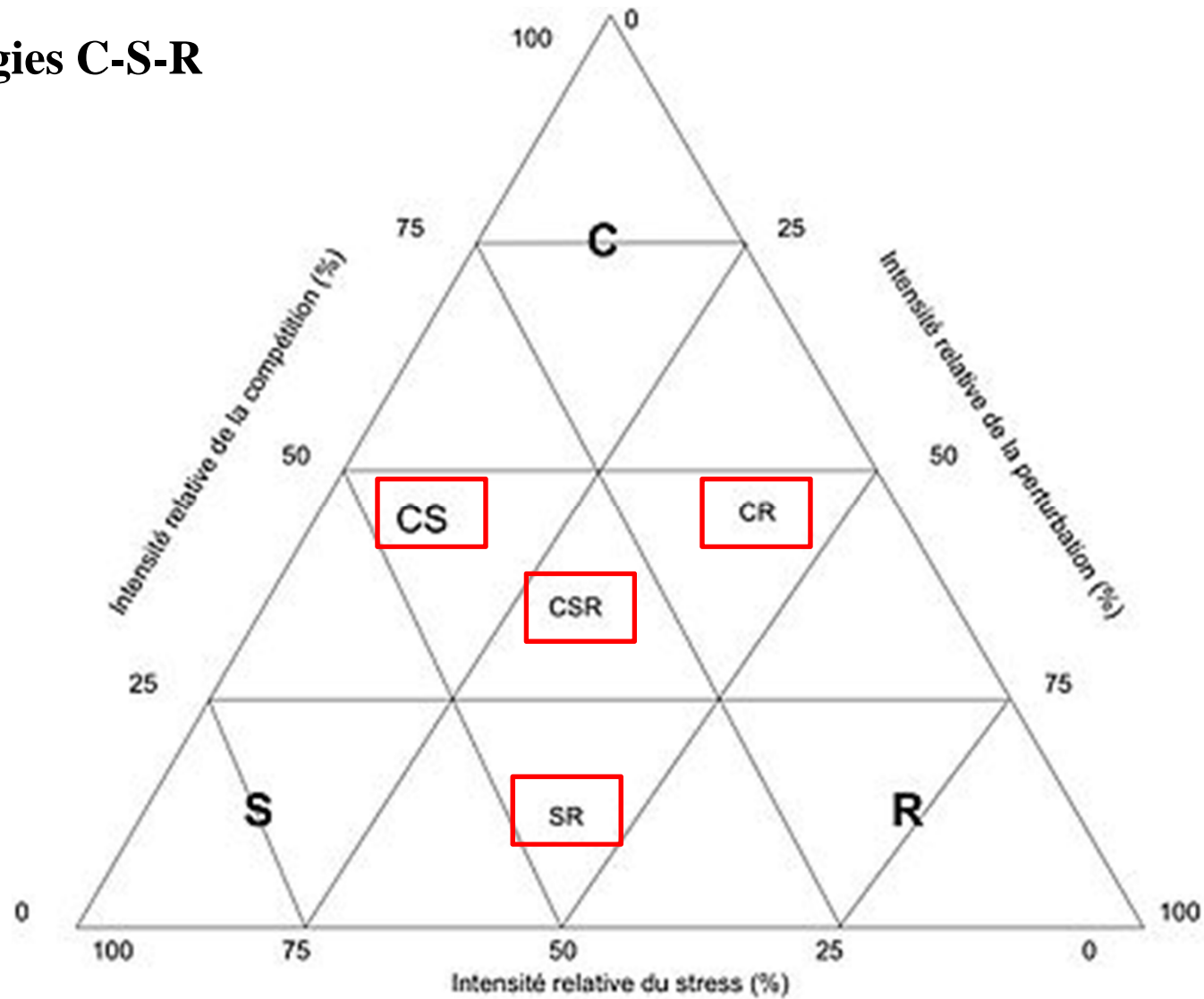
→ 3 stratégies en réponse à 3 grands facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques):

### Facteurs environnementaux



# Le modèle triangulaire de Grime (espèces végétales)

## ➤ Stratégies C-S-R



→ stratégies secondaires (CS, SR, CR, CSR)

# Succession végétale et modèle triangulaire de Grime

- Succession depuis le sommet R (espèces pionnières) vers S en fonction de C
- Importance de la compétition en milieu de succession
- Longueur de la trajectoire corrélée avec la productivité du milieu

## Productivité potentielle du sol

**P1:** forte (sol fertile)

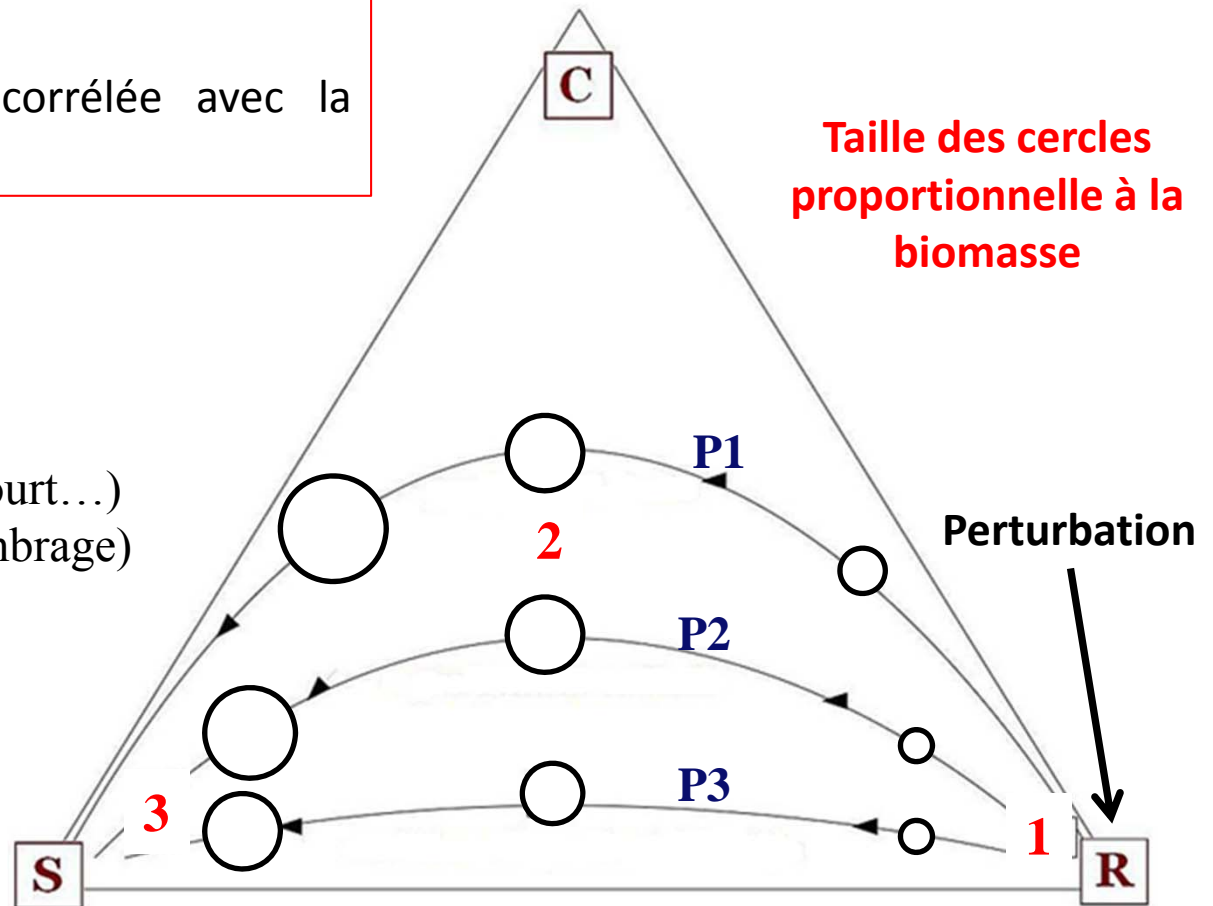
**P2:** modérée

**P3:** faible (sol peu fertile)

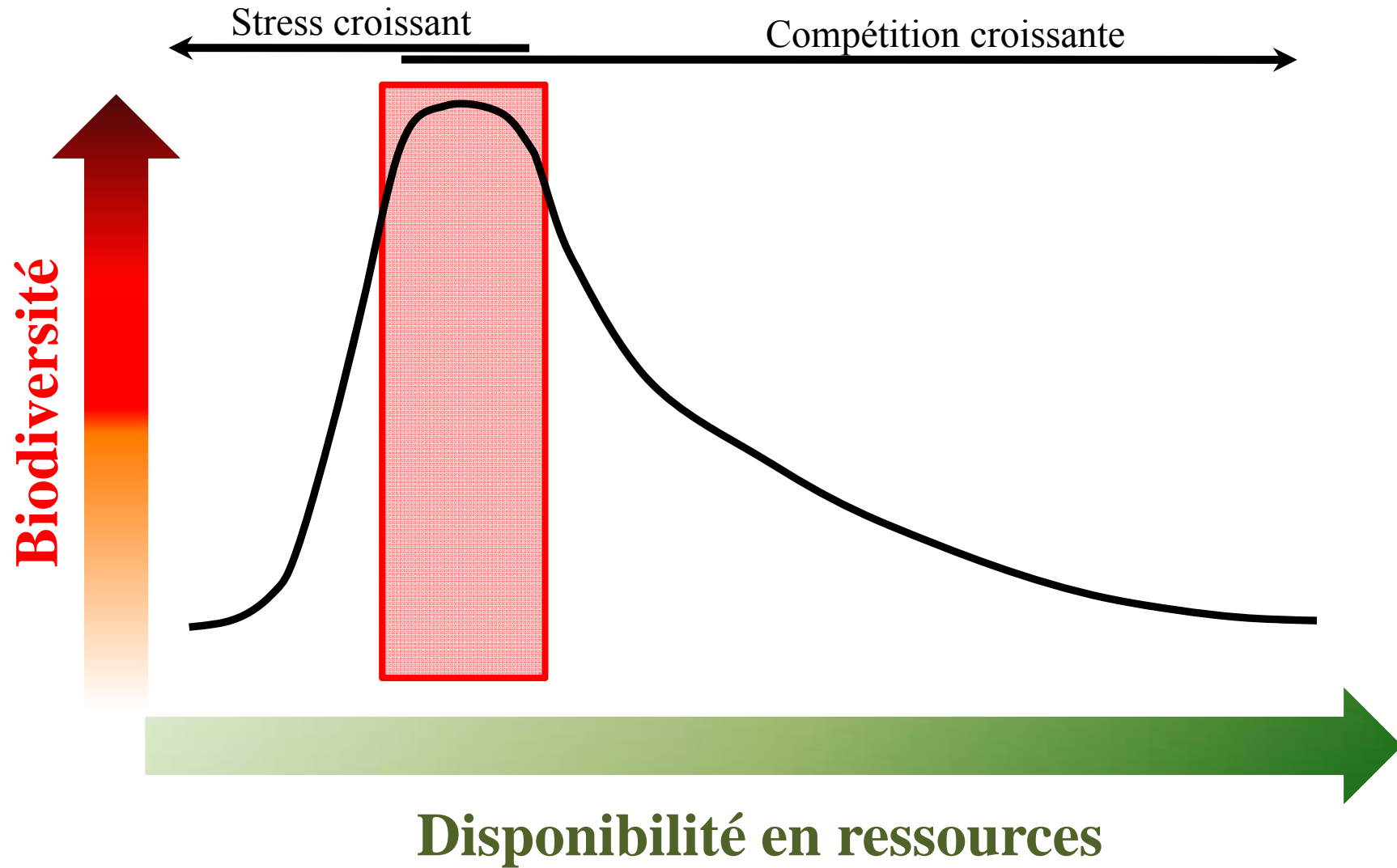
Taille des cercles proportionnelle à la biomasse

## 3 grandes phases:

- 1: espèces rudérales (cycle vie court...)
- 2: espèces sensibles au stress (ombrage)
- 3: espèces + tolérantes au stress

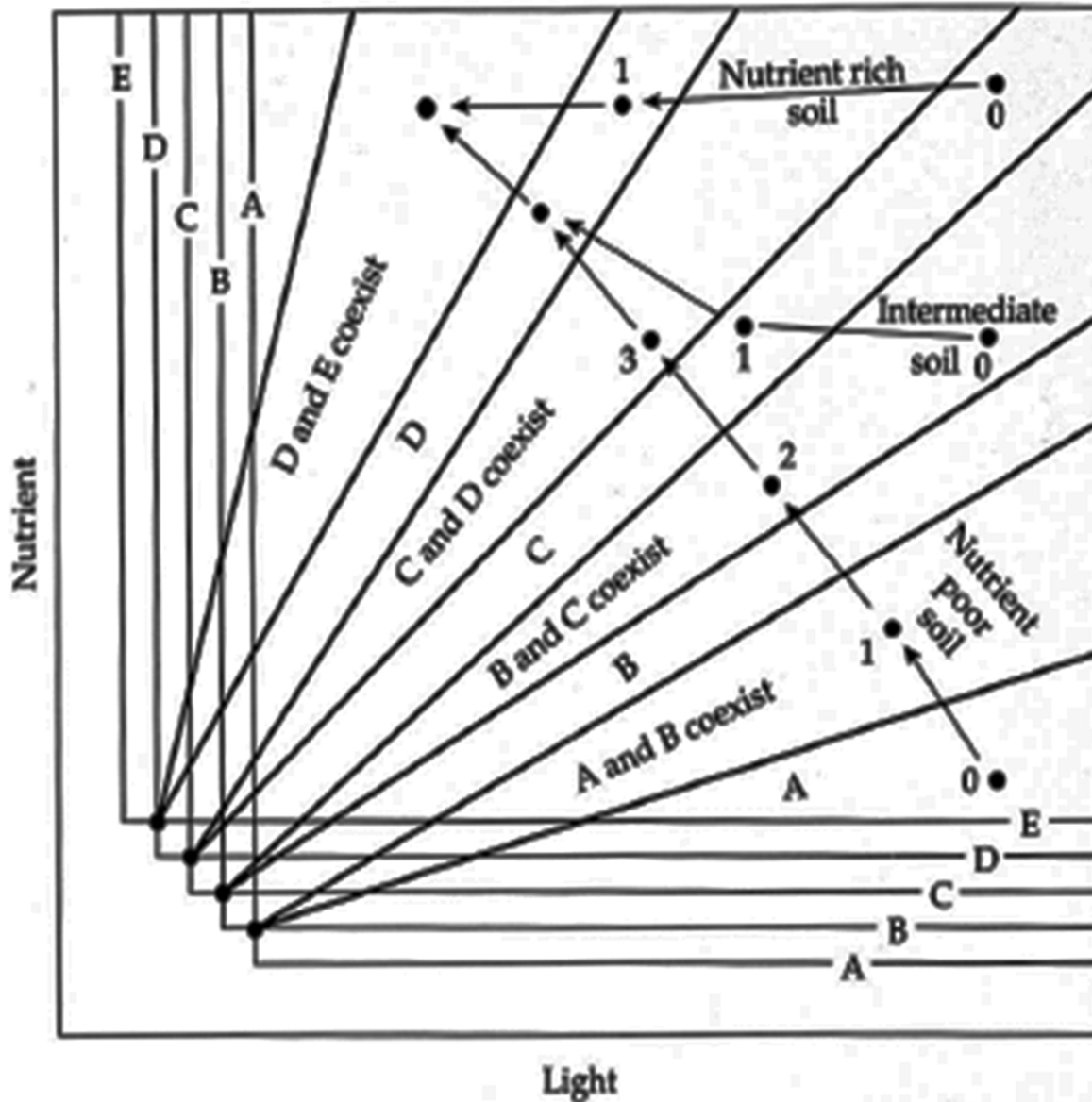


# Succession végétale et modèle triangulaire de Grime



- La diversité végétale est maximale dans les milieux où la disponibilité en ressources pour les plantes est intermédiaire

# Le modèle de Tilman (Notion d'exclusion compétitive)



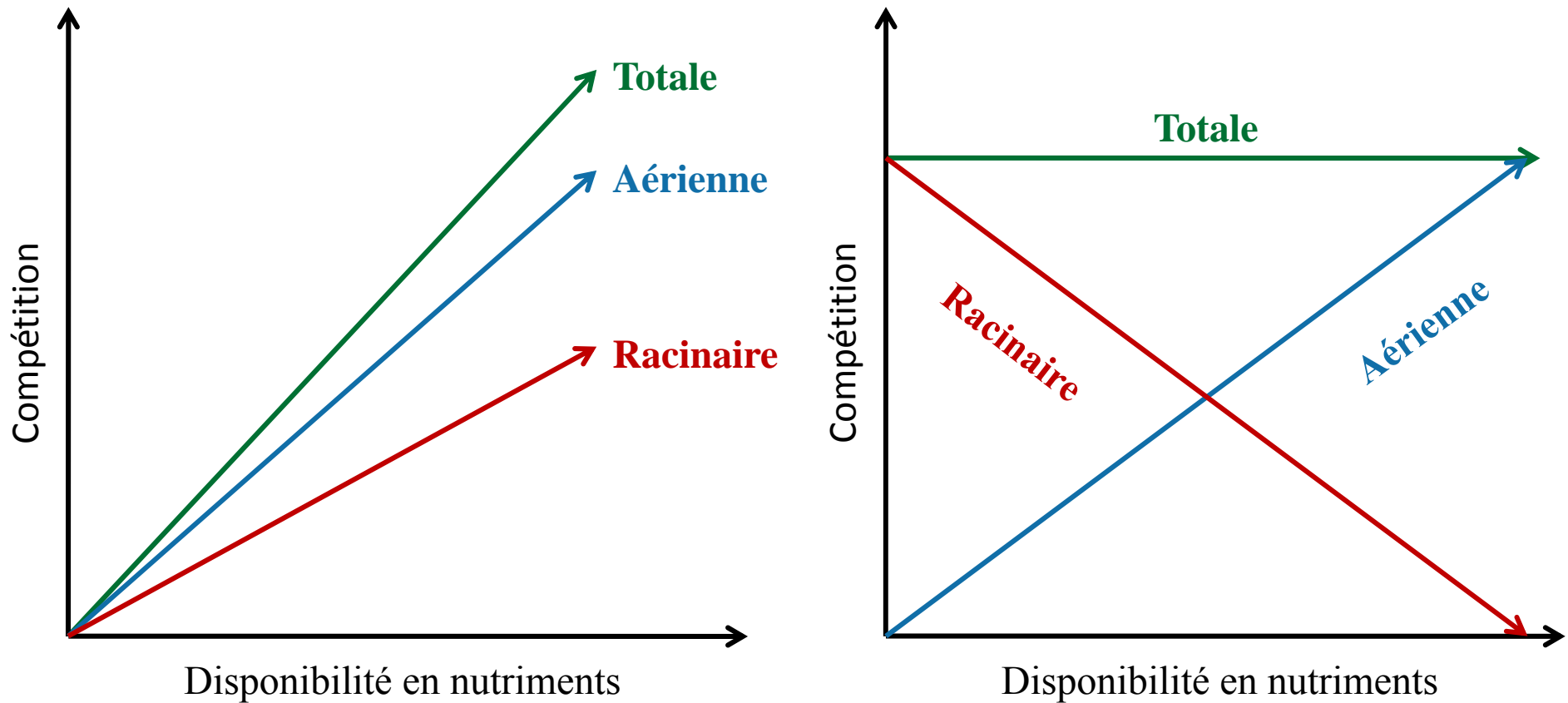
➤ Longueur de la trajectoire inversement corrélée avec la richesse du milieu

Compétition  
souterraine

Compétition  
aérienne

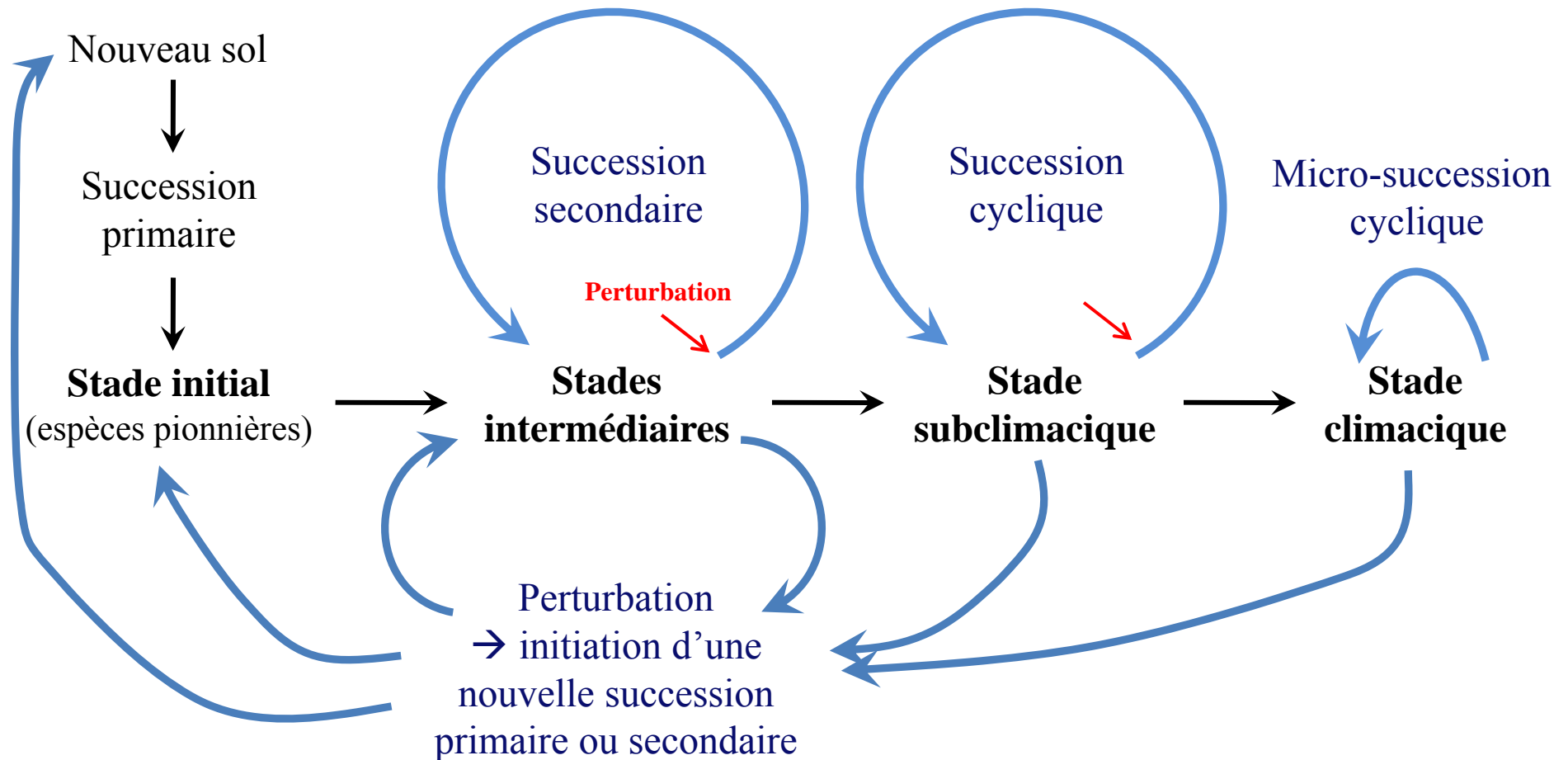
Disponibilité en nutriments

# Modèle de Grime vs. Tilman



➤ Relation entre intensité de compétition aérienne et racinaire d'après les modèles de Grime et de Tilman. Extrait de Liancourt (2005)

# Interactions entre succession primaire et secondaire (1)



- **Succession cyclique:** pas tjrs disparition de la végétation (ex: 3sp A, B, C l'une germent sous l'autre)
- **Succession secondaire:** disparition de la végétation mais pas du sol

## Interactions entre succession primaire et secondaire (2)

➤ Le processus de succession primaire est régulièrement interrompu par différents aléas (perturbations anthropiques et/ou naturelles du milieu).

→ Ceci explique qu'aux échelles paysagères ou supérieures, dans un même milieu, divers habitats et stades écologiques coexistent, généralement dans une **structure** « **en mosaïque** » à divers stades d'évolution (ex: chute d'arbre ouvrant la canopée, déforestation).

→ Ceci explique également qu'on ne puisse pas prédire facilement la trajectoire d'évolution d'un écosystème depuis un stade initial vers un stade climacique.



# L'ambiguïté de la notion de climax

**Le concept de Climax:** Les successions mènent inexorablement à **une seule vraie communauté climacique** dont la nature est principalement déterminée par le climat (Clements 1938).



- Les différentes séries présentent dans une même région → même climax
- Les différents types de communautés → stades intermédiaires de la succession

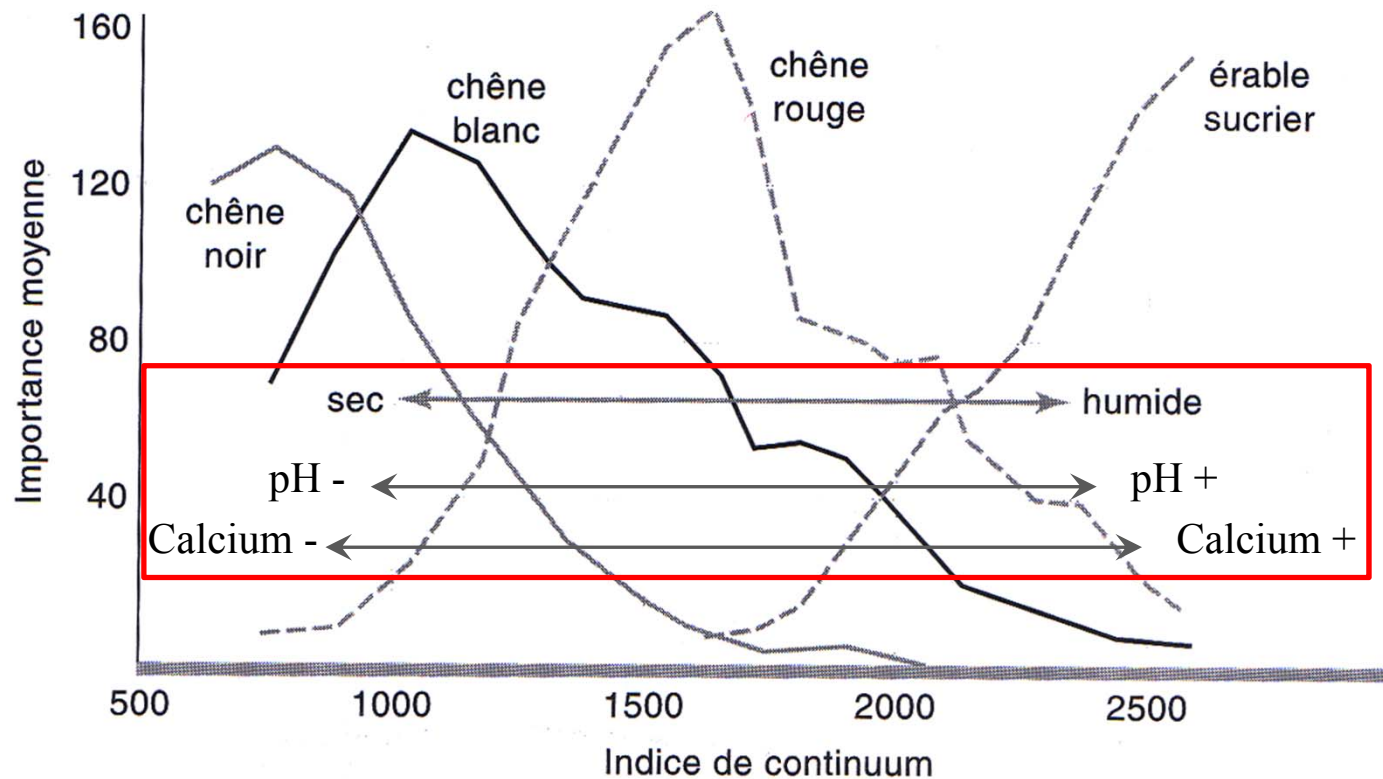
**Climax : « a dead concept ».** Il n'existe pas de climax unique mais **un continuum de communautés climaciques** le long de gradient environnementaux



- La nature d'une communauté climacique dépend d'un équilibre entre plusieurs facteurs environnementaux
- La composition de communautés climaciques peut donc varier à l'échelle d'une région en fonction des conditions climatiques locales, topographiques ou édaphiques.

# L'ambiguïté de la notion de climax

Il existe en fait un continuum d'état d'équilibre qui dépend d'un équilibre entre plusieurs paramètres environnementaux (Ricklefs 2001).



Les différentes communautés forestières climaciques du sud ouest du Wisconsin (USA)

# Evolution du concept de succession

## 1 concept, 2 théories différentes: Clements vs. Cowles

➤ **Clements** définit une succession écologique comme **un processus prédictible**, avec une succession de stades (= séries) bien définie jusqu'au **stade ultime unique** le climax.

→ Théorie du monoclimax

→ La communauté peut alors être comparée à un « super organisme », avec des stades de développement caractéristiques et prévisibles.

→ Les processus **autogéniques** sont prédominants.

➤ **Cowles** considère plutôt une succession écologique comme **un processus plus dynamique** susceptible d'être **influencé par de multiples paramètres extérieurs** qui peuvent finalement conduire à des **climax différents** (dépendant par exemple des facteurs climatiques à micro-échelles).

→ Théorie du **polyclimax** ou des **climax organisés**

→ Les processus **allogéniques** sont prédominants.

# Successions secondaires en milieu marin

## ➤ **Les principales perturbations:**

- Enrichissement en matière organique (direct et indirect)
- Tempêtes
- Modification du régime de sédimentation
- Chalutage/dragage
- Contamination/pollution

# Le macrobenthos des sédiments marins meubles

- **Macrobenthos** =  $\Sigma$  organismes hétérotrophes « invertébrés » > 1mm vivant au niveau du fond
- Faune endogée et épigée
- Organismes sessiles ou peu mobiles
- Organismes plus ou moins sensibles d'une espèce à l'autre et selon le stade du cycle de vie

## 4 principaux groupes

Annélides



Crustacés



Mollusques

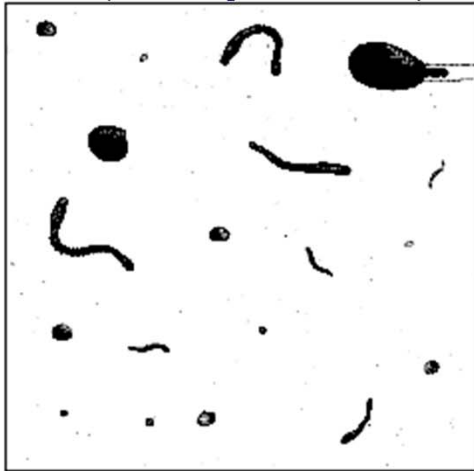


Échinodermes

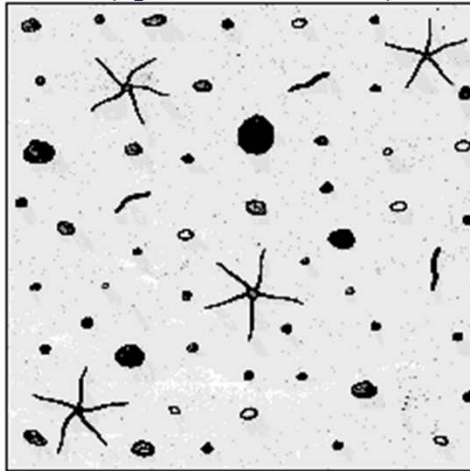


# Le concept de "communautés" en milieu marin (Petersen, 1913)

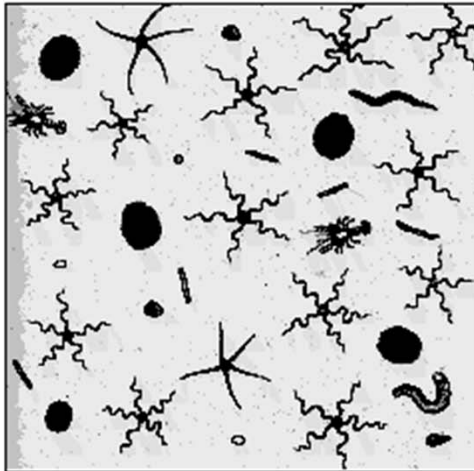
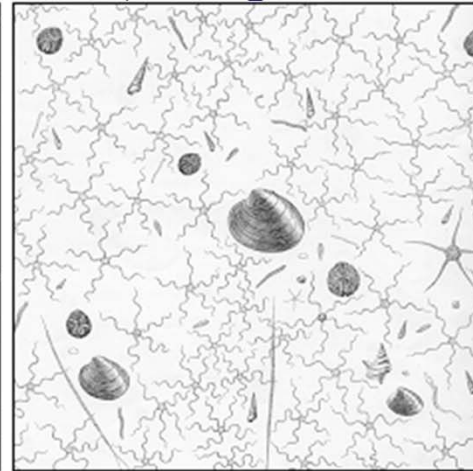
**1. *Macoma***  
**(Baltique, 0-1m)**



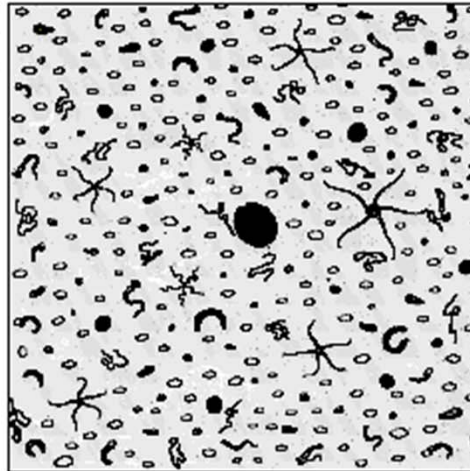
**2. *Abra***  
**(fjord 16-18m)**



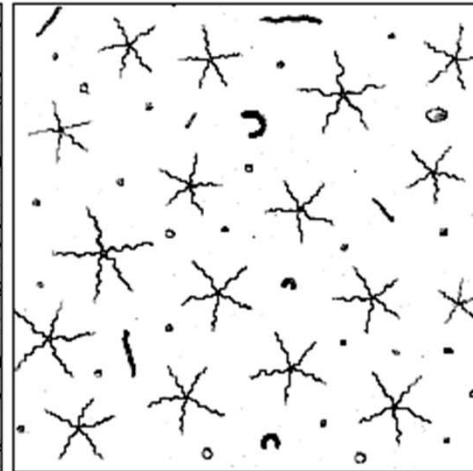
**3. *Echinocardium -Turitella***  
**(Kattegat 20-22m)**



**4. *Brissopsis-Amphiura***  
**(Kattegat 60-75m)**



**5. *Brissopsis-Ophioglypha***  
**(Skagerak, 186 m)**



**6. *Amphilepis-Pecten***  
**(Skagerak, 320-328m)**

# Macrobenthos, matière organique, dioxygène et micro-organismes

## 1. Organismes hétérotrophes

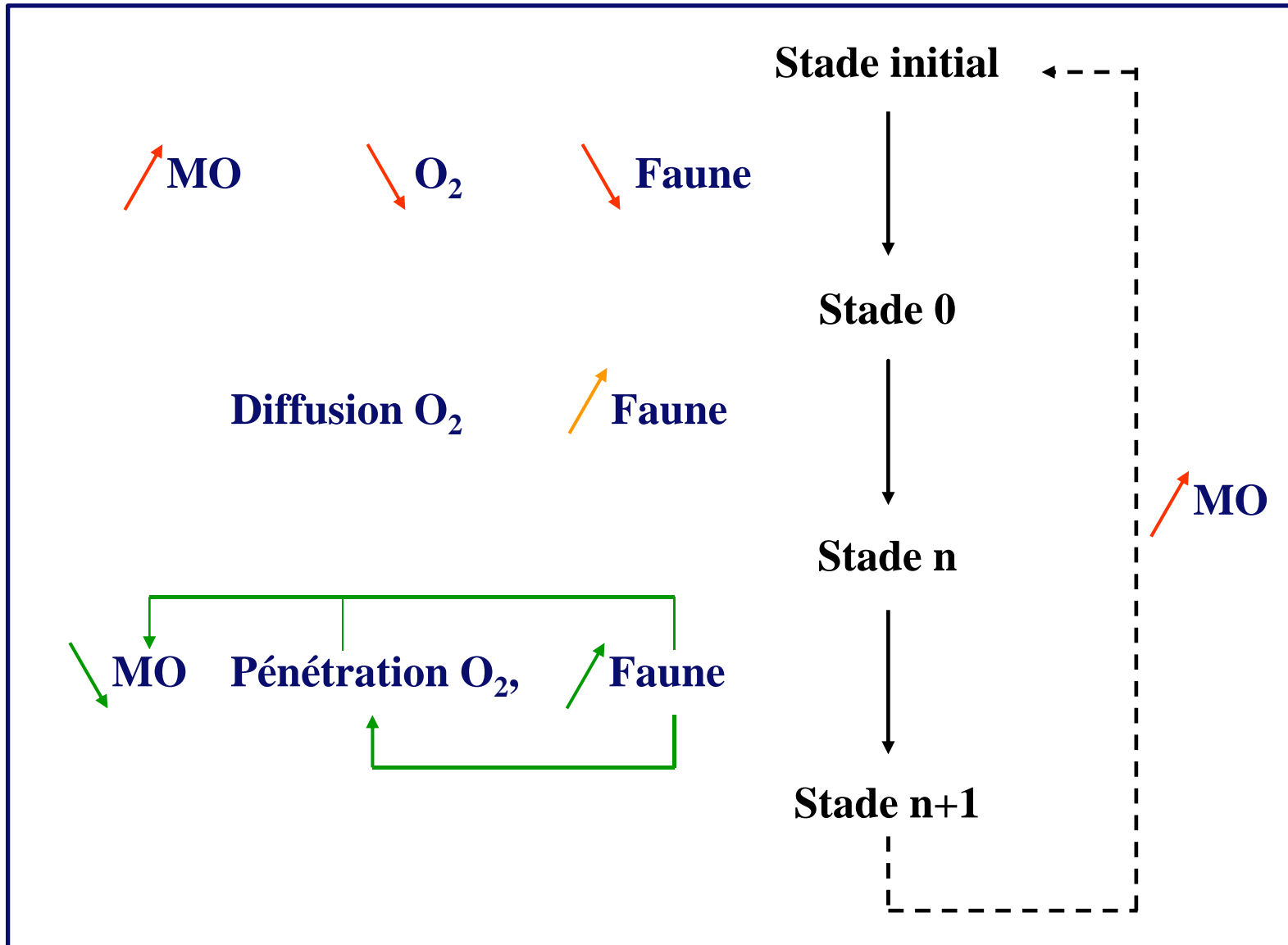


2. Les micro-organismes dégradent plus efficacement la matière organique et sont de meilleurs compétiteurs pour le dioxygène

3. En cas d'enrichissement en matière organique, le macrobenthos se trouve limité par la disponibilité du dioxygène.

4. Le retour à l'état d'équilibre suit une cinétique complexe qui résulte des interactions étroites liant les organismes benthiques et le milieu sédimentaire

# Les différentes phases et interactions intervenant lors du processus de succession secondaire





## Successions secondaires en substrat meuble: le modèle de Pearson et Rosenberg

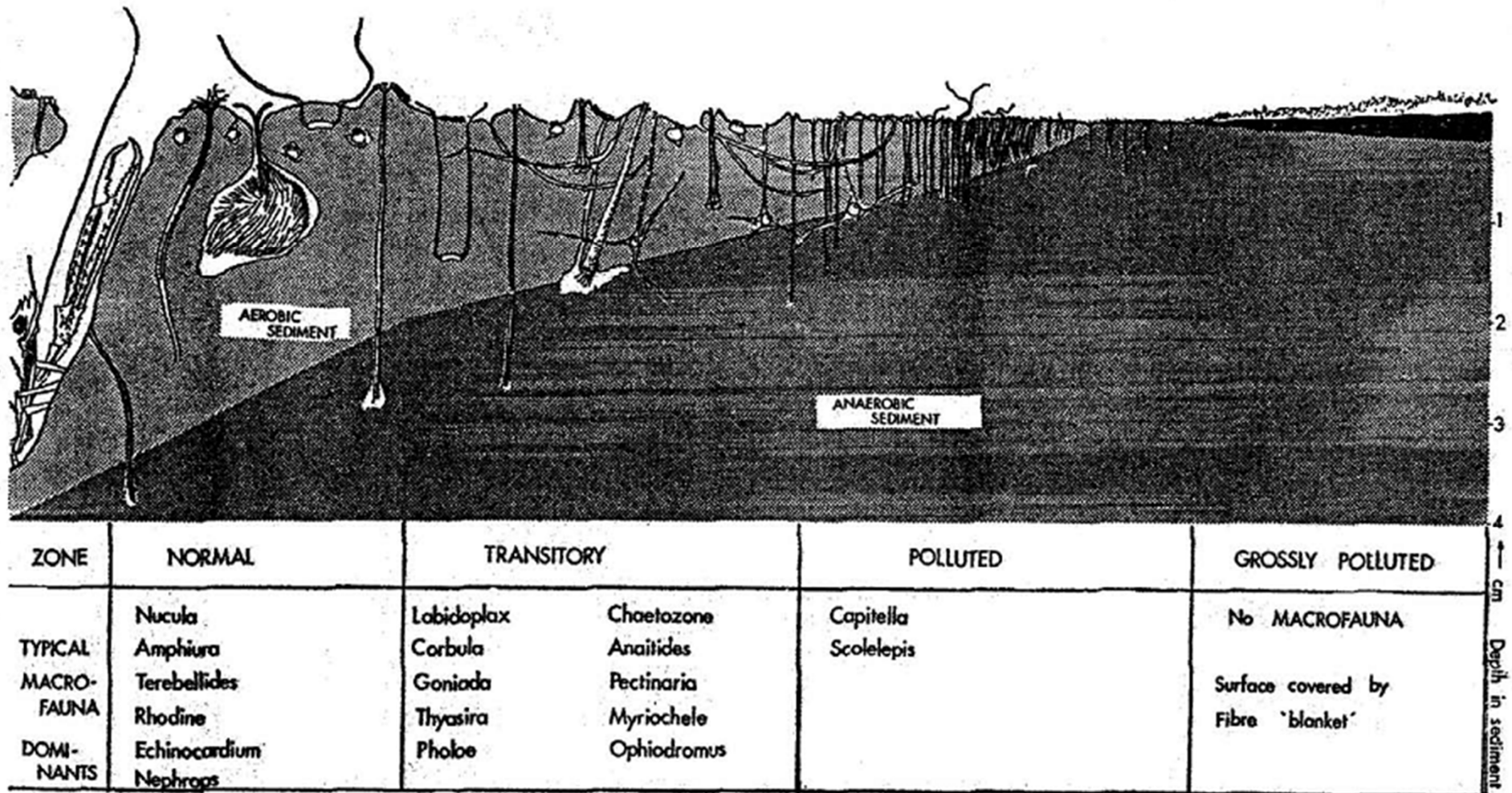
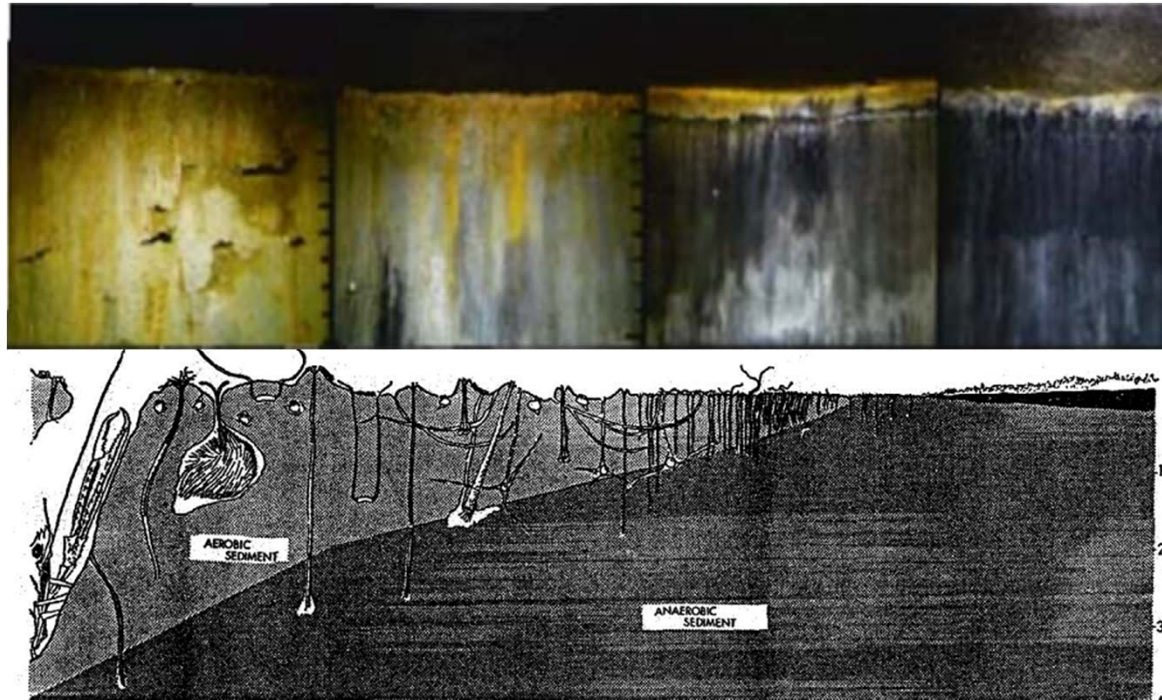


Schéma représentant l'évolution de la faune benthique et des propriétés sédimentaires le long d'un gradient d'enrichissement en matière organique (Tiré de Pearson & Rosenberg, 1976)

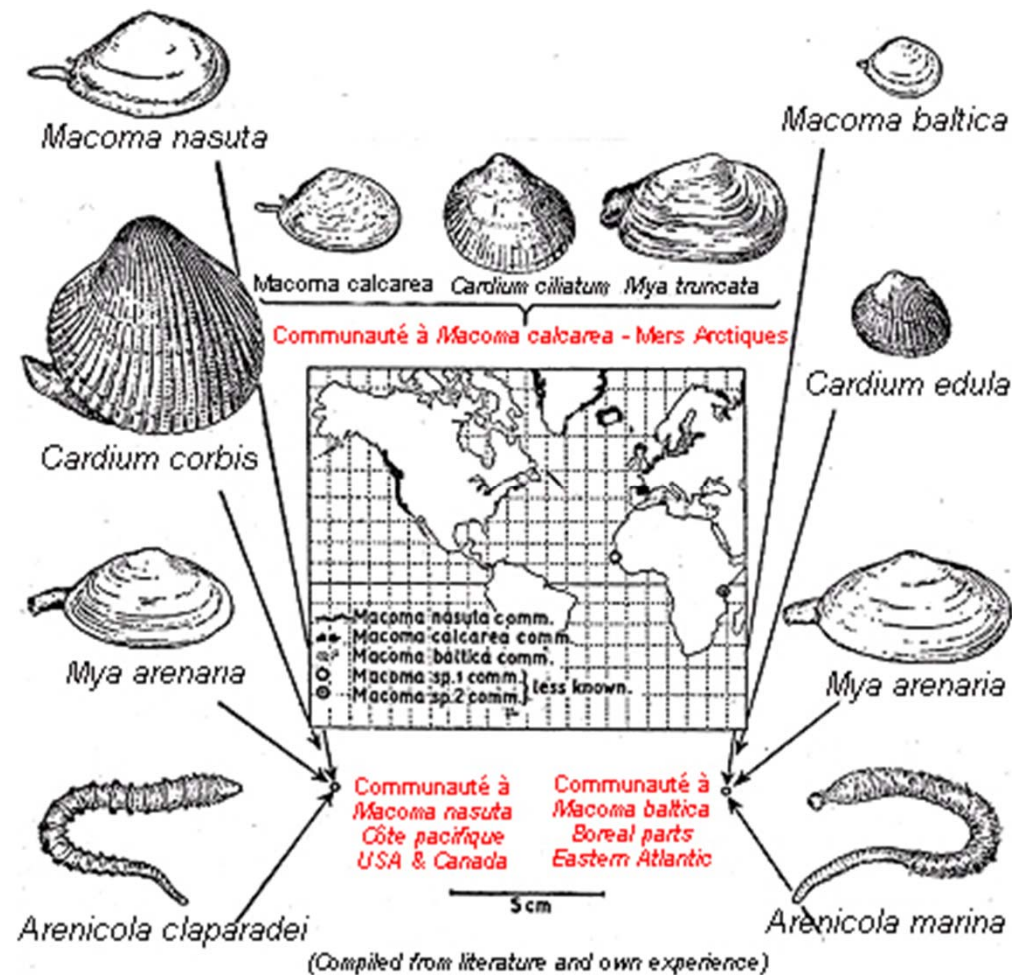
# Successions secondaires en substrat meuble: le modèle de Pearson et Rosenberg



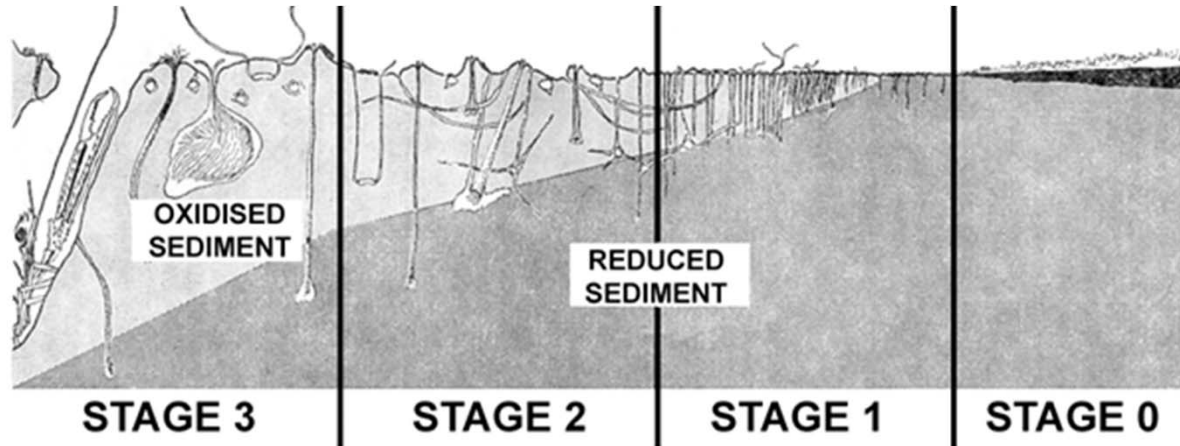
- De très nombreuses zones dans le monde présentent des enrichissements excessifs en MO
- Les communautés benthiques (macrofaune) présentent des réponses similaires (cf. notion de vicariance)
- Développement d'un modèle global permettant de décrire l'ensemble des interactions entre les propriétés de l'habitat sédimentaire et la structure et la composition des communautés de la macrofaune

# Notion de vicariance

➤ Partout dans le monde, pour **un même type d'habitat** (e.g. même profondeur et granulométrie) correspondent des communautés voisines avec des **espèces dominantes**, sinon identiques, très proches.

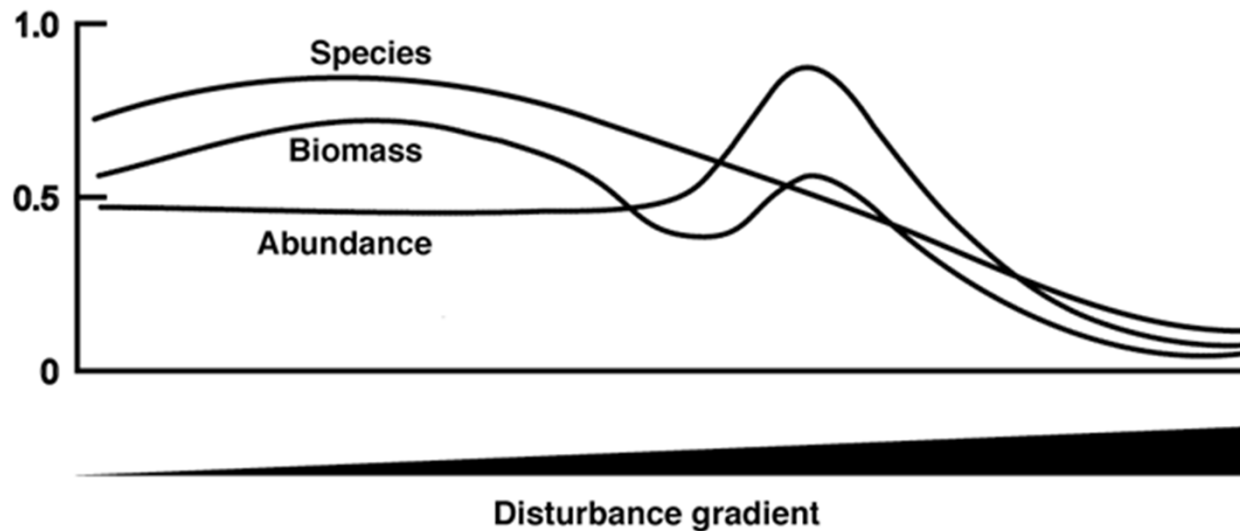


# Le modèle de Pearson et Rosenberg



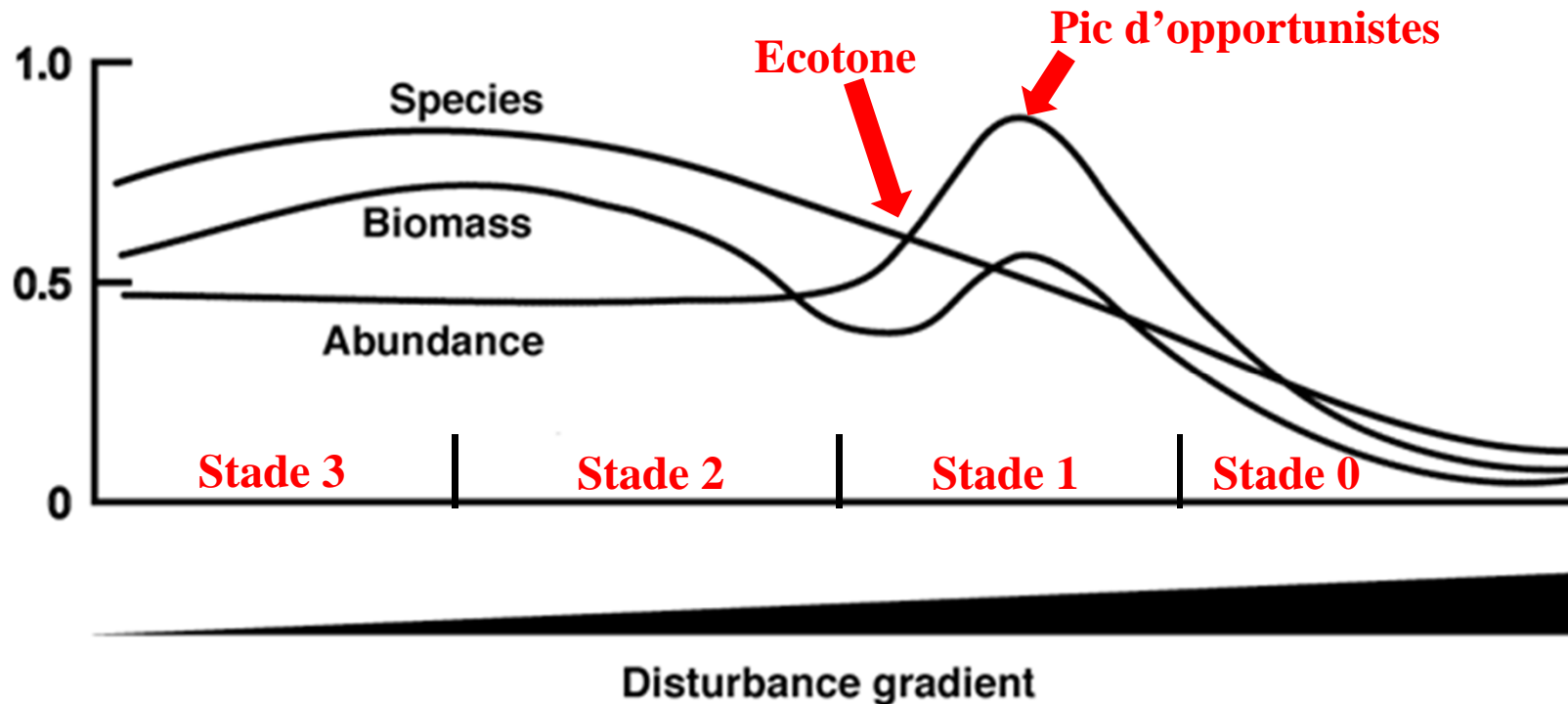
General Model

Source de la perturbation



- Evolution du nombre d'espèce, de l'abondance et de la biomasse le long du gradient
- Evolution spatiale et/ou temporelle
- Modèle bi-directionnel

# Le modèle de Pearson et Rosenberg



- Ecotone = point de transition entre une communauté (1) d'un environnement perturbé et (2) d'un environnement en phase de recouvrement
- Apparition d'un pic d'opportunistes
- Ce modèle est applicable à toutes les régions de l'océan mondiale et à la fois à des échelles spatiales et temporelles

## Exemples d'organismes opportunistes (annélides polychètes)



### ➤ *Capitella capitata*

Annélides, Polychètes, Capitellidae  
Exemple type d'espèce opportuniste

→ **Poécilogonie:** Production par le même individu de types larvaires différents



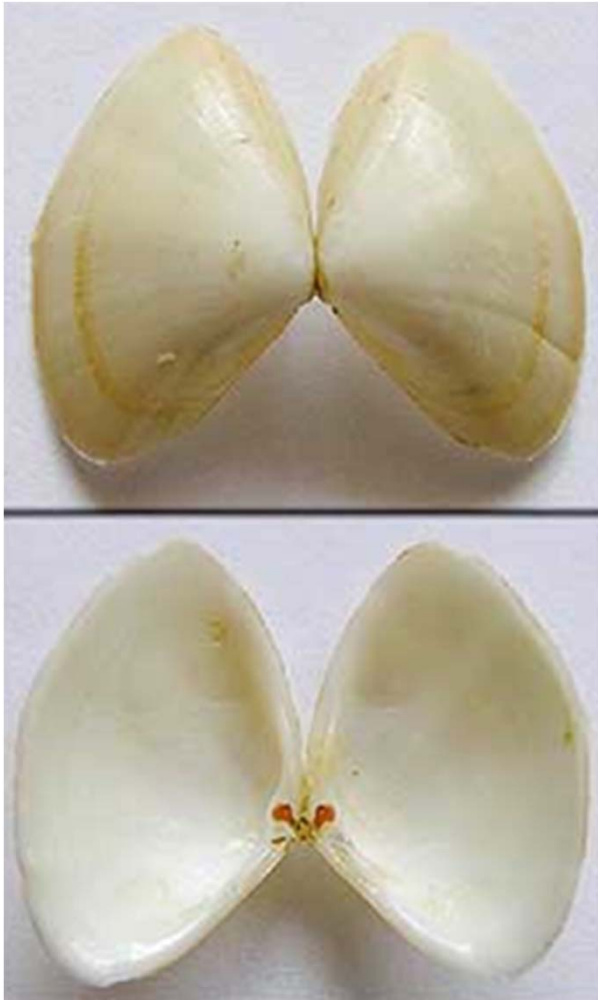
### ➤ *Streblospio benedicti*

Annélides, Polychètes, Spionidae

→ **Poécilogonie:** Production par le même individu de types larvaires différents

→ **Adelphophagie:** Consommation de certaines larves par d'autres

## Exemples d'organismes opportunistes (mollusques bivalves)



### ➤ *Mulinia lateralis*

Mollusques, Bivalves, Mactridae

Fortes densités ( $>20 \cdot 10^3$  ind.  $m^{-2}$ ) en conditions favorables

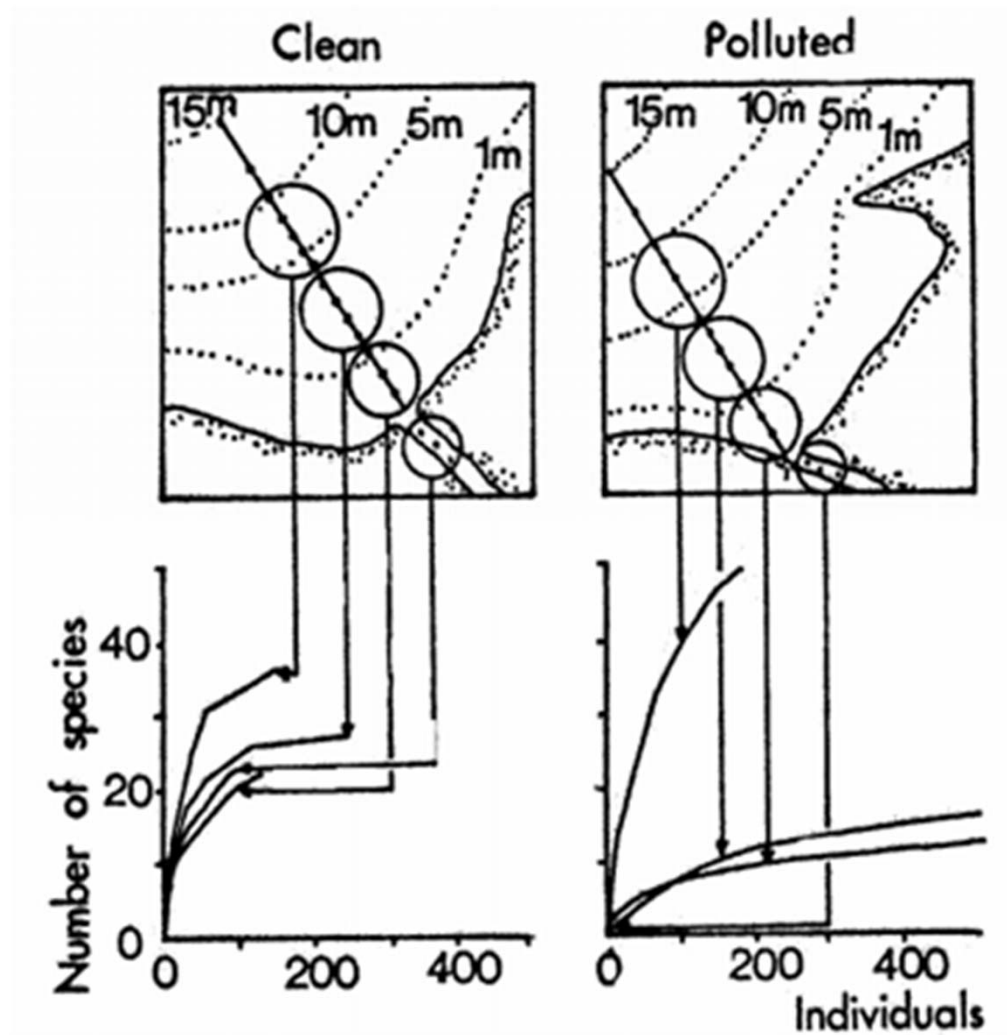
Durée de vie 2 ans max.

Taille: 15 – 20 mm

Larve pélagiques (7 – 22 j)

Femelles pondent entre 0.5 et 2 millions d'œufs

## Succession secondaire et gradient spatial



Courbes de raréfaction et indices de diversité obtenus dans deux baies ayant des caractéristiques physiques comparables, l'une étant polluée l'autre pas.

La taille de cercle est proportionnel à la diversité macrobenthique. Celle-ci diminue clairement le long d'un gradient spatial depuis la source de pollution (Tité de Stirn et al., 1975)



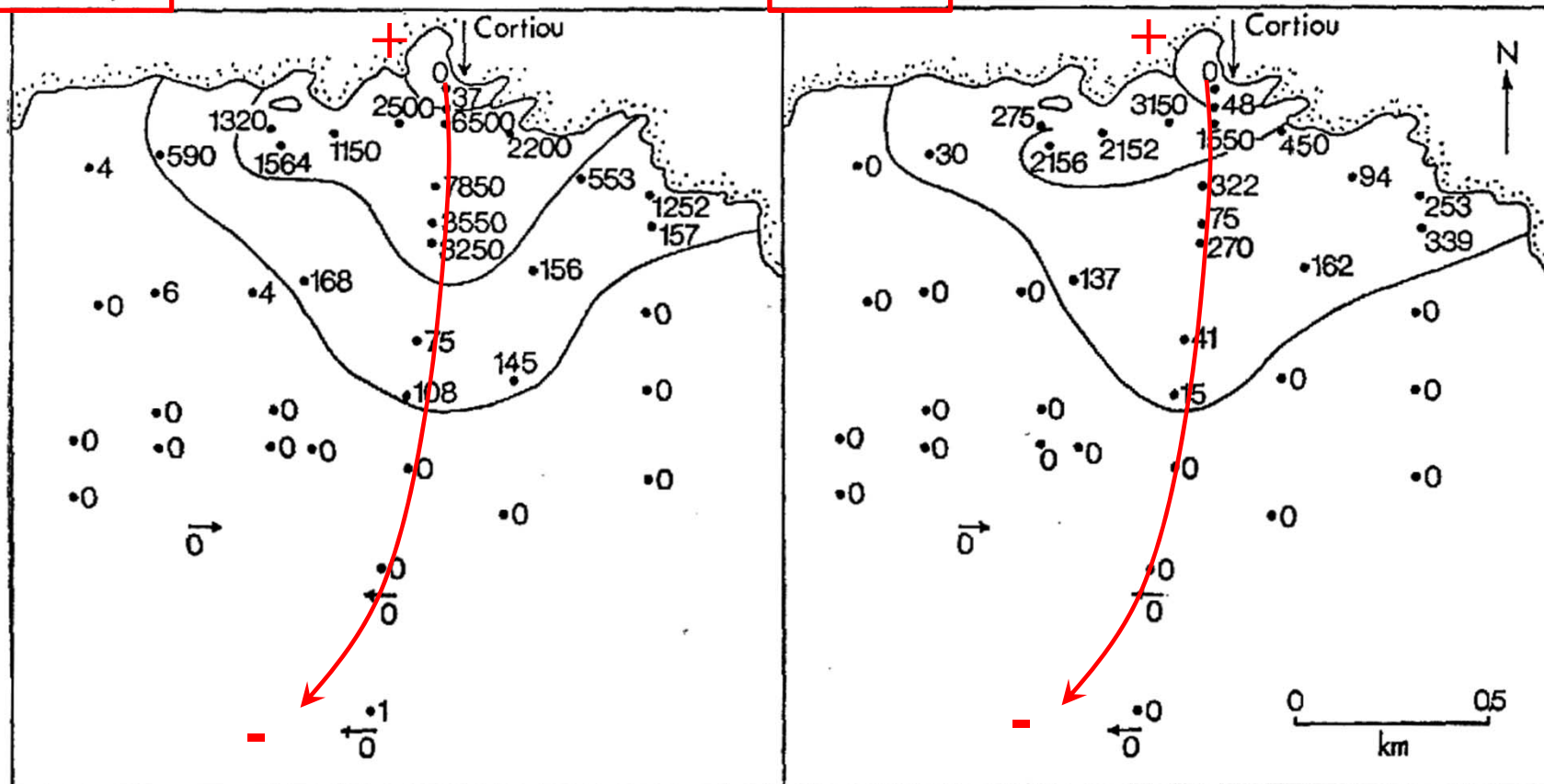
# Succession secondaire et gradient spatial



L'émissaire de Cortiou = terminus du grand collecteur des égouts de Marseille

Scolelepis

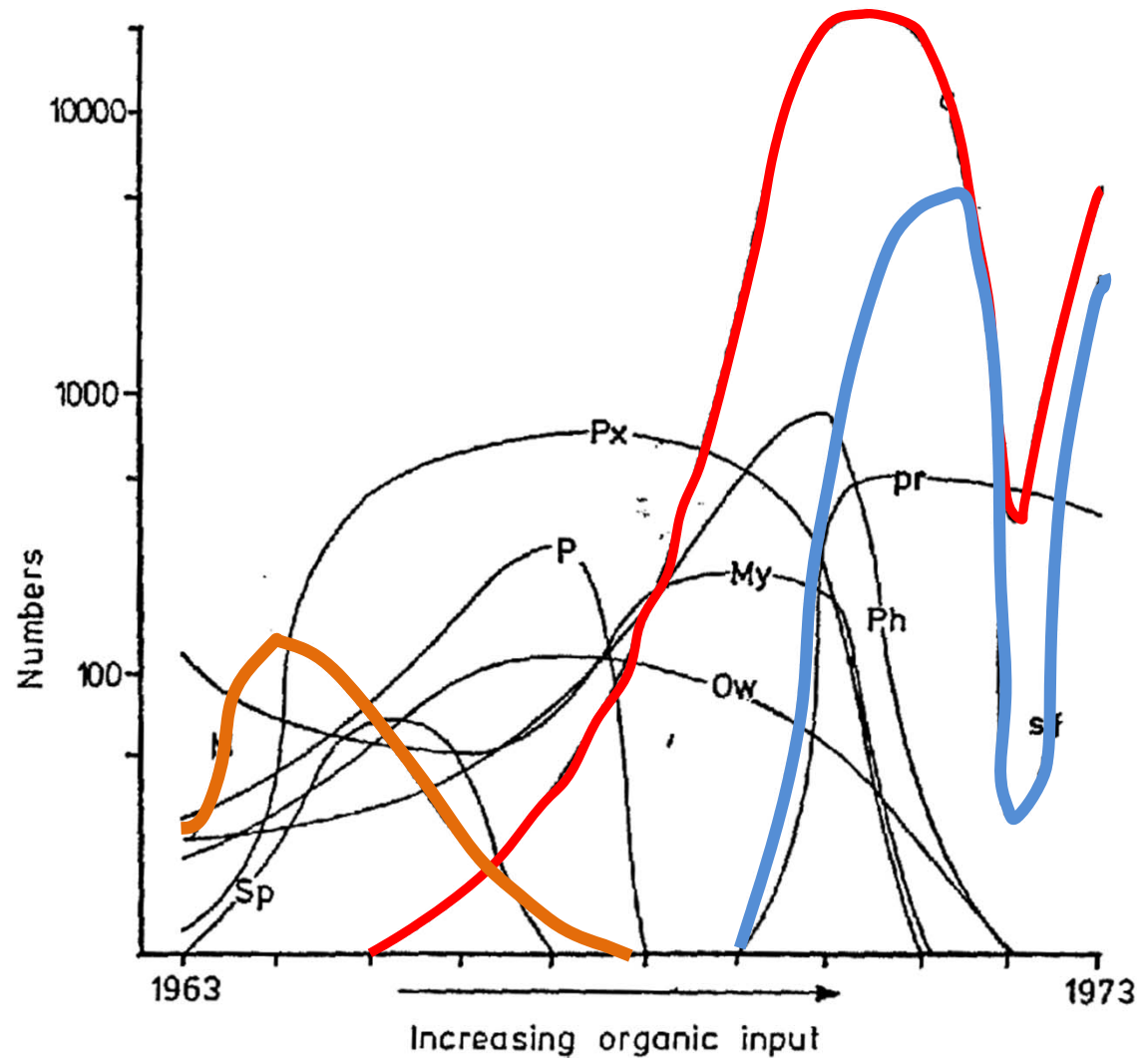
Capitella



# Succession secondaire et gradient temporel

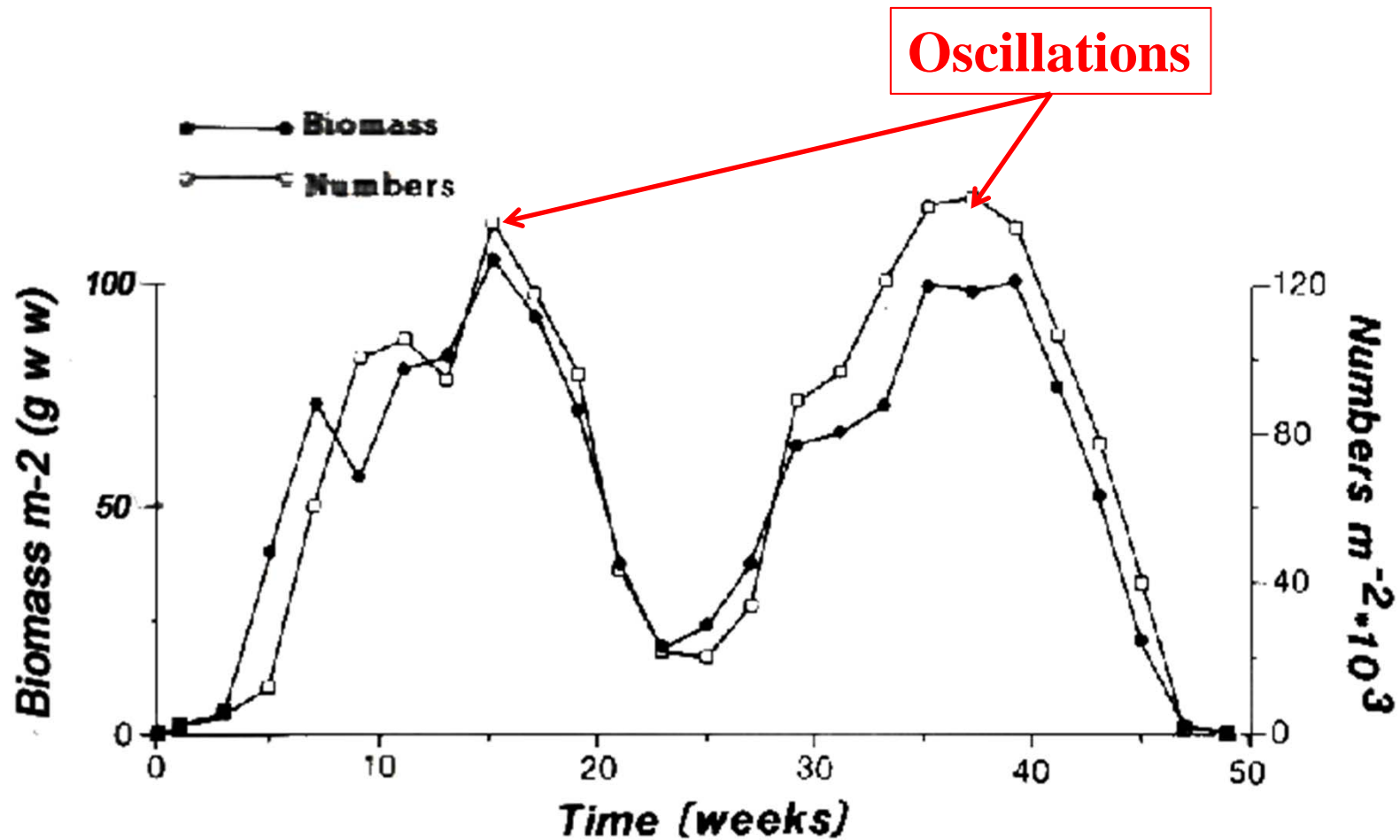


➤ Rejet d'une papeterie:  
fort apport de cellulose



**Succession d'espèces dans une zone du Loch Eil présentant un fort enrichissement temporel en MO. (C, *Capitella capitata*; Sf, *Scolelepis fuliginosa*...) (Tiré de Pearson 1975)**

# Hypothèse classique: le déclin des opportunistes résulterait de la compétition mais...

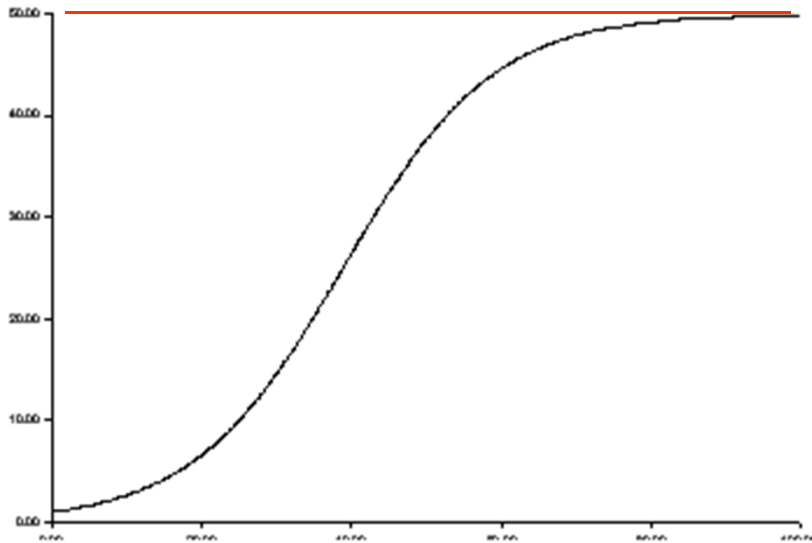


Populations expérimentales de *C. capitata* maintenues sous des apports d'azote constants

# Lien avec le modèle logistique de croissance des populations

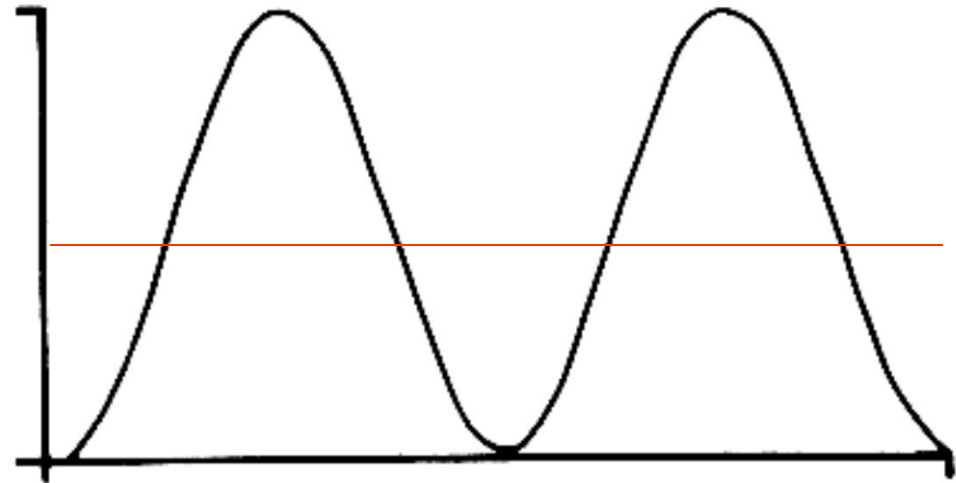
## ➤ Equation logistique

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$$



## ➤ Equation logistique retardée

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K - N_{t-T})}{K}$$

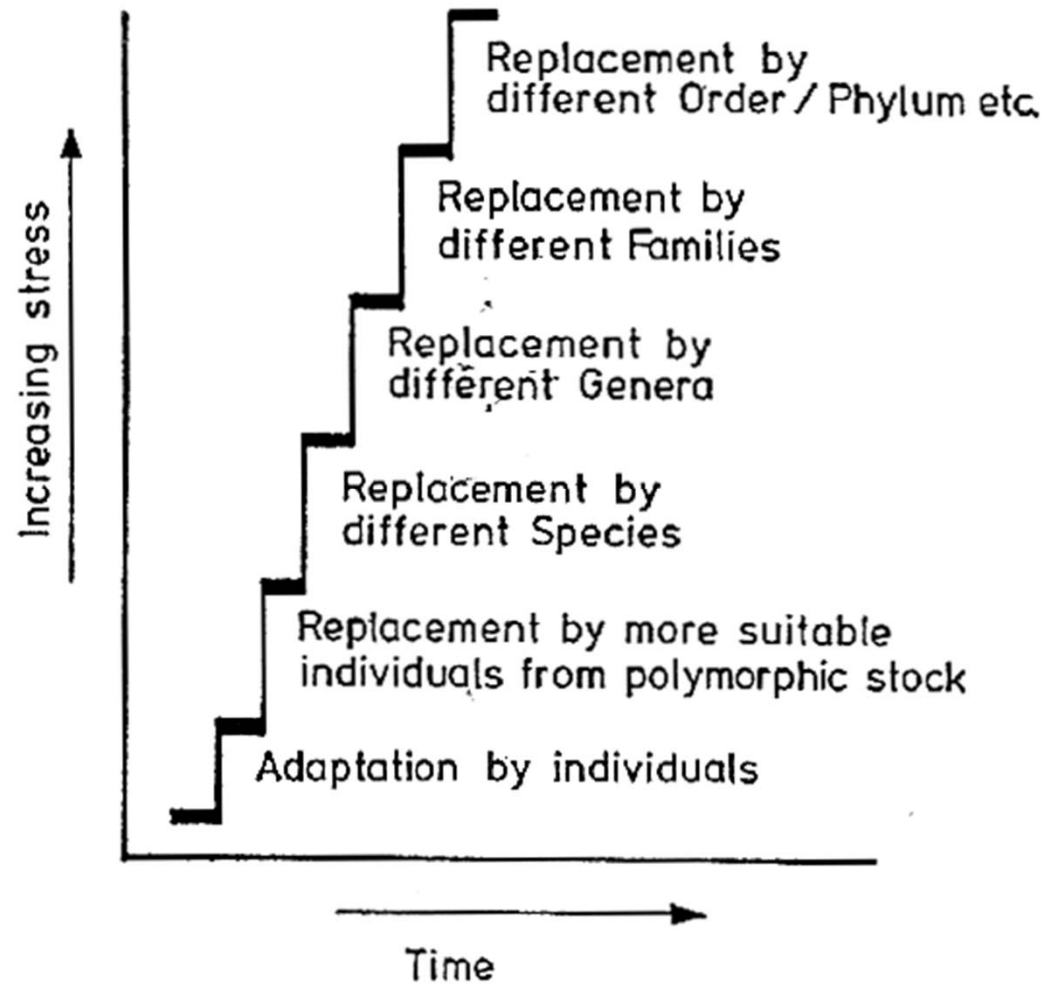


## ➤ Notion de capacité de charge (K)

➤ Limitation du taux d'accroissement intrinsèque de la population (r) au fur et à mesure que l'effectif s'approche de K

➤ Apparition d'oscillations si les processus de régulation ne sont pas instantanés (T>0)

# Hiérarchies et succession



**Notion de proximité taxonomique dans les remplacements d'espèces**