

LA RESILIENCE DES ECOSYSTEMES

La vie sur Terre se déploie à partir de l'énergie lumineuse du Soleil. Cette énergie est transformée par les végétaux en travail biologique grâce à la photosynthèse, à l'eau et aux substances minérales. A partir de cela, la vie se construit sur la vie : les plantes sont consommées par les herbivores, les herbivores sont consommés par les carnivores, et des microorganismes recyclent la matière organique ainsi créée. Grâce à la transformation de l'énergie solaire, des atomes remontent les chaînes alimentaires, des molécules complexes sont tour à tour synthétisées et détruites par le métabolisme des organismes vivants. Chaque espèce trouve son rôle dans le maintien global de la vie, chaque individu y contribuant par son existence éphémère.

Il existe une complémentarité remarquable entre les végétaux et les animaux : les végétaux consomment du gaz carbonique (CO_2) et produisent de l'oxygène (O_2) par la photosynthèse, tandis que les animaux consomment de l' O_2 et rejettent du CO_2 par la respiration. Les animaux dépendent tous directement ou indirectement des plantes pour se nourrir, cependant les carnivores régulent l'impact des herbivores sur les plantes. Ces deux points illustrent les couplages mis en place au cours de l'évolution, couplages qui ont conduit à la construction des écosystèmes et à la diversification extraordinaire des formes vivantes.

La biosphère, l'ensemble de tout ce qui vit sur Terre, s'inscrit dans une boucle d'interaction avec l'atmosphère, les océans et les sols. C'est ce que nous apprend l'histoire de la vie, et c'est à prendre en compte pour estimer les effets de l'homme sur l'environnement, car l'homme est devenu un maillon crucial de cette boucle.

Nous allons décrire les écosystèmes et montrer qu'ils sont semblables à des organismes vivants tels que les plantes et les animaux. C'est un moyen d'aborder leur complexité et d'apprécier la hiérarchie des phénomènes du vivant, hiérarchie close à l'échelle de la biosphère. Les écosystèmes possèdent des propriétés émergentes, des fonctionnalités essentielles à la régulation de la planète. Comme les organismes, ils possèdent des capacités d'adaptation et de réparation, capacités qui tiennent à la recombinaison des espèces qui les constituent et à la reconfiguration dynamique de leurs liens, et que nous regrouperons sous le terme de résilience.

Ecosystèmes

Un écosystème est un assemblage d'espèces qui interagissent dans un environnement auquel elles sont adaptées. L'environnement est caractérisé par des conditions particulières de climat, de température, d'humidité, par la composition des roches, la morphologie du site.

Une mare, une prairie, une forêt sont des écosystèmes. Nous ne définissons pas la taille d'un écosystème, car il en existe de toutes tailles. Il y en a de minuscules, comme une flaque laissée par la marée descendante, et de gigantesques comme l'écosphère qui les contient tous. Il existe de grands biomes terrestres (savane, forêt équatoriale humide, prairies, forêt tempérée, toundra, taïga), des écosystèmes lacustres et océaniques.

Un écosystème est structuré par les interactions que les espèces constituantes entretiennent entre elles : compétition, prédation, parasitisme, coopération, mutualisme, symbiose.

Les relations de prédation, où une espèce consomme une autre, et les relations de parasitisme, où une espèce exploite les ressources d'une autre, sont de type (+ -) car elles sont favorables à l'un des acteurs et défavorables à l'autre. L'ensemble des relations mangeur-mangé dans un écosystème constitue un réseau de structure pyramidale. A la base on trouve des plantes, des algues, des microorganismes. De la base vers le sommet, le nombre d'espèces diminue tandis que la taille des organismes augmente. Au sommet de ces réseaux trophiques on trouve les espèces non consommées par d'autres : de grands prédateurs comme le lion, le requin, ou bien la baleine qui ne consomme que du krill, et bien sûr l'homme.

Les relations de compétition pour les ressources, au sein d'une espèce ou entre espèces, sont de type (- -). Comme la compétition est défavorable aux deux parties, les espèces tendent à l'éviter. Par exemple, elles consomment des ressources différentes, utilisent des territoires disjoints.

Les relations mutualistes et symbiotiques, de type (+ +), bénéficient aux deux parties. Ce sont par exemple les relations de coopération au sein des espèces, particulièrement les espèces sociales, fourmis, abeilles, termites. Une relation mutualiste fondamentale est celle qui unit les plantes à fleurs aux pollinisateurs : la plante fournit le nectar en nourriture et le pollinisateur assure la reproduction de la plante en dispersant le pollen. Un réseau mutualiste collecté dans les années 1920

dans le Colorado répertorie 96 espèces de plantes et 275 espèces de pollinisateurs pour un total de 923 interactions. La plante la plus généraliste est visitée par 62 pollinisateurs différents, le pollinisateur le plus généraliste visite 37 plantes différentes, et de nombreuses espèces sont en association avec un unique partenaire. Une autre relation mutualiste est celle des animaux qui dispersent les graines des plantes dont ils mangent les fruits, contribuant à l'expansion territoriale de celles-ci. Les graines possèdent des protections leur permettant de transiter sans dommage dans l'appareil digestif des disperseurs.

Les relations symbiotiques proviennent souvent de relations parasitiques où les protagonistes ont pactisé. Les animaux digèrent grâce à des bactéries logées dans leurs intestins. Les plantes extraient les substances minérales des sols grâce à des bactéries et des champignons microscopiques. Elles contiennent des algues et des champignons, les endophytes. Les lichens sont formés par l'association symbiotique d'une algue et d'un champignon.

De grandes quantités d'information circulent au sein des écosystèmes. Les molécules qui parcourent les réseaux trophiques et mutualistes entretiennent des flux d'information. Comme toutes les espèces extraient des informations de leur environnement pour y vivre, une multitude de signaux est échangée au sein des espèces et entre elles. Des messages visuels, olfactifs et sonores ont trait au comportement sexuel, à la protection vis-à-vis des prédateurs, à la recherche de nourriture. Les plantes peuvent produire des substances qui réfrènt l'appétit des herbivores, ou signaler à leurs voisins la présence d'herbivores par des messages chimiques. Elles sont capables d'informer des prédateurs de la présence de larves qui les attaquent, un exemple de relation indirecte de type « les ennemis de mes ennemis sont mes amis ». Les plantes à fleurs envoient des signaux de séduction (couleur, parfum) aux pollinisateurs. Par des couleurs vives, les fruits attirent les disperseurs, et certaines espèces signalent leur toxicité. Enfin de l'information génétique circule via les migrations des animaux, la dispersion du pollen et des graines, et par le biais de virus et de bactéries.

Nous voyons que le fonctionnement des écosystèmes est d'une grande complexité, complexité qu'il faut appréhender de façon globale.

Gaïa

Dans les années 1970, le physicien de l'atmosphère James Lovelock puis la microbiologiste Lynn Margulis ont proposé l'hypothèse Gaïa selon laquelle la biosphère est capable d'autorégulation à la manière d'un organisme vivant qui maintient son taux de sucre ou sa température dans un environnement qui varie. L'hypothèse Gaïa met en avant l'existence d'un couplage à l'échelle planétaire entre les paramètres abiotiques (climat, température, composition de l'atmosphère, des sols et des océans) et les êtres vivants. Ce couplage a permis à la vie de créer les conditions favorables à son déploiement. De fait, bien que la Terre ait connu de nombreuses catastrophes et que la plupart des espèces ayant existé aient disparu, la vie a fait preuve d'une persistance remarquable. Il apparaît qu'elle a toujours été capable de reconstruire son environnement et d'ajuster finement les paramètres abiotiques.

Un milliard d'années après la formation de la Terre, des bactéries photosynthétiques, les algues bleues, ont injecté pendant 2 milliards d'années de l'oxygène dans l'atmosphère primitive qui en était dépourvue. Pour certains unicellulaires de l'époque ce gaz très réactif a été une catastrophe. Mais ils ont pu se réfugier au sein d'organismes adaptés à l'oxygène, échangeant la protection contre des fonctions spécialisées. Ces symbioses ont permis la construction d'une cellule plus complexe, la cellule eucaryote, ce qui a par la suite conduit au développement considérable des formes multicellulaires. Depuis le taux d'oxygène dans l'atmosphère est resté remarquablement constant (21%). S'il était plus élevé, le bois risquerait de brûler, et s'il était plus bas, les organismes multicellulaires ne pourraient survivre. L'oxygène est actuellement produit pour plus de la moitié par le phytoplancton, les algues unicellulaires du milieu océanique.

Un exemple du contrôle de la vie sur l'environnement est donné par la complémentarité des écosystèmes savane et forêt dans les régions tropicales ou bien toundra et taïga dans les régions boréales. Ces écosystèmes clairs et sombres respectivement réfléchissent ou absorbent le rayonnement solaire, ne créant pas la même température à la surface de la Terre. Cette influence locale s'étend globalement par les circulations atmosphériques qu'elle crée. Taïga et toundra peuvent ainsi ajuster le climat par le biais de leurs superficies respectives. De fait, la taïga s'est développée dans des périodes de refroidissement et son développement a régulé la planète dans le sens d'un réchauffement.

Des boucles de rétroaction positives et négatives lient les écosystèmes aux paramètres environnementaux. Les rétroactions négatives sont des boucles d'atténuation. Elles conduisent à la régulation, comme dans l'exemple de la taïga. Les rétroactions positives sont des boucles d'amplification. Elles peuvent réguler, conduire au changement et à l'innovation, mais aussi à l'emballement et éventuellement à la rupture. Par exemple, les arbres de la forêt amazonienne entretiennent un circuit d'eau du sol vers l'atmosphère, créant des conditions d'humidité favorables à leur croissance, ce qui amplifie le circuit. Une rétroaction peut cependant changer de signe au-delà d'un seuil, ou être contrebalancée par une autre rétroaction. Le réchauffement induit par la taïga est favorable à la toundra qui peut au-delà d'un seuil se développer au détriment de la taïga, remplaçant une boucle de réchauffement par une boucle de refroidissement.

Organismes

Un organisme multicellulaire comme un animal ou une plante est constitué d'« unités » diversifiées, les cellules. Ces unités sont assemblées en « modules », les organes, qui remplissent des tâches spécialisées nécessaires au fonctionnement de l'organisme (la peau, le sang, le foie...). Un organisme possède aussi de nombreux « liens » entre les unités et les modules, c'est-à-dire des mécanismes de coordination des tâches par échange d'information. Chez les animaux, il existe des systèmes coordinateurs comme le système nerveux et le système hormonal. Des réseaux circulatoires transportent les nutriments, l'oxygène... et plus généralement l'information. Chaque unité d'un organisme possède une mémoire et des instructions, le code génétique. Cette mémoire est aussi une mémoire de l'environnement puisque le code génétique a été modelé par des adaptations successives retenues par la sélection naturelle.

Une colonie de fourmis est un organisme, souvent qualifié de « super-organisme ». Les unités sont les individus, les modules sont les castes (les ouvrières, les soldats), les liens sont les informations chimiques. La reine est le système de contrôle et de reproduction.

Un écosystème est un organisme : les unités sont les espèces (plus précisément les individus de ces espèces), les modules sont des ensembles fonctionnels d'espèces, la mémoire est contenue dans le code génétique des individus qu'il réunit, et les liens sont les interactions entre espèces que nous avons décrites. Les unités d'un écosystème sont plus complexes et diversifiées que des cellules, les modules sont moins spécialisés que des organes, et les liens sont peu cohésifs. On pourrait qualifier un écosystème de « quasi-organisme ». Sa structure plus diffuse et labile que celle d'un animal ou d'une plante lui confère des capacités de réorganisation importantes. De plus, la forme spatiale d'un écosystème est souple. Cela est particulièrement vrai des écosystèmes océaniques où le milieu liquide assure la circulation des informations et la migration des individus. La turbulence dans les océans crée de grands tourbillons dont certains peuvent persister des mois ou des années. La vie s'y concentre le long de filaments associés aux motifs turbulents.

En tant qu'organisme, un écosystème possède des propriétés émergentes d'individualité et d'autonomie. Il est doté de métabolisme puisqu'il dégrade des molécules pour en synthétiser d'autres afin de fournir une maintenance biologique. Les écosystèmes remplissent des tâches essentielles à la régulation de la planète. Il existe des écosystèmes « respirateurs » (qui produisent de l'oxygène ; les forêts, les communautés à la surface des océans, où se développe le phytoplancton), des écosystèmes « décomposeurs » (les marais, les mangroves) qui éliminent les effluents et les déchets, des écosystèmes « distributeurs » (les rivières, les océans). Ces écosystèmes peuvent être considérés comme des organes de la biosphère.

Les écosystèmes possèdent une forme de système immunitaire constitué d'espèces qui agissent comme des anticorps. Par exemple, une guêpe parasitoïde détruit les larves d'un scarabée invasif venu d'Asie qui s'attaque au bois des arbres des forêts tempérées.

Comme les organismes, les écosystèmes suivent des phases de développement et de maturation, de façon moins déterministe cependant. Un exemple est donné par la succession des communautés végétales qui aboutit à la constitution des forêts. A partir d'un sol nu, des espèces pionnières (lichens, mousses puis herbes) élaborent les sols où pousseront des plantes intolérantes à l'ombre, des arbustes, qui céderont la place à des plantes tolérantes à l'ombre, des arbres, qui constitueront au bout du compte la phase mature de la forêt, le climax. Ce cortège d'espèces végétales s'accompagne d'un cortège d'espèces animales. Au cours de la succession, chaque espèce facilite la venue des suivantes, la diversité augmente et l'écosystème se complexifie et s'internalise. C'est au climax que la forêt atteint sa plus grande autonomie. Elle s'entretient en recyclant une grande part de la matière qu'elle produit. A la manière d'un embryon qui récapitule au cours de son

développement les étapes par lesquelles sont passés ses ancêtres, la succession végétale récapitule la conquête du sol nu (accomplie par les algues vertes il y a 430 millions d'années), l'invention des herbes (les premières plantes à tige sont apparues il y a 420 millions d'années), puis celle des arbustes et des arbres (apparus il y a 380 millions d'années). Finalement, par sa densité, la forêt mature crée les conditions de sa destruction par le feu et les épidémies, avec pour conséquence le retour à une phase antérieure de la succession.

Résilience

La résilience désigne la capacité des systèmes complexes à résister aux perturbations, à préserver leur fonctionnement. Dans la mesure où nous avons comparé un écosystème à un organisme, la résilience est sa capacité à maintenir ses propriétés émergentes, son autonomie et ses fonctions régulatrices. Dans le cas d'un écosystème, la résilience ne doit pas être vue comme la capacité de retour à l'identique comme le serait la régénération d'un organe chez un animal. Il s'agit plutôt de la capacité à recomposer l'assemblage des espèces et des liens qu'elles entretiennent, de manière à maintenir la fonctionnalité globale, la qualité du service rendu.

Une image de l'état d'un écosystème au cours du temps est donnée par une bille qui roule dans une cuvette, le bassin d'attraction. Quand des perturbations influent sur la trajectoire de la bille, celle-ci reste confinée dans le bassin d'attraction selon la résilience du système. Cependant, par le jeu combiné de la dynamique et des perturbations, la bille peut franchir un col et changer de bassin d'attraction. Après une telle bifurcation, le fonctionnement de l'écosystème devient qualitativement différent. Les systèmes écologiques présentent des dynamiques non linéaires : de petites fluctuations des entrées peuvent engendrer de grandes variations des sorties.

On reconnaît que la diversité au sein d'un écosystème est un gage de résilience. En effet, plus d'espèces signifie plus de liens structuraux, plus de redondance, plus d'alternatives. Ce point est à situer dans la dynamique de la succession.

Les écosystèmes se sont construits sur fond de perturbations récurrentes, et l'« hypothèse des perturbations intermédiaires » dit que la diversité est maximale à une fréquence ou une amplitude intermédiaire des perturbations. Il est clair que sous un régime élevé de perturbations, les écosystèmes ne peuvent se reconstituer, par manque de temps ou par extinction de trop d'espèces. Cependant un régime modéré de perturbations permet de redistribuer les cartes, de créer des opportunités. Les espèces ayant des capacités de dispersion et de reproduction importantes vont retrouver la place monopolisée par les espèces meilleures compétitrices en environnement stable.

L'analyse des réseaux écologiques montre que les écosystèmes sont résilients. Ils conservent globalement leurs fonctionnalités quand on supprime des liens, mais seulement jusqu'à un seuil au-delà duquel ils se disloquent. Certaines espèces « clé de voûte » sont dépositaires de très nombreux liens, garants de la stabilité de l'écosystème. Ainsi la réintroduction du loup dans le parc du Yellowstone a permis la réapparition de plantes surconsommées par les élans, et de plusieurs espèces animales associées à ces plantes.

Changement climatique

La vie sur Terre est rythmée par de grandes circulations atmosphériques et océaniques, par des événements climatiques saisonniers comme les moussons, semi-réguliers comme El Niño, ou aléatoires comme les cyclones et les tempêtes. Il existe aussi des cycles finement ajustés comme celui de l'eau et des principaux éléments : carbone, azote, phosphore.

Les cycles naturels sont actuellement perturbés par l'action de l'homme. Nous allons ne considérer ici que le cycle du carbone. L'analyse des bulles piégées dans les glaces polaires a montré que la concentration en CO₂ dans l'atmosphère s'est maintenue autour de 280 molécules par million depuis 400000 ans et a commencé à augmenter à la fin du 19^{ème} siècle, pour s'élever à partir des années 1960 jusqu'à atteindre actuellement 380 molécules par million. Il est avéré que cette augmentation est d'origine humaine. Elle provient principalement de l'utilisation des combustibles fossiles, le pétrole et le charbon.

Une partie du rayonnement solaire qui atteint la surface de la Terre est réfléchi sous forme de rayonnement infrarouge et partiellement bloquée dans l'atmosphère par des gaz comme le CO₂ et la vapeur d'eau. Ces gaz jouent le même rôle que les vitres d'une serre et entretiennent, en régime normal, une température propice à la vie sur notre planète. Mais l'augmentation très rapide du taux de CO₂ dans l'atmosphère due aux activités humaines provoque un réchauffement global incontrôlé.

Au vu de ce qui a été dit sur la régulation délicate de la planète par la biosphère, il paraît évident qu'injecter dans l'atmosphère en quelques décennies le carbone que la nature a mis des millions d'années à enfouir dans les sédiments ne peut que perturber le cycle et mener aux dérèglements que nous commençons à observer.

Les émissions de gaz à effet de serre créent de nombreuses rétroactions positives. Le réchauffement qu'elles induisent provoque la fonte des glaciers alors que ceux-ci contribuent au refroidissement par leur pouvoir réfléchissant. Une autre conséquence est l'augmentation du taux de CO₂ dissous dans les océans qui accroît leur acidité, nuit au phytoplancton et aux écosystèmes coralliens. Comme ceux-ci sont des séquestreurs de carbone, leur déclin va accroître le réchauffement. En contre partie, les plantes devraient profiter d'une plus grande disponibilité en CO₂. Leur abondance créerait une rétroaction négative susceptible de réguler le climat. Cette rétroaction n'a cependant pas été observée pour le moment.

La montée des températures moyennes — on prévoit une augmentation de 2 à 6°C sur 100 ans — est une perturbation particulière, graduelle et unidirectionnelle, rapide en regard des temps de résilience des écosystèmes. Elle est typiquement de nature à provoquer leur bifurcation, le changement qualitatif de leurs fonctionnalités ou leur extinction. Les écosystèmes vont traverser des phases d'instabilité, et il est impossible de prévoir comment vont se restructurer des assemblages aussi complexes.

La température est un déterminant majeur de la physiologie des organismes. Ils ne peuvent maintenir correctement leurs fonctions que dans une plage précise, autour d'un optimum. Le métabolisme des êtres vivants s'accélère avec la température, et il en est de même du métabolisme des écosystèmes. La durée des cycles de vie va raccourcir, les éléments vont parcourir plus rapidement les grands cycles, le climat va « tourner plus vite ». Cela va accroître les disparités de température et d'humidité entre régions et amplifier les phénomènes climatiques violents.

Des conséquences du réchauffement climatique sur les espèces ont déjà été observées, montrant une désorganisation partielle des réseaux trophiques et mutualistes. De nombreuses espèces se sont déplacées vers les pôles ou vers des altitudes plus élevées, changeant leurs aires de répartition. Des décalages apparaissent entre les dates de floraison des plantes et les dates d'émergence de leurs pollinisateurs, entre les dates de ponte et de disponibilité des proies nécessaires au nourrissage des petits. Le taux de mortalité des arbres a augmenté. Les taux de dispersion ont changé. Une estimation prévoit que 15 à 37% des espèces peuvent disparaître sous la seule influence du réchauffement, sans tenir compte de facteurs combinés comme la dégradation des habitats et la pollution. Pour l'homme, les changements globaux risquent d'amplifier les fléaux usuels: épidémies, famines, guerres.

Où va la vie ?

Les perturbations d'origine humaine sont catastrophiques. La vie a connu pire, elle ne manque ni de ressources ni de capacités d'innovation. C'est surtout l'homme — dont Théodore Monod s'indignait de ce qu'il se qualifie d'*Homo sapiens*, d'homme sage — qui va souffrir de sa rapacité et de son manque de respect, de son incapacité actuelle à affronter les désordres qu'il a créés.

Quand les conditions environnementales changent, ce sont les individus les mieux adaptés qui ont le plus de descendants. Grâce au filtre de la sélection naturelle, l'évolution répare — au niveau des populations et non pas au niveau des individus — les dommages infligés par les variations de l'environnement. Par ailleurs, elle explore les opportunités proposées par ces variations. Les capacités d'adaptation des espèces sont des potentialités de réparation. L'adaptation et l'évolution des espèces se mettent en place au sein des écosystèmes dont elles sont les unités, et dont elles sous-tendent la réorganisation. Nous comprenons ainsi qu'une sélection de groupe peut s'exercer sur les quasi-organismes que sont les écosystèmes : les mieux adaptés au changement climatique seront sélectionnés. Des écosystèmes nouveaux, réparés par l'évolution, vont apparaître. Quelle va être la place de l'homme civilisé ? Si les démographes s'accordent pour estimer que la population humaine devrait se stabiliser autour de 9 milliards d'individus vers 2050, certains écologistes pensent que les effectifs pourraient diminuer de façon importante. Il se peut que les sociétés traditionnelles — celles qui ont su traiter la nature comme un être vivant — trouvent de nouvelles aires d'épanouissement.