



HAL
open science

**DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET FONCTIONNEMENT
DES ÉCOSYSTÈMES : REVUE DES HYPOTHÈSES
ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE EN
ÉCOLOGIE MARINE** Species diversity and ecosystem
function : a review of hypothesis and research
perspectives in marine ecology

Guy Boucher

► **To cite this version:**

Guy Boucher. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES : REVUE DES HYPOTHÈSES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE EN ÉCOLOGIE MARINE Species diversity and ecosystem function : a review of hypothesis and research perspectives in marine ecology. Vie et Milieu / Life & Environment, 1997, pp.307-316. hal-03103833

HAL Id: hal-03103833

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03103833v1>

Submitted on 8 Jan 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES : REVUE DES HYPOTHÈSES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE EN ÉCOLOGIE MARINE

*Species diversity and ecosystem function : a review of hypothesis
and research perspectives in marine ecology*

Guy BOUCHER

URA 699 CNRS Biologie des Invertébrés Marins, MNHN, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France

DIVERSITÉ
ATTRIBUTS FONCTIONNELS
PRODUCTION
PERTURBATION
ÉCHELLES

RÉSUMÉ. – Divers aspects concernant le rôle fonctionnel des espèces dans les écosystèmes sont passés en revue. Les hypothèses explicitant les relations entre diversité et attributs fonctionnels (transformation et flux d'énergie et de matière) permettent d'envisager la notion de similarité des rôles joués dans les processus fonctionnels (espèces clés, redondantes,...). A partir d'exemples tirés de travaux d'écologie terrestre et marine, il est montré que les modifications de la diversité peuvent réguler certains processus fonctionnels. Les relations entre diversité et deux attributs fonctionnels essentiels (niveau de production et régime de perturbation) sont envisagées sous l'aspect de la théorie de l'équilibre dynamique de Huston. Les limites pratiques de l'évaluation de la production, du régime de perturbation et de la diversité spécifique des écosystèmes sont évoquées avant de proposer une stratégie d'approche de la diversité fonctionnelle pour l'étude des systèmes marins.

DIVERSITY
FUNCTIONAL ATTRIBUTES
PRODUCTIVITY
DISTURBANCE
SCALES

SUMMARY. – Different aspects of the functional role of species in ecosystems are reviewed. Hypotheses for testing the relationships between diversity and functional attributes (transformation and fluxes of energy and matter) allows to investigate the similarity of roles assumed by species in ecological processes (keystone species, redundancy,...). From a series of examples chosen in terrestrial and marine literature, it is demonstrated that diversity changes can influence functional processes. Relationships between diversity and two key functional attributes (productivity and disturbance) are analysed according to the dynamic equilibrium model of Huston. The practical limitations for the evaluation of production, disturbance and species diversity in ecosystems are discussed and a general strategy is proposed for the study of functional diversity in marine systems.

INTRODUCTION

L'une des interrogations majeures suscitée par la réduction de la diversité biologique est de comprendre dans quelle mesure la richesse en espèces contribue au bon fonctionnement des écosystèmes. Il convient notamment de déterminer comment la disparition des espèces altère l'intégrité des processus qui maintiennent la production des milieux ou supportent les réseaux trophiques.

Dans cet article, les *attributs fonctionnels* seront définis comme les capacités des écosystèmes à stocker ou à transférer l'énergie ou la matière; les *attributs structurels* lient l'abondance et la distribution des espèces au cycle de vie (crois-

sance, forme); les *groupes fonctionnels* concernent l'aptitude des espèces à participer à un même attribut fonctionnel en tant qu'*analogue fonctionnel*.

Si la diversité fonctionnelle a parfois été envisagée comme le nombre des catégories (espèces, taxa,...) présentant une fonction commune (éthologique, physiologique, structurante,...), une définition plus dynamique s'impose pour tenir compte des changements rapides des systèmes écologiques. Steele (1991) propose une définition qui considère la variété des différentes réponses au changement de l'environnement, en particulier aux diverses échelles de temps et d'espace avec lesquelles les organismes réagissent entre eux ou à l'environnement. Diversités taxonomique, fonctionnelle et

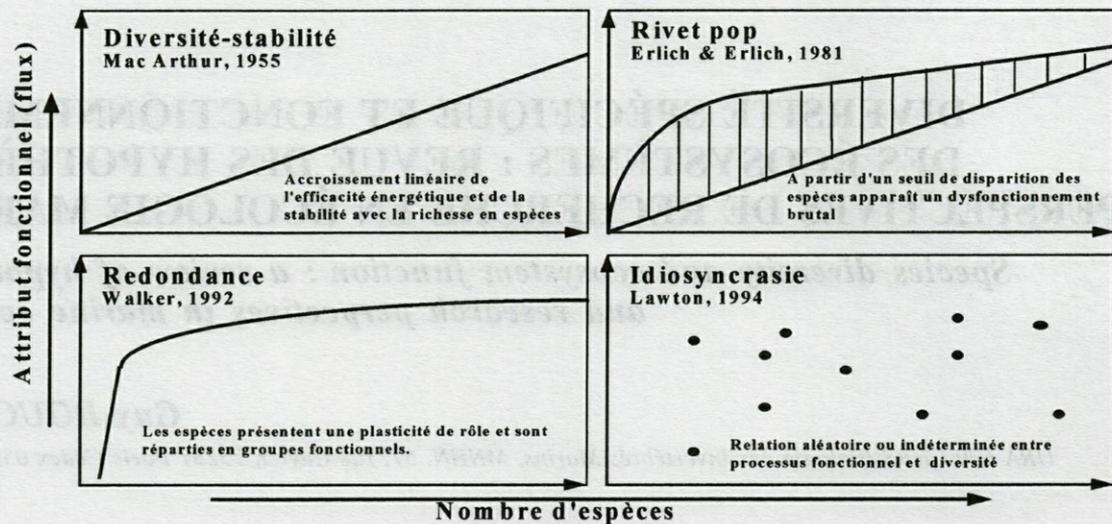


Fig. 1. – Hypothèses sur le rôle fonctionnel des espèces dans un écosystème permettant de prédire les relations entre richesse spécifique et attributs fonctionnels. 1, Hypothèse de la stabilité-diversité (Mc Arthur 1955); 2, Hypothèse des «rivets pops» (Ehrlich & Ehrlich 1981); 3, Hypothèse de la redondance (Walker 1992); 4, Hypothèse de l'idiosyncrasie (Lawton 1994).

A number of hypotheses about the functional role of species within ecosystems allowing to predict the relationship between diversity and functional attributes : 1, Stability-diversity hypothesis (Mc Arthur 1955); 2, Rivet pop hypothesis (Ehrlich & Ehrlich 1981); 3, Redundancy hypothesis (Walker 1992); 4, Idiosyncratic hypothesis (Lawton 1994).

spatio-temporelle sont, en effet, enchevêtrées et organisées sur une multiplicité d'échelles spatio-temporelles emboîtées (Frontier, sous presse).

Chaque espèce est impliquée dans différentes fonctions distinctes et interactives qui conduisent à l'organisation de l'écosystème considéré comme système complexe d'interactions entre des populations et le milieu. Le rôle d'une espèce peut ainsi être assimilé à sa niche écologique (Odum, 1971) qui se modifie selon les modifications de l'espace et du temps.

Cette revue analyse dans un premier temps les hypothèses concernant le rôle des espèces et leur degré de similarité dans l'écosystème en fournissant quelques exemples tirés de travaux d'écologie terrestre et marine. Elle envisage ensuite les attributs fonctionnels susceptibles de réguler la diversité en les replaçant dans le contexte de la théorie unificatrice de l'équilibre dynamique de Huston (1979). La configuration spatio-temporelle de chaque niveau d'organisation biologique et écologique est envisagée avant d'évoquer les problèmes liés à la mesure des attributs fonctionnels et structurels de la diversité. Enfin les approches possibles d'une analyse des relations entre attributs fonctionnels et diversité sont évoquées.

Quel est le rôle des espèces dans un écosystème ?

Il est admis (Pianka 1979; Currie 1991) que les processus fonctionnels (production, compétition, prédation,...) d'un écosystème déterminent sa

diversité au même titre que les processus évolutifs liés à l'histoire ou que les caractéristiques environnementales (stabilité climatique, hétérogénéité spatiale,...). Ce n'est que très récemment qu'il a été perçu que la diversité elle-même pouvait influencer certaines fonctions bien que les données permettant de prévoir comment les attributs fonctionnels sont affectés par la perte ou l'introduction des espèces demeurent souvent contradictoires (Lévêque 1995).

Plusieurs hypothèses envisageant les conséquences d'un changement de la diversité au niveau écosystémique reposent sur la notion de similarité des rôles joués par l'espèce dans les processus écologiques. Lorsqu'une espèce joue un rôle disproportionné par rapport à son abondance ou sa biomasse, elle est qualifiée « espèce clé » (Paine 1969; Power & Mills 1995). Quatre hypothèses (Fig. 1), en plus de l'hypothèse nulle postulant l'absence totale d'effet de la diversité sur les attributs fonctionnels, permettent d'envisager les relations de richesse spécifique avec le fonctionnement (Johnson *et al.*, 1996). La première appelée « hypothèse de la diversité-stabilité » (McArthur, 1955) considère que l'efficacité énergétique d'un système et sa stabilité augmentent avec le nombre d'espèces qui jouent toutes un rôle identique. Ainsi, le transfert d'énergie (production) augmente linéairement avec la richesse spécifique et par conséquent chaque espèce est unique. La deuxième, appelée « hypothèse des rivets pops » (Ehrlich & Ehrlich 1981), fait une analogie entre les espèces constitutives d'un éco-

Influence de la diversité sur différents processus écologiques

<p>Mésocosmes contrôlés 206 jours</p> <p>S = nombre d'espèces</p> <p>n = nombre de réplicats</p> <p>Consommateurs secondaires = C2</p> <p>Consommateurs primaires = C1</p> <p>Producteurs primaires = P1</p> <p>Décomposeurs = D</p>	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th>Conditions</th> <th>1</th> <th>2</th> <th>3</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>S</td> <td>31</td> <td>15</td> <td>9</td> </tr> <tr> <td>n</td> <td>6</td> <td>4</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td>C2</td> <td>2</td> <td>1</td> <td>1</td> </tr> <tr> <td>C1</td> <td>5</td> <td>4</td> <td>3</td> </tr> <tr> <td>P1</td> <td>16</td> <td>5</td> <td>2</td> </tr> <tr> <td>D</td> <td>8</td> <td>5</td> <td>3</td> </tr> </tbody> </table>	Conditions	1	2	3	S	31	15	9	n	6	4	4	C2	2	1	1	C1	5	4	3	P1	16	5	2	D	8	5	3
Conditions	1	2	3																										
S	31	15	9																										
n	6	4	4																										
C2	2	1	1																										
C1	5	4	3																										
P1	16	5	2																										
D	8	5	3																										
<p>PERFORMANCES</p> <p>1- Respiration (CO₂)</p> <p>2a- Décomposition à court terme</p> <p>2b- Décomposition à long terme</p> <p>3- Rétention des nutrilites (N, P, K)</p> <p>4- Production (1/transmittance)</p> <p>5- Rétention d'eau</p>	<p>HYPOTHÈSES</p> <p>Rivets pops</p> <p>Idiosyncrasie</p> <p>Nulle (pas d'effet)</p> <p>Idiosyncrasie</p> <p>Rivets pops</p> <p>Idiosyncrasie</p>																												

Fig. 2. – Effets du nombre d'espèces (S) sur différents attributs fonctionnels mesurés sur trois assemblages d'espèces (nombre d'espèces de décomposeurs, de producteurs primaires, consommateurs primaires et secondaires) de diversité croissante (9 < S < 31) maintenus en mésocosmes contrôlés (Naeem *et al.* 1994). Les conditions expérimentales sont définies dans les deux cartouches supérieures (définition des paramètres et conditions d'expérience). Les attributs fonctionnels et leur conformité aux hypothèses présentées dans la figure 1 ou à l'hypothèse nulle sont définis dans le cartouche inférieur. La décomposition à long terme n'est pas affectée par la diversité. Les performances des écosystèmes, telles que respiration, production, répondent à la prédiction de l'hypothèse des « rivets pops » et sont influencées positivement par la diversité spécifique avec un effet de seuil. Les performances répondant à l'hypothèse de l'idiosyncrasie varient de façon erratique et non consistante lorsque la diversité décline

Influence of species number (S) on various functional attributes measured on three species assemblages (decomposers, primary producers, primary and secondary consumers) of increasing diversity (9 < S < 31) in controlled mesocosms (Naeem et al. 1994). Experimental conditions are defined in the two upper boxes (parameter definition and experimental conditions). Functional attributes and their conformity to the hypothesis presented in figure 1 or to the null hypothesis are defined in the lower box. Only long-term decomposition conforms to the null hypothesis (no effect). Ecosystem performances, such as respiration, productivity, conform to the rivet hypothesis and are thus positively influenced by species diversity with a threshold effect. The remaining ecosystem processes vary idiosyncratically as diversity decline : species richness makes a difference to the performance of ecosystems but not in a consistent manner.

système et les « rivets pops » reliant les tôles d'une aile d'avion. Elle considère que chaque espèce joue un rôle mais que le fonctionnement du système est altéré à partir d'un certain seuil de disparition en fonction du nombre, de la position et des espèces voisines immédiates. La troisième, appelée « hypothèse de la redondance » (Walker 1992 ; Lawton & Brown 1993), considère que les analogues fonctionnels peuvent se remplacer dès lors qu'ils appartiennent au même groupe fonctionnel. La quatrième appelée « hypothèse d'idiosyncrasie » (Lawton 1981) illustre une relation indéterminée et erratique entre richesse spécifique et processus fonctionnel. Ces diverses hypothèses, partiellement développées sous une autre formulation par Vitousek & Hooper (1993) constituent un puissant stimulus pour le développement des notions d'espèces redondantes, d'espèces clés et de groupes fonctionnels.

Des travaux d'écologie végétale récents, n'ayant probablement pas d'équivalents en milieu marin, constituent des exemples convainquants d'une influence de la diversité sur les principaux attributs fonctionnels. Des expériences (Naeem *et al.* 1994), réalisées sur trois batteries de mésocosmes expérimentaux contenant des assemblages complexes de plantes, d'herbivores et de faune du

sol de diversité croissante, indiquent un effet positif de la diversité sur la production primaire mais aucun effet systématique sur les processus de décomposition et de rétention d'eau et de nutriments (Fig. 2). D'autres expériences (Tilman *et al.* 1996), commentées par Johnson *et al.* (1996) et Loreau (1996), indiquent un effet positif de la diversité spécifique tant sur la productivité primaire (recouvrement végétal) que sur la résistance à la sécheresse (Fig. 3A). Une meilleure exploitation des nutriments limitants diminue les pertes en azote par lessivage d'où la réduction des concentrations en nitrate (Fig. 3B) sous la zone racinaire. Le nombre d'espèce *per se* interviendrait donc sur le fonctionnement des systèmes puisqu'il (1) augmente l'efficacité d'utilisation de la ressource à l'état d'équilibre ; (2) constitue une meilleure assurance d'adaptation en cas de changement important de l'environnement.

Pour les espèces animales, les processus fonctionnels écosystémiques sont hautement sensibles aux espèces qui déterminent :

(1) Les sources et le renouvellement des nutriments ou de l'espace. Ainsi, la minéralisation n'est pas un simple processus de restitution d'éléments minéraux pour la production primaire mais un moment du cycle matériel constituant une chaîne

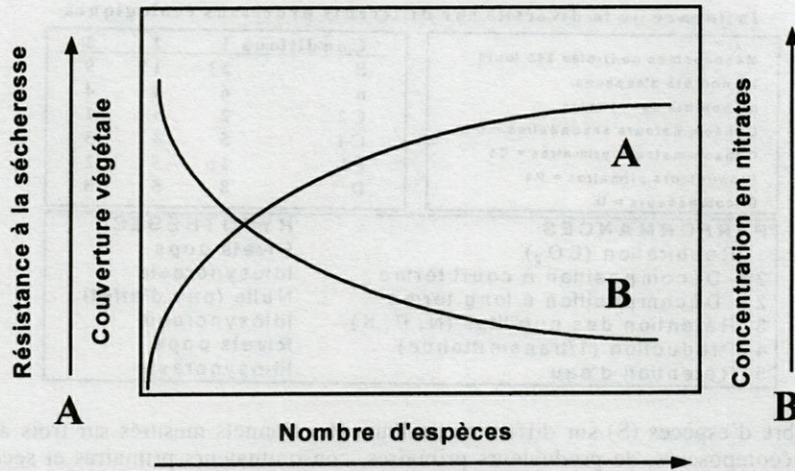


Fig. 3. – Influence de la diversité spécifique végétale sur la production primaire et la rétention en nutriments. La production primaire, estimée par la couverture végétale totale (%) et par la résistance à la sécheresse (rapport des biomasses en période sèche et en période favorable) augmente (A) et la perte en azote par lessivage (concentration en nitrate sous la zone racinaire) diminue (B) lorsque le nombre d'espèces de plantes herbacées croît (d'après Tilman *et al.* 1996, modifié).

*Influence of plant species diversity on primary production and nutrient storage. primary production, estimated by total plant cover (%) and drought resistance increases (A) and nitrogen loss by runoff (nitrate concentration under the roots) decreases (B) when species number of herbaceous plants increases (modified from Tilman *et al.* 1996)*

causale circulaire et transmettant des effets indirects à toutes les composantes de l'écosystème. Le régime herbivore du zooplancton accroît et optimise la production primaire du phytoplancton par l'intermédiaire du recyclage des nutriments en fournissant l'azote limitant par l'excrétion (Sterner *et al.*, 1992). De même, les Oursins brouteurs contrôlent le recouvrement végétal dans les mares littorales en libérant espace et accès à la lumière (Dayton 1975).

(2) L'introduction ou la disparition d'espèces différant par leur taux d'utilisation des ressources peut avoir des effets plus ou moins marqués sur les processus écosystémiques selon leur niveau de compétition pour la ressource avec d'autres espèces. Les contrôles par les niveaux supérieurs de la chaîne trophique sont courants dans les systèmes aquatiques. Ainsi des espèces clés, telles que la Loutre marine, contrôlent les populations d'Oursins et de grandes algues sur la côte ouest des Etats-Unis (Estes & Palmisano 1974) ou les introductions de Poissons dans certains lacs africains modifient les chaînes trophiques (Lévêque 1995). Dans les lagons tropicaux, la surpêche exercée sur les Poissons favorise le développement des Oursins *Diadema* qui provoquent un remplacement progressif des Coraux par les Algues en l'absence de toute eutrophisation (Jackson 1994).

(3) Les organismes qui affectent le régime de perturbation peuvent modifier profondément l'écosystème par diminution de l'importance relative des processus de régulation. Ainsi les

bioérodeurs des systèmes récifaux augmentent la fragilité des coraux et par conséquent accélèrent leur bioérosion (Le Campion *et al.* 1993; Peyrot-Clausade *et al.*, 1995). Les organismes bioturbateurs endogés (Crustacés, Polychètes, etc.) modifient les conditions d'oxygénation et les échanges géochimiques à l'interface eau-sédiment (Henriksen 1980). Les ceintures algales diminuent l'impact destructeur de la houle sur les peuplements littoraux (Gaylord *et al.* 1994).

Relation entre diversité, production et régime de perturbation : le modèle d'équilibre dynamique de Huston

Parmi les principaux facteurs écologiques susceptibles d'expliquer la richesse en espèces des écosystèmes (Diamond 1988), la production biologique (taux de croissance des populations), le régime de perturbation (mortalité qui résulte de processus abiotiques ou biotiques et la complexité de l'habitat) sont considérés comme essentiels (Barbault *et al.* in Solbrig 1991).

L'hypothèse suggérant une relation entre la richesse en espèces et le flux d'énergie reçoit actuellement un regain d'attention (Wright *et al.* 1993). Selon les situations écologiques, l'accroissement de la production provoque, soit une stimulation de la richesse en espèces (Connell & Orias 1964), soit un déclin de celle-ci parfois qualifié de «paradoxe de l'enrichissement» (Rosenzweig 1971). La comparaison de divers types

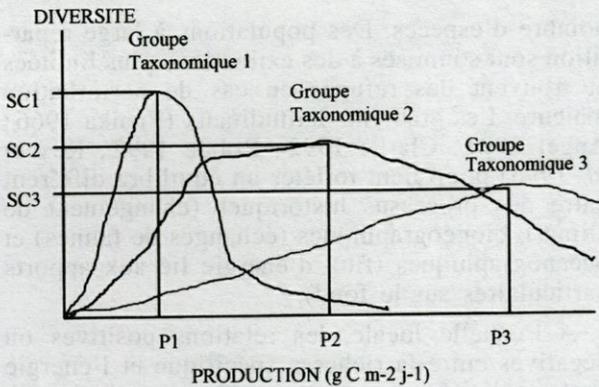


Fig 4. – Relations entre la production d'un système et la diversité spécifique de divers groupes taxonomiques atteignant leur diversité maximale (SC_n = «capacité de saturation») pour un niveau de production P_n .

Relations between ecosystem productivity and species diversity of different taxonomic groups peaking their maximal diversity (SC_n = saturation capacity) at a production level P_n .

d'écosystèmes marins est à cet égard contradictoire puisque les marais maritimes peu diversifiés sont très productifs et l'océan profond, caractérisé par une richesse spécifique exceptionnellement élevée, est peu productif.

La théorie qualifiée de « *intermediate production hypothesis* » de Grime (1978) considère que la diversité spécifique croît avec la production jusqu'à une valeur maximale avant de décroître (Rosenzweig & Abramsky 1993). La partie ascendante de la courbe ne pose pas de problèmes conceptuels puisque un seuil critique d'énergie est nécessaire pour permettre le développement des populations d'espèces. En régime de forte production, une réduction de la richesse spécifique est associée à une augmentation de densité ou de biomasse d'un nombre réduit d'espèces opportunistes qui bénéficient de cet accroissement d'énergie. Ces notions sont explicitées par les courbes SAB (espèce-abondance-biomasse) proposées par Pearson & Rosenberg (1978) pour illustrer les modifications de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse du macrobenthos dans des gradients d'enrichissement organique. Parmi les facteurs susceptibles de réguler la relation diversité-production (Rosenzweig 1992; Rosenzweig & Abramsky 1993), peuvent être distingués : ceux où le mécanisme est inclus (hétérogénéité environnementale, instabilité dynamique, modification du rapport prédateur/proie); ceux qui réduisent le descripteur dans un autre (le temps, le régime de perturbation ou la réduction de la covariance des densités de population); ceux où le mécanisme n'est pas spécifié. Parmi ces derniers, l'hypothèse d'une compétition entre taxa plurispécifiques (classe, ordre,...) apparaît plus pertinente (Fig. 4) que celles de l'accroissement

de la compétition avec la production ou de la réduction de l'hétérogénéité de l'environnement par accroissement de la production. La capacité de saturation (Cornell & Lawton, 1992), considérée comme la diversité maximale de la richesse locale en espèces de chacun des taxa majeurs, varierait en fonction de la production. Les pics de diversité liés à la bathymétrie dans les océans correspondent certes à des zones optimales de production (Rex 1981) mais ces gradients sont très dépendants du taxon considéré (Ray 1988). De même les peuplement benthiques des lagons tropicaux sont souvent caractérisés par des peuplements dominés par des taxa (Mollusques, Crustacés, Polychètes) qui diffèrent probablement en fonction des niveaux de production locale (Clavier comm. pers.).

Il est aussi admis que des perturbations d'intensité et de fréquence modérées favorisent une richesse en espèces maximale (« *intermediate disturbance hypothesis* » : Connell 1978). Beaucoup d'espèces ne peuvent survivre dans des communautés fortement perturbées comme dans les milieux plus stables où la compétition biologique devient trop intense. Production et régime de perturbations sont deux attributs fonctionnels déterminants pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes puisqu'ils sont intimement liés aux activités humaines. L'effet composite de la production et des perturbations sur la diversité est illustré dans le modèle d'équilibre dynamique de Huston (1979). La diversité maximale, favorisée par une forte hétérogénéité spatiale, est atteinte lorsque les processus d'exclusion compétitive et de mortalité causés par les perturbations sont en équilibre (Fig. 5). A fort régime de perturbation et faible production, l'accroissement de la mortalité favoriserait l'établissement d'espèces opportunistes, d'espèces clés pour la ressource produisant de faibles biomasses. A forte production et faible régime de perturbation, les forces d'exclusion compétitives accrues réduisent la diversité d'espèces équilibrées (stratégie k) mais devrait favoriser l'établissement de nombreux types fonctionnels, de prédateurs/brouilleurs-clés et de fortes biomasses (Solbrig 1991). Ainsi, le phytoplancton de la mer des Caraïbes et des côtes du Brésil présente une diversité maximale sous des conditions de production et de régime de perturbation intermédiaires qui influence les pêcheries de la zone (Agard *et al.* 1996).

Echelles de la diversité fonctionnelle

Production et régime de perturbation sont des processus complexes qui varient en fonction d'une combinaison de facteurs incluant l'hétérogénéité spatiale et temporelle mais aussi de l'histoire évolutive et géologique. Il existe une hiérarchie temporelle et spatiale de la diversité (Rosenzweig

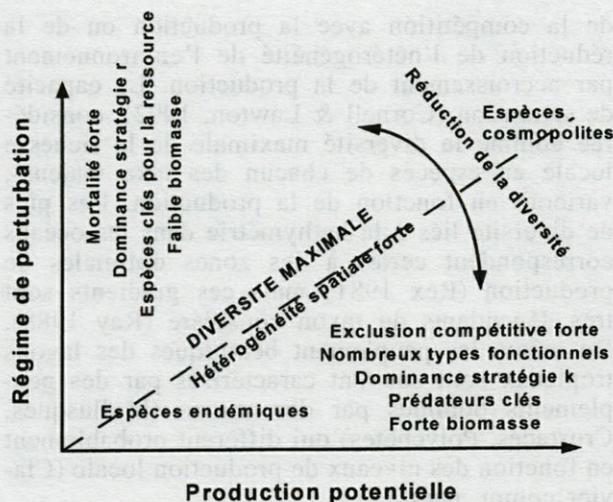


Fig 5. – Relations prédites entre la productivité, le régime de perturbation et un ensemble de d'attributs structurels ou de types fonctionnels (diversité spécifique, types d'espèces clés, répartition spatiale de la biomasse, stratégies du cycle de vie). Interprété à partir du « modèle d'équilibre dynamique » de Huston présenté dans Solbrig (1991). La richesse spécifique qui est régulée par les équilibres entre deux forces opposées de déplacement compétitif atteint sa valeur maximale selon la ligne en pointillé.

Predicted effect of productivity, disturbance and a series of structural attributes or functional types (species diversity, type of keystone species, spatial pattern of biomass, life cycle strategies). Interpreted from the Huston's « dynamic equilibrium model » and Solbrig (1991). Species richness which is a balance between two opposing forces of competitive displacement is maximum on the dotted line.

1992). A l'échelle globale des temps géologiques, l'espèce évolue ; à l'échelle moyenne, les espèces se spécialisent dans un habitat ; à l'échelle écologique, elles recherchent l'habitat favorable et s'éteignent lors de sa disparition.

La hiérarchie spatiale dépend, quant à elle, de la diversité des habitats qui croît sur les grandes surfaces. En fait, les zones tropicales ou l'océan profond seraient plus diversifiées que les zones tempérées ou circumpolaires, tout simplement parce que ces biotopes couvrent des surfaces beaucoup plus vastes (Rosenzweig 1992). Le nombre des niches qui en résulte semble être une propriété co-évolutive qui dépend du nombre d'espèces en compétition pour un nombre limité d'espaces favorables. La différenciation des niches dans un écosystème pourrait donc n'être qu'une conséquence de la spécialisation des espèces induite par l'augmentation de leur nombre et non une cause.

La théorie espèce-énergie de Wright (1983) considère que la production d'un habitat détermine le nombre d'individus susceptibles de survivre par unité de surface et par conséquent le

nombre d'espèces. Des populations à large répartition sont soumises à des extinctions plus limitées et trouvent des refuges en cas de perturbation majeure. Les gradients latitudinaux (Pianka 1966 ; Angel 1991 ; Clarke 1992 ; Rohde 1992 ; Rex *et al.* 1993) pourraient refléter un équilibre différent entre des processus historiques (changement de climat), biogéographiques (échanges de faunes) et océanographiques (flux d'énergie lié aux apports particuliers sur le fond).

A l'échelle locale, les relations positives ou négatives entre la richesse spécifique et l'énergie sont explicitées par une courbe en cloche. A l'échelle régionale, la diversité des habitats croît et la richesse spécifique est le cumul des espèces présentes dans les différents sous-ensembles locaux. Le changement d'échelle a pour effet de supprimer les effets négatifs locaux du flux d'énergie sur la richesse spécifique (Wright *et al.* 1993). En milieu homogène, les espèces rares dans une station sont rares dans toutes les stations, alors que dans un milieu hétérogène les espèces rares dans une station peuvent être abondantes ailleurs, ce qui a pour effet d'accroître la richesse spécifique au niveau régional. Ce concept souligne une dépendance forte de la relation production /diversité selon les échelles spatiales considérées.

Les problèmes liés à l'évaluation des attributs fonctionnels et de la diversité

Production : sa quantification pose des problèmes conceptuels et méthodologiques. En effet, les évaluations de production (Rosenzweig & Abramsky 1993) reposent le plus souvent sur des indices (humidité, inverse de la transmittance,...), plus rarement sur des biomasses (teneur en chlorophylle, poids,...) et exceptionnellement sur des flux d'énergie (par ex. $g C m^{-2} j^{-1}$). La production des écosystèmes littoraux résulte essentiellement de la production bactérienne auto- et hétérotrophe, de la production primaire des microphytes et dans une moindre mesure de la production secondaire. Intuitivement, il paraît judicieux de considérer des processus permettant une mesure globale du fonctionnement des systèmes telle que les productions brute et nette, la respiration et la reminéralisation qui sont malheureusement difficilement mesurables à l'échelle régionale. Réalisée en routine sur le plancton en milieu pélagique (Bonin & Travers 1992 : carbone marqué, métabolisme, bilan énergétique, bilan des rapports de carbone, azote, phosphore...), cette mesure repose sur les échanges gazeux dans des enceintes de confinement ou dans la masse d'eau circulant au-dessus du benthos (Boucher *et al.* 1994 ; Clavier *et al.* 1994 ; Gattuso *et al.* 1996). Le calcul de la production secondaire de populations peut être réalisé par la méthode des cohortes lorsque celles-ci sont

identifiables (Allen 1971) ou par la modélisation des classes de taille pour les espèces à reproduction continue (Argentesi *et al.* 1974).

Régime de perturbation : sa quantification est souvent subjective, les éléments de la perturbation étant, soit ignorés, soit mal hiérarchisés. Ainsi les récifs tropicaux ont été successivement considérés comme des milieux stables et peu perturbés, conditions supposées à l'époque favorables à la diversité (Connell & Orias 1964); puis comme des milieux instables soumis à de fréquentes perturbations de type hydrodynamique provoquées par les cyclones (Harmelin-Vivien 1994) qui favorisent l'exclusion compétitive et freinent la dominance des espèces (Connell 1978). Différentes échelles spatio-temporelles de perturbations peuvent se superposer et la réponse des communautés constitue ce que les auteurs anglosaxons qualifient le « *patch dynamics* » (Levin & Paine 1974). Ainsi, le mécanisme de stimulation de la diversité benthique en milieu profond est constitué par les apports éphémères de nourriture à l'échelle de quelques cm² (Jumars 1976) qui supplantent largement l'effet des tempêtes de fond occasionnelles dans la structuration des peuplements (Gage 1996). Le concept de « dynamique de métapopulation » (Hanski & Gilpin 1991) apparaît prometteur pour conceptualiser les échelles complexes de la structure dynamique des perturbations en mosaïque.

Diversité d'un système : son évaluation ne peut se résumer à la seule mesure du nombre d'espèces d'une taxocoenose particulière. L'abondance relative des espèces doit être prise en compte au travers d'indices synthétiques qui représentent un diagnostic de l'état du système. En outre, la diversité perçue dépend du groupe taxonomique considéré pour caractériser le milieu et la question se pose de savoir quels groupes zoologiques conviennent le mieux pour estimer la diversité spécifique d'un écosystème ? En milieu benthique, la détermination de toutes les catégories taxonomiques et dimensionnelles constitue en effet une difficulté tout particulièrement dans les sédiments où plusieurs centaines d'espèces de divers phyla du méio- et du macrobenthos peuvent coexister respectivement à l'échelle de 10 cm² et de 10 m².

Les approches possibles de la diversité fonctionnelle ?

Il existe deux façons de tester l'hypothèse d'une relation entre attributs fonctionnels et diversité : l'une consiste en l'examen des variations des propriétés fonctionnelles d'écosystèmes de diversité différente pour des environnements hétérogènes que ce soit dans le temps ou dans l'espace ; l'autre consiste à déplacer l'état de contrôle des propriétés fonctionnelles de systèmes de diversités différentes et à suivre les réponses dans

le temps. Elle nécessite le choix des situations écologiques caractérisées, soit par des productions, soit par des diversités très différentes.

L'approche comparative permet ainsi d'envisager les mécanismes de régulation de la diversité dans des environnements présentant de larges gammes de production. Certains milieux dominés par les producteurs primaires, tels que les milieux pélagiques, les récifs coralliens à fortes associations symbiotiques, les ceintures algales tempérées, les herbiers de phanérogames marines et les sédiments littoraux contenant des associations plus ou moins importantes de microalgues benthiques, peuvent donc être considérés comme des milieux favorables aux études de production. Ils doivent être analysés dans des gradients latitudinaux de diversité qui se révèlent très robustes pour appréhender l'intervention de mécanismes fonctionnels à l'échelle régionale (Ray 1988).

L'approche expérimentale permet des « biomanipulations » de la production en laboratoire ou *in situ* du réseau trophique en agissant sur les deux types de contrôle écosystémiques possibles : « *Bottom-up* » et « *Top-down* ». La modification peut ainsi porter sur la ressource à la base de la chaîne alimentaire (modification d'un cycle géochimique, eutrophisation et ses effets sur la production primaire) ou sur une modification du réseau trophique à son sommet portant sur les interactions biologiques (introduction ou suppression d'espèces ou de types trophiques,...) qui se transmet vers les producteurs primaires de la base de la chaîne alimentaire. Ces deux processus peuvent coexister dans le cas où la régulation de la ressource nutritive est conditionnée par des apports externes au peuplement considéré : régulation de la biomasse des champs d'algues par les patelles (Menge 1995).

Le schéma de Odum (1985) testé par Schlinder (1990), lors d'eutrophisation de milieux lacustres, permet ainsi d'envisager par quels mécanismes une augmentation de la production conduit à une réduction de la diversité biologique (Tabl. I). Ce type d'approche, largement documenté lors des successions écologiques provoquées par les gradients d'enrichissement de matière organique, mérite d'être réévalué dans différents milieux marins en suivant simultanément les modifications de processus fonctionnels et structurels.

CONCLUSIONS

Une meilleure compréhension des relations entre la diversité et les attributs fonctionnels, la production notamment, passe par la mise en œuvre d'études comparatives dans des conditions géographiques et environnementales variées, de suivis d'expériences naturelles (introduction d'espèces,

Tabl. I. – Modifications des attributs fonctionnels et structurels dans les écosystèmes perturbés. Les tendances sont interprétées de Odum (1985), et confirmées ou infirmées lors d'expériences d'eutrophisation en milieu lacustre (Schlinder 1990).

Changes of functional and structural attributes in stressed ecosystems. Trends are interpreted from Odum (1985) and confirmed or not by eutrophication experiments in whole lakes (Schlinder 1990).

PARAMETRES	Tendance (Odum, 1985)	Eutrophisation des lacs (Schindler, 1990)
ENERGETIQUE		
1- Respiration (R)	Croît (structure dissipatrice)	Stable
2- P/R	Déséquilibre (<1 ou >1)	Croît
3- P/B et R/B	Croît	Stable
4- Importance de l'énergie auxiliaire	Croît	Non testé
5- Production primaire exportée/stockée	Croît	Croît
RECYCLAGE		
6- Turn-over des nutriments	Croît	Recyclage P, N, C croît
7- Production primaire exportée	Transport horizontal croît et vertical décroît	Augmente (dilution)
8- Fuites de nutriments	Croît	Sortie proportionnelle entrée
STRUCTURE		
9- Espèces opportunistes (r)	Croissent	Vrai pour le zooplancton
10- Taille organisme	Décroît	Taille croît
11- Cycle de vie	Décroît	Décroît
12- Chaîne trophique	Plus courtes	Stable
13- Diversité, redondance	Décroît	Décroît
TENDANCES ECOSYSTEMIQUE		
15- Ouverture	Entrées et sorties croissent, recyclage diminue	Vrai
16- Efficacité d'utilisation des ressources	Décroît	Non testé
17- Parasitisme/interactions négatives	Croît	Stable
18- Attributs fonctionnels/structuraux	Métabolisme plus robuste que la composition	Vrai

pollutions ou perturbations majeures) ou de manipulations *in situ* ou en mésocosmes. Il paraît judicieux de focaliser les recherches sur les processus faisant intervenir les attributs structurels (hétérogénéité du milieu) et fonctionnels majeurs des écosystèmes (niveau de production et régime de perturbation) en utilisant des tests d'hypothèse similaires à ceux proposés par Solbrig (1991).

A titre d'exemples des tests d'hypothèse concernant l'importance relative des espèces dans un système peuvent être proposés sur la base des questions suivantes :

1. Les espèces clés sont-elles essentielles pour le maintien de la richesse spécifique de communautés quelles que soit les conditions de l'environnement (niveau de production, régime de perturbation,...) ?

2. Le nombre de types fonctionnels et la richesse spécifique des analogues fonctionnels évoluent-ils de façon similaire lors d'un changement de la ressource ?

3. Les nombres d'espèces, de groupes fonctionnels, d'analogues fonctionnels dans chaque groupe fonctionnel ont-ils le même effet sur les fonctions écosystémiques ou la stabilité quelles que soient les échelles spatiales et temporelles ?

De même, la contribution relative de processus locaux (immigration/émigration, spéciation/extinction,...) et régionaux est essentielle pour comprendre les répartitions biogéographiques des espèces. Les études de complexité spatiale à dif-

férentes échelles apparaissent favorables pour tester ces hypothèses.

1. La diversité locale est-elle déterminée par des propriétés et des processus locaux (production, perturbation,...) ou par des stratégies du cycle de vie (dispersion, reproduction,...) ?

2. L'hétérogénéité spatiale locale ou régionale a-t-elle un effet sur le nombre de types fonctionnels ou d'espèces coexistant au niveau local ?

Les perturbations naturelles et les impacts anthropiques doivent aussi être envisagés en tenant compte de l'extension des perturbations et des possibles modifications de la ressource.

1. Le régime de perturbation local (fréquence, intensité) a-t-il un effet sur le nombre d'espèces et de types fonctionnels au sein d'une communauté ?

2. Le régime de perturbation local a-t-il un effet sur les caractéristiques des types fonctionnels en présence (stratégies compétitives r et k) ou sur les espèces potentiellement compétitives au sein d'une communauté ?

Ce type d'approche, qui commence à être largement utilisé en écologie végétale terrestre, doit être transposé aux études de diversité marine. Elle nécessite de réactualiser les concepts nécessaires à l'étude des écosystèmes marins mais aussi de concilier les études des populations et celles des écosystèmes.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'est poursuivi dans le cadre du RDM.

BIBLIOGRAPHIE

- AGARD J.B.R., HUBBARD R.H. & GRIFFITH J.K. 1996. The relation between productivity, disturbance and the biodiversity of Caribbean phytoplankton : applicability of Huston's dynamic equilibrium model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **202** : 1-17.
- ALLEN K.R. 1970. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **28** : 1573-1581.
- ANGEL M.V. 1991. Biodiversity in the oceans. *Ocean Challenge* **2** : 23-36.
- ARGENTESI F., DE BERNARDI R. & DI COLA G. 1974. Mathematical models for the analysis of population dynamics in species with continuous recruitment. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol* **31** : 245-275.
- BONIN D.J. & TRAVERS M. 1992. Examen critique des méthodes d'estimation de la biomasse et de l'activité des microorganismes dans les systèmes aquatiques. *Mar. Life* **2**(1) : 1-29.
- BOUCHER G., CLAVIER J. & GARRIGUE C. 1994. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **107** : 185-193.
- CLARKE A. 1992. Is there a latitudinal gradient diversity gradient in the sea? *Trends Ecol. Evol.* **7** : 286-287.
- CLAVIER J., BOUCHER G. & GARRIGUE C. 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C.R. Acad. Sci., Paris* **317** : 937-942.
- CONNEL J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** : 1302-1310.
- CONNEL J.H. & ORIAS E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.* **98** : 399-441.
- CORNELL H.V. & LAWTON J.H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities : a theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.* **61** : 1-12.
- CURRIE D.J. 1991. Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *Am. Nat.* **137** : 27-49.
- DAYTON P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* **41** : 351-389.
- EHRlich P.R. & EHRlich A.H. 1981. Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species, Random House, N.Y.
- ESTES J.A. & PALMISANO J.F. 1974. Sea otters : their role in structuring nearshore communities. *Science* **185** : 1058-1060.
- FRONTIER S. in press. La fonction diversité dans les systèmes écologiques.
- GAGE J.D. Why are there so many species in deep-sea sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **200** : 257-286.
- GATTUSO J.-P., PICHON M., DELESALLE B., Canon C. & FRANKIGNOULLE M. 1996. Carbon fluxes in coral reefs. I. Lagrangian measurement of community metabolism and resulting air-sea CO₂ disequilibrium. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **145** : 109-121.
- GAYLORD B., BLANCHETTE C.A. & DENNY M.W. 1994. Mechanical consequences of size in wave swept algae. *Ecol. Monogr.* **64** : 287-313.
- GRIME J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242** : 344-347.
- HANSKI I. & GILPIN M. 1991. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain *Biol. J. Linn. Soc.* **42** : 3-16.
- HARMELIN-VIVIEN M. 1994. The effects of storms and cyclones on coral reefs : a review. *J. Coastl. Res.*, Special issue **12** : 211-231.
- HARMELIN-VIVIEN M., PEYROT-CLAUDE M. & ROMANO M. 1992. Transformation of algal turf by echinoids and scarid fishes on french polynesia coral reefs. *Coral Reefs* **11**(1) : 45-50.
- HENRIKSEN K., HANSEN J.I. & BLACKBURN T.H. 1980. The influence of benthic infauna on exchange rates of inorganic nitrogen between sediment and water column. *Ophelia*, Suppl. **1** : 249-256.
- HUSTON M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Nat.* **113** (1) : 81-101.
- JACKSON J.B.C. 1994. Constancy and change of life in the sea. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **344** : 55-60.
- JOHNSON K.H., VOGT K.A., CLARK H.J., SCHMITZ O.J. & VOGT D.J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Tree* **11**(9) : 372-377.
- JUMARS P.A. 1976. Deep-sea diversity : does it have a particular scale? *J. Mar. Res.* **34** : 217-246.
- LAWTON J.H. 1994. What species do in ecosystems. *Oikos* **71** : 367-374.
- LAWTON J.H. & BROWN V.K. 1993. Redundancy in ecosystems. In : Biodiversity and ecosystem function. Edited by E.D. Schulze and H.A. Mooney, Springer, Berlin, 255-270.
- LAWTON J.H. & JONES C.G. 1993. Linking species and ecosystem perspectives. *Tree* **8**(9) : 311-313.
- LE CAMPION-ALSUMARD T., ROMANO J.-C., PEYROT-CLAUDE M., LE CAMPION J.A. & PAUL R. 1993. Influence of some coral reef communities on the calcium carbonate budget of Tiahura reef (Moorea, French Polynesia). *Mar. Biol.* **115** : 685-693.
- LEVEQUE C. 1995. Role and consequences of fish diversity in the functioning of African freshwater ecosystems : a review. *Aquat. Living Res.* **8** : 59-78.
- LEVIN S.A. & PAINE R.T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **71** : 2744-2747.
- LOREAU M. 1996. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes : vers une nouvelle synthèse écologique. *Médecine/Sciences*, N° sp. : 169-172.
- MACARTHUR R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* **36** : 533-536.
- MARGALEF R. 1969. Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symposium in Biology* **22** : 22-35.
- MENGE B.A. 1995. Joint « bottom-up and « top-down » regulation of rocky intertidal algal beds in South Africa. *Tree* **10** : 431-432.

- MOONEY H.A., LUBCHENCO J., DIRZO R. & SALA O.E. 1995. Biodiversity and ecosystem functioning : basic principles. *In* Global biodiversity assessment. Edited by V.H. Heywood and R.T. Watson, Cambridge University Press, 279-325.
- NAEEM S., THOMPSON L.J., LAWLER S.P., LAWTON J.H. & WOODFIN R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368** : 734-736.
- ODUM E.P. 1971. Fundamentals of ecology. 3d edition. W.B. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- ODUM E.P. 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience* **35** (5) : 419-422.
- PAINE R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Amer. Natur.* **103** : 91-93.
- PEARSON T.H. & ROSENBERG R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **16** : 229-311.
- PEYROT-CLAUSADE M., LE CAMPION-ALSUMARD T., HARMELIN-VIVIEN M., ROMANO J.-C., CHAZOTTE V., PARI N. & LE CAMPION J. 1995. La bioérosion dans le cycle des carbonates : essai de quantification des processus en Polynésie française. *Bull. Soc. Géol. France* **166**(1) : 85-94.
- PIANKA E.R. 1979. Evolutionary ecology. 2nd ed. Harper & Row, N.Y., 397 p.
- POWER M.E. & MILLS L.S. 1995. The keystone cops meet in Hilo. *Trends Ecol. Evol.* **10** : 182-184.
- RAY G. C. 1988. Ecological diversity in coastal zones and oceans. *In* Biodiversity. Edited by E.O. Wilson and F. Peter. National Acad. Press, Washington, 521 p.
- RAY G. C. 1996. Biodiversity is biogeography : implications for conservation. *Oceanography* **9**(1) : 50-59.
- REX M.A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **12** : 351-353.
- REX M.A., STUART C.T., HESSLER R.H., ALLEN J.A., SANDERS H.L. & WILSON G.D.F. 1992. Global scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature* **365** : 636-639.
- ROHDE K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity; the search for the primary cause. *Oikos* **65** : 514-527.
- ROSENZWEIG M.L. 1971. Paradox of enrichment : destabilization of exploitation ecosystems in ecological time *Science* **171** : 385-387.
- ROSENZWEIG M.L. 1992. Species diversity gradients : we know more and less than we thought. *J. Mamm.* **73**(4) : 715-730.
- ROSENZWEIG M.L. & ABRAMSKY Z. 1993. How are diversity and productivity related? *In* Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. Edited by R.E. Ricklefs and D. Schluter, Univ. Chicago Press, Chicago, 52-65.
- SCHINDLER D.W. 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function. *Oikos* **57** : 25-41.
- SOLBRIG O.T. 1991. From genes to ecosystems : a research agenda for biodiversity. IUBS, Cambridge, Mass. : 1-124.
- STEELE J.H. 1991. Marine functional diversity. *Bio-science* **41**(7) : 470-474.
- STERNER R.W., ELSER J.J. & HESSEN D.O. 1992. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry* **17** : 49-67.
- TILMAN D., WEDIN D. & KNOPS J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **279** : 718-720.
- VITOUSEK P.M. & HOOPER D.U. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. *In* Biodiversity and ecosystem function. Edited by E.D. Schulze and H.A. Mooney, Springer-Verlag, Berlin : 3-14.
- WALKER B. 1992. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conserv. Biol.* **9** : 747-752.
- WRIGHT D.H. 1983. Species-energy theory : an extension of species-area theory. *Oikos* **41** : 496-506.
- WRIGHT D.H., CURIE D.J. & MAURER B.A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. *In* Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. Edited by R.E. Ricklefs and D. Schluter, Univ. Chicago Press, Chicago : 66-74.

Reçu le 1^{er} avril 1997; received April 1, 1997

Accepté le 10 juin 1997; accepted June 10, 1997