

Dans biodiversité... il y a diversité !

Par Luc ABBADIE

Professeur d'écologie à Sorbonne Université

Le mot « biodiversité » est aujourd'hui couramment employé, et il faut s'en réjouir. Il désigne le plus souvent un ensemble de plantes ou d'animaux, il remplace parfois les mots de « nature » ou de « paysage », ou il renvoie à des processus écologiques plus ou moins explicites. Cette apparente polysémie cache pourtant l'essentiel : dans biodiversité... il y a diversité ! La biodiversité, c'est cette propriété fondamentale du vivant, cette propriété consubstantielle au vivant : la variété, la variation, la disparité, la pluralité, bref la diversité. Une diversité qui se manifeste à toutes les échelles, de la molécule aux écosystèmes, dans l'immédiat comme dans le temps long, à travers les formes, les couleurs, la physiologie, dans l'organisation des assemblages d'organismes et les modalités de leurs interactions.

La manifestation la plus accessible de la variabilité du vivant est le nombre d'espèces qui habitent la Terre, probablement aux alentours de huit à dix millions, tous groupes confondus. Mais pourquoi 10 000 000, pourquoi pas 1 000 ou 1 ? Comment en est-on arrivé là ?

Deux grands mécanismes semblent jouer. Le premier résulte de la grande variété des milieux physiques présents sur la planète : aquatiques ou terrestres, chauds ou froids, sombres ou lumineux. Le hasard des mutations génétiques et le tri effectué par la sélection naturelle, on y reviendra, font que certaines populations s'écartent du modèle initial du point de vue physiologique, morphologique ou comportemental. Elles deviennent moins compatibles avec leur milieu de vie, mais plus adaptées à tel autre milieu qu'elles peuvent alors coloniser, finissant ainsi par constituer des espèces différentes de l'espèce initiale.

Le second mécanisme, à l'impact massif sur la diversité biologique, est lié aux interactions entre espèces. Les données paléontologiques montrent qu'après chaque crise d'extinction, dès que la perturbation qui l'a causée cesse, on repart dans une période de différenciation : des espèces nouvelles, ou des groupes d'espèces taxonomiquement proches, apparaissent, s'accumulent, en suivant souvent une dynamique grossièrement exponentielle (à l'échelle de millions d'années tout de même...). À l'origine de cette dynamique irrépressible se trouve le phénomène de *trade-off*, ou compromis, qui stipule qu'un organisme ne peut pas être au maximum de ses performances dans tous les domaines, car la quantité d'énergie dont il dispose est limitée : s'il est très fort sur un caractère, il le sera nécessairement moins sur un ou plusieurs autres caractères.

En cas de compétition, si l'un des organismes met beaucoup d'énergie dans cette relation négative, il lui en restera moins pour le reste, notamment pour sa reproduction : il est alors sur une pente de régression de ses effectifs qui peut

le conduire à l'extinction, au moins localement. Mais, s'il est capable de changer son comportement à court terme ou si, à plus long terme, le hasard des variations génétiques induit une modification de son spectre d'exploitation des ressources, le coût de la compétition en est réduit d'autant, et l'investissement dans la reproduction peut se maintenir à un niveau élevé. C'est ce qui est arrivé aux Galapagos : un pinson en provenance d'Amérique du Sud débarque sur ces îles, il y a trois millions d'années. Le nombre d'individus s'accroît rapidement, et une compétition pour l'accès à l'espace et aux ressources alimentaires se met en place. Petit à petit, au rythme de l'évolution, certaines populations se spécialisent dans tel type d'habitat et tel type de nourriture. Et, aujourd'hui, ce sont quatorze espèces de pinsons qui peuplent ces îles, toutes étroitement apparentées, mais toutes différentes du point de vue de leur niche écologique, c'est-à-dire de leur place dans le système écologique des îles Galapagos. En d'autres termes, la compétition a engendré une certaine spécialisation des divers pinsons, c'est-à-dire une différenciation. Et comme une amélioration des performances reproductives est toujours possible, il n'y a aucune raison pour que le processus de différenciation s'arrête là, il y aura peut-être bientôt plus de quatorze espèces de pinsons aux Galapagos...

À partir de cet exemple, on voit bien qu'un monde vivant constant, fixe, est tout simplement inconcevable, il ne peut être que de plus en plus varié. Bien sûr, la compétition n'est pas le seul déclencheur de la diversification, tous les autres types d'interactions alimentaires (prédation, parasitisme...) ou non alimentaires (pollinisation...) conduisent au même résultat. Mais depuis quelques années, on se rend compte que le mutualisme est aussi un moteur de diversification particulièrement puissant.

Dans une certaine mesure, on peut interpréter le mutualisme comme la mise en commun du coût de certaines fonctions. Le mutualisme le plus répandu est peut-être

celui entre les plantes et les micro-organismes. Accéder à l'eau et aux nutriments comme l'azote et le phosphore revient à établir un contact entre l'organisme et le sol : pour une même masse vivante, la surface de contact entre un mycélium de champignon et le sol est bien plus grande qu'entre ce dernier et une racine, car le diamètre du mycélium est bien plus petit que celui de la racine. Résultat : la nutrition minérale des plantes une fois qu'elles sont installées est assurée par les champignons, les racines n'étant finalement que des relais... Pour la plante, le coût de ce mode de nutrition est diminué, car une bonne partie du travail d'exploration du sol est assumé par le champignon.

Le bénéfice que tire le champignon de cette association très étroite (dans bien des cas, le mycélium pénètre dans la cellule racinaire) se situe au niveau de sa nutrition carbonée. À la différence des plantes photosynthétiques, un champignon ne sait pas fabriquer les chaînes carbonées dont il est constitué à partir du dioxyde de carbone de l'air. Il est donc totalement dépendant de molécules organiques préexistantes, y compris pour fabriquer l'énergie dont il a besoin : il peut les trouver dans la matière organique morte du sol ou les recevoir d'une plante vivante. Dans le cas du mutualisme mycélium-racine, le champignon reçoit effectivement de la plante toute une gamme de carbohydrates... et même des vitamines et des hormones.

Cette association, dite mycorrhizienne, est clairement gagnante-gagnante, mais elle crée aussi une très forte dépendance du champignon vis-à-vis de la plante, et réciproquement. Cela signifie que si l'un change pour une raison quelconque, cela crée une sorte d'appel au changement de l'autre, selon la mécanique de la sélection naturelle. Les dynamiques d'adaptation des deux partenaires se trouvent couplées, les deux organismes évoluent ensemble. Cette coévolution s'observe en fait fréquemment : les prédateurs et leurs proies co-évoluent, les parasites et leurs hôtes co-évoluent, les végétaux et leur pollinisateurs co-évoluent.

Cette mécanique peut être parfois poussée très loin. Un exemple emblématique est donné par une orchidée de Madagascar dotée d'une nectarie d'une trentaine de centimètres, tube étroit au fond duquel se trouve un jus sucré, le nectar, convoité par un papillon muni d'une trompe à peu près de la même longueur. Ce papillon est le seul à disposer d'une telle trompe, il n'a donc pas de compétiteur pour le nectar. Il n'exploite pratiquement que cette orchidée qui voit ainsi quasiment 100 % des grains de pollen qui se déposent sur le papillon atteindre une autre fleur de sa propre espèce. On ne sait pas très bien comment on en est arrivé là, par allongements successifs des deux organes, ou d'un seul coup. Ce qui sûr, c'est que ce mutualisme exclusif assure à l'orchidée une pollinisation ultra efficace et garantit au papillon une nourriture inaccessible à d'autres.

Les deux partenaires sont gagnants... En tout cas à court terme. Il y a tout de même un problème : si l'un des deux vient à disparaître, l'avenir de l'autre est sérieusement assombri. Derrière cet exemple se profile donc la question du compromis entre performance immédiate et capacité à rebondir en cas de changement des conditions. Ce couple

orchidée-papillon est clairement un exemple de maximisation des performances immédiates, mais au prix d'un risque élevé quant à la persistance des deux organismes sur le long terme.

Un détail qui fait bien comprendre la logique du mutualisme : le nom de cette sous-espèce de papillon est *prae-dicta*. En effet, Charles Darwin, après avoir observé cette orchidée, a prédit l'existence d'un papillon à longue trompe qu'il n'a jamais pu voir, cette sous-espèce n'ayant été découverte par un autre naturaliste qu'une dizaine d'années plus tard. Une espèce prédite...

« Différence » est un mot clé pour comprendre le monde vivant : différences entre les espèces, on l'a vu, et différences entre les individus au sein d'une même espèce. Ce qui caractérise une espèce, c'est que tous les individus qui la composent partagent le même patrimoine génétique... ou presque : certains individus peuvent être pourvus de gènes que d'autres non pas et, surtout, il existe différentes versions, différents allèles, d'un même gène d'un individu à l'autre. Ce polymorphisme génétique engendre évidemment un polymorphisme physiologique, comportemental, morphologique : tous les individus se ressemblent, mais ne sont pas strictement identiques. Cette variabilité intra-espèces résulte de la dérive génétique et de la sélection naturelle : elle reflète l'histoire passée d'un organisme confronté à un environnement changeant et conditionne en partie la réaction de l'organisme considéré aux changements environnementaux futurs.

L'exemple, célèbre, de la phalène du bouleau dans la région de Manchester illustre bien la signification du polymorphisme pour la persistance de l'espèce. Avant l'ère industrielle, la quasi-totalité des individus de ce papillon nocturne étaient de couleur claire, tandis que quelques rares spécimens étaient de couleur sombre ; en 1895, 98 % des papillons étaient noirs ! Que s'est-il passé entre temps ? L'essor de l'industrie et la pollution par la suie qui a recouvert la végétation, notamment le tronc des arbres, où se reposent les phalènes. Les formes claires étaient alors devenues très visibles pour les oiseaux qui les ont consommées en masse, ce qui a entraîné l'effondrement de leurs effectifs ; au contraire, les formes sombres, qui étaient très visibles auparavant lorsque la végétation était propre, étaient devenues difficiles à repérer par les oiseaux qui les ont donc délaissées, ce qui a entraîné la croissance rapide de leurs effectifs. Les deux formes ont toujours coexisté, ce sont leurs proportions qui ont changé. En effet, quand une proie devient très rare pour le prédateur, par exemple quelques clairs au milieu de sombres nombreux, elle devient plus difficile à trouver pour le prédateur, elle peut donc ainsi accroître ses chances de survie.

Au vu de cette histoire, il n'est pas très difficile de pronostiquer que si la pollution diminue et que la végétation retrouve ses couleurs, alors les formes claires pourraient reprendre le dessus au détriment des sombres. C'est exactement ce qui est arrivé : avec la désindustrialisation de Manchester, la proportion de sombres a commencé à baisser, puis a véritablement plongé entre 1980 et 2000 et ne représente plus aujourd'hui que quelques pourcents de la population totale de phalènes. Ainsi, ce papillon s'est



Photo © Stephen Dalton/PHOTOSHOT-BIOSPHOTO

Deux papillons appartenant à la même espèce, l'un clair et l'autre noir.

« Avant l'ère industrielle, la quasi-totalité des phalènes du bouleau de Manchester étaient de couleur claire, tandis que quelques rares spécimens étaient de couleur sombre ; en 1895, 98 % des papillons étaient noirs ! »

maintenu dans un environnement changeant grâce à l'hétérogénéité de sa coloration ; si celle-ci avait été homogène, la population aurait connu une sévère régression et aurait couru un risque d'extinction, au moins localement. En d'autres termes, c'est l'existence de formes mal adaptées à un moment donné mais se révélant mieux adaptées à un autre moment dans le futur qui a permis à la phalène du bouleau d'être toujours présente à Manchester. Cette situation est en fait banale : ce qui a été appelé le mélanisme industriel a été observé chez un millier d'espèces.

Actuellement, le changement climatique modifie les conditions de la sélection naturelle : certains caractères dominants régressent, d'autres se propagent dans telle ou telle population. Par exemple, chez les chouettes hulottes du canton de Vaud en Suisse, il existe des individus au plumage sombre et d'autres au plumage plus clair. Avec le réchauffement en cours, le manteau neigeux disparaît plus rapidement. Par conséquent, les chouettes claires se fondent de moins en moins dans le paysage alors que les chouettes plus sombres passent de plus en plus inaperçues et voient leurs effectifs croître au détriment de leurs congénères claires. On s'attend à ce que ce genre de phénomène s'accélère un peu partout ; il constitue, avec la relative plasticité du comportement et de la distribution géographique, d'une part, et la modification à court terme et réversible de l'expression de certains gènes (épigénétique), d'autre part, le

troisième niveau de réponse des organismes au réchauffement climatique, réponse rapide, mais réponse insuffisante si le climat change vite et fortement.

Finalement, chacune des dix millions d'espèces qui peuplent la Terre peut être interprétée comme une « bonne » réponse du vivant à ce qui l'entoure, milieu physique et autres espèces, une bonne réponse mais pas la seule, loin de là. Le résultat, c'est que chaque mètre carré de continent ou chaque mètre cube d'eau douce ou salée contient des centaines ou des milliers d'espèces qui cohabitent. Décrire, modéliser et prédire comment s'organise cette cohabitation est l'objectif de l'écologie. Une première approche, simple, consiste à se demander si le nombre d'espèces présentes quelque part a, en tant que tel, une conséquence quelconque. Ce questionnement n'est évidemment pas indépendant du constat fait d'un déclin massif des espèces à l'échelon planétaire, aujourd'hui dénommé « sixième crise d'extinction massive ».

Les premières réponses ont été fournies par des expériences de terrain menées au cours de la dernière décennie du XX^e siècle. La plus connue a été réalisée sur des écosystèmes de prairie dans le Minnesota. Des couvertures végétales comprenant 5, 10, et jusqu'à 25 espèces herbacées tirées au hasard ont été installées, et leur productivité a été mesurée en situation standard ou en situation de sécheresse. Il a été établi clairement que plus la

prairie est riche en espèces, plus sa productivité est élevée et plus elle résiste à la sécheresse. Des résultats analogues ont été obtenus dans d'autres régions du monde. Et aujourd'hui, on peut affirmer qu'il existe bien une relation positive entre biodiversité et productivité et entre biodiversité et stabilité dans les écosystèmes herbacés et, très probablement, dans les écosystèmes forestiers. Des résultats, moins nombreux pour l'instant, suggèrent également le même type de relation en ce qui concerne la diversité génétique.

Le nombre d'espèces en tant que tel aurait trois effets. D'abord, plus les espèces présentes dans un couvert sont nombreuses, et plus il y a de chances pour que l'une d'entre elles soit en quelque sorte pré-adaptée à une sécheresse, à un grand froid ou à un virus. Cela lui permet de tirer avantage d'une situation de forte contrainte pour les autres, ce qui revient à compenser ainsi, au moins en partie, la perte de production engendrée par la régression des voisines. Ensuite, la présence de certaines espèces favorise la croissance des autres. Par exemple, l'ombre portée par une espèce de grande taille permet à une espèce de petite taille d'échapper aux échauffements excessifs auxquels elle est sensible ; ou, cette plante qui fixe l'azote de l'air alimente l'ensemble du couvert de ce nutriment souvent peu disponible dans le sol. Enfin, on découvre petit à petit des phénomènes de véritable coopération entre espèces. Il a, par exemple, été montré qu'un jeune arbre exposé à un fort ensoleillement pouvait transférer des glucides issus de sa photosynthèse à un arbre d'une autre espèce placé à l'ombre *via* le réseau mycorhizien qui connecte entre eux leurs systèmes racinaires respectifs..., les deux arbres étant en même temps en compétition pour autre chose, l'accès à l'eau par exemple.

Cet effet favorable de la biodiversité a été désigné en écologie par l'expression « hypothèse de l'assurance biologique » : l'hétérogénéité des espèces est un gage du maintien de la productivité végétale dans des circonstances variées, ce qui n'est pas anodin pour les herbivores, leurs prédateurs... et les éleveurs !

L'impact de la diversité des espèces sur la persistance des écosystèmes peut se lire dans la variation spatiale de la composition des communautés d'organismes. La forêt en fournit un bon exemple. Après une coupe rase de faible surface par exemple, le milieu est ensoleillé et sec : des plantes colonisatrices herbacées envahissent rapidement la zone. D'où viennent-elles ? D'une autre parcelle, située à quelques centaines de mètres, qui avait elle-même été ouverte cinq ou dix ans auparavant. Des arbres arrivent ensuite, assombrissent le milieu le rendant impropre à

beaucoup d'espèces déjà présentes, jusqu'à leurs propres plantules. D'autres arbres prennent alors le relai, modifiant à nouveau le milieu.

À chaque étape se pose la question de la disponibilité des espèces compatibles avec les conditions du moment. Si ces espèces ne sont pas présentes quelque part, ou du moins pas trop loin afin de pouvoir être transportées par le vent ou les animaux, la régénération est tout simplement bloquée. Autrement dit, une forêt homogène ne peut exister. C'est parce qu'elle est constituée de communautés différentes mais contiguës, qu'elle est donc hétérogène, qu'elle peut se maintenir indéfiniment, à peu près semblable à elle-même. Mais d'où vient cette hétérogénéité ? De perturbations qui frappent un peu au hasard, comme un arbre mort qui finit par tomber ou quelques arbres abattus par une tempête, ou un incendie limité, ou une mortalité engendrée par une maladie, qui toutes ouvrent une clairière et permettent à la succession de communautés que nous avons décrite de s'enclencher. Une forêt en bonne santé est finalement un ensemble de petites forêts qui en sont toutes à des stades différents de leur développement.

Cette instabilité perpétuelle de la forêt est le propre de tous les systèmes écologiques, terrestres, d'eau douce ou marins. Chacun des individus de chacune des espèces présent quelque part change son milieu, car il intercepte passivement ou activement des ressources et rejette des déchets, impactant de ce fait les conditions de vie de tous les autres autour de lui ; ces mêmes autres qui changent également leur milieu et répondent au changement du premier, et ainsi de suite... En raison de ce jeu d'interactions vivant-vivant et vivant-non vivant typique des systèmes complexes, tout écosystème est un système dynamique et peut être vu comme une gigantesque mosaïque mouvante, nécessairement mouvante. C'est pour cette raison que les systèmes écologiques sont davantage que la somme de leurs composantes, qu'ils ne répondent pas toujours et seulement de façon linéaire aux perturbations, qu'ils peuvent connaître des points de bascule vers des états totalement différents, qu'il est difficile de prévoir leurs trajectoires temporelles.

S'il y a un mot clé pour caractériser le monde vivant, c'est bien celui d' « hétérogénéité ». Hétérogénéité dans le temps et dans l'espace, mais aussi hétérogénéité provisoire, instable, jamais achevée, qui retrace l'histoire de l'aller-retour permanent entre chaque organisme et ce qui l'entoure, et qui confère au phénomène vivant cette incroyable capacité à rebondir perpétuellement, quels que soient les aléas auxquels il est confronté et les catastrophes qui le frappent.