# PROBLEMATIQUES DES ECOSYSTEMES AQUATIQUES

*LEVEQUE C.*

## RESUME

Pour comprendre le fonctionnement des écosystémes aquatiques, il est nécessaire de considérer différents niveaux de perception allant du niveau continental au niveau stationnel, et auxquels correspondent des niveaux d'organisation biologique ainsi que des variables et des descripteurs morphologiques, écologiques, climatiques, etc.. La prise en considération des notions d'echelle spatiale doit être complétee par celle d'échelle temporelle, et il existe une certaine relation entre ces deux variables.

Dans le cas des cours d'eau on parle schématiquement des quatre dimensions : longitudinale (axe du fleuve), transversale (lit majeur et annexes), verticale (rapport avec la nappe) et historique.

Les écologues ont également développé la notion d'écologie du paysage qui a pour objectif de prendre en compte l'hétérogénéité du milieu considérée comme un facteur favorable à la diversité spécifique. D'autre part, certaines approches favorisent actuellement les zones de transitions entre grands types de milieux appelées écotones.

## ECOLOGIE DES CORRIDORS FLUVIAUX

Les problèmes méthodologiques liés en partie aux difficultés d'échantillonnage, mais également l'absence de support conceptuel, ont pendant longtemps freiné le développement des recherches sur les cours d'eau (et particulièrement celles sur les grands fleuves), les hydrobiologistes préférant axer leurs efforts sur les milieux stagnants considérés comme plus faciles d'accès. Cette situation évolue rapidement, en partie sous la pression de la demande sociale, dans la mesure où les cours d'eau ne sont plus considérés comme de simples canaux d'évacuation des eaux usées. Pour répondre aux questions posées par l'impact des aménagements et des pollutions, par les projets de réhabilitation ou de conservation, il a été nécessaire de développer des modèles conceptuels expliquant le

fonctionnement des systèmes afin d'envisager à terme de proposer des modèles prédictifs.

En 1975, Hynes faisait remarquer avec quelque peu d'ironie, que l'une des découvertes récentes les plus importantes en hydrobiologie était celle de l'existence des hydrologues, forestiers et pédologues. Il est heureusement maintenant admis que l'étude du fonctionnement d'un système fluvial ne peut se concevoir sans la prise en compte de l'ensemble constitué par le fleuve et son bassin versant, des rapports entre l'homme, le fleuve et les espaces avoisinants, de l'histoire de ces milieux (Décamps & Naiman, 1989). L'écologie des eaux courantes peut donc apparaitre comme l'étude des interactions établies entre les différents éléments des paysages fluviaux, s'exerçant selon divers pas de temps, dans les trois dimensions de l'espace. L'étude des systèmes fluviaux est donc le lieu privilégié des recherches multidisciplinaires, ainsi qu'ont pu le montrer les différents programmes développés par exemple dans le cadre du PIREN.

On peut schématiser le fonctionnement d'un système fluvial en considérant qu'il s'inscrit dans quatre dimensions (voir Ward & Stanford, 1989, pour une synthèse):

- dimension longitudinale : les rivières, les fleuves, constituent des systèmes étirés dans l'espace, mais longitudinalement solidaires. Par suite de l'écoulement unidirectionnel des eaux, la dynamique des zones situées en aval est sous l'étroite dépendance des processus physicochimiques et biologiques qui se déroulent en amont. A la différence des milieux stagnants où la chaine trophique a pour origine la production photosynthétique, c'est à partir du matériel d'origine détritique (feuilles, débris végétaux et animaux) en grande partie d'origine externe au sytème, que s'organise la chaine trophique en milieu lotique. Il en résulte que des modifications du milieu terrestre auront des conséquences sur les apports et donc sur le fonctionnement global du système biologique. C'est le cas en particulier lorqu'on détruit les ripisylves ou les forêts galeries. L'impact le plus important dans le cadre de cette dimension est bien entendu celui des lacs de barrage qui morcellent le cours du fleuve, entravent les migrations des espèces, modifient profondément le régime hydrologique à l'aval.

- dimension verticale : il existe en général des relations entre les eaux de surface et les eaux souterraines, qui se manifestent par des échanges en eau et en éléments dissous (nitrates, polluants, etc..). Divers travaux ont également montré que la nappe phréatique pouvait servir temporairement de zone refuge à certains invertébrés benthiques. Ces interactions sont bien entendus sensibles aux modifications dans l'intensité des échanges résultant d'un impact climatique ou anthropique.

- dimension transversale : le rôle des plaines inondées et des annexes (bras morts, lacs de varzea) dans le fonctionnement et la productivité des systèmes fluviaux est un phénomène bien connu, notamment par les ichtyologistes (Welcomme, 1979 ; Bravard et al., 1986). Des travaux plus récents ont également montré le rôle important des boisements riverains sur le recyclage, la rétention et le relargage de substances nutritives. Ces zones riveraines fournissent aux eaux courantes l'essentiel de leur alimentation en matière organique, ces substances étant ensuite entraînées vers l'aval. Un certain nombre de travaux ont montré également l'impact de l'utilisation des terres (boisements, cultures, urbanisation) sur le fonctionnement hydrologique et sur les apports en sustances particulaires (MES) ou dissoutes.

- dimension historique : du point de vue géomorphologique, le fleuve est un héritage de processus géologiques et climatiques qui ont modelé son cours. En ce qui concerne les organismes, la richesse spécifique, la présence des espèces, sont elles aussi le résultat de processus biogéographiques associés à l'histoire physique et climatique des milieux. Mais dans les régions européennes en particulier, les rapports de l'homme et du fleuve sont parfois anciens et peuvent résulter dans des modifications assez profondes du fonctionnement : tentatives de chenalisation , de régulation du débit, de limitation des inondations, etc..

En réalité les actions entreprises pour aménager les fleuves ont très généralement eu pour effet de réduire, voire de supprimer, l'hétérogénéité spatiale et la variabilité temporelle.

## QUELQUES THEORIES ET CONCEPTS UTILISABLES EN ECOLOGIE AQUATIQUE

### Biogéographie évolutive et niveaux de perception

Blondel (1986) a défini la biogéographie comme étant l'étude spatio-temporelle des diversités biologiques et de leur régulation dans des milieux hétérogènes et changeants. L'un des principaux objectifs est de rechercher les causes de la diversité des organismes et les mécanismes régulateurs. La biogéographie s'intéresse donc à toutes les échelles du temps et de l'espace, et Blondel (1987) propose une représentation schématique des principaux types de processus biogéographiques en fonction d'une échelle spatio-temporelle, correspondant chacun à différents types d'informations géographique et biologique (fig. 1).

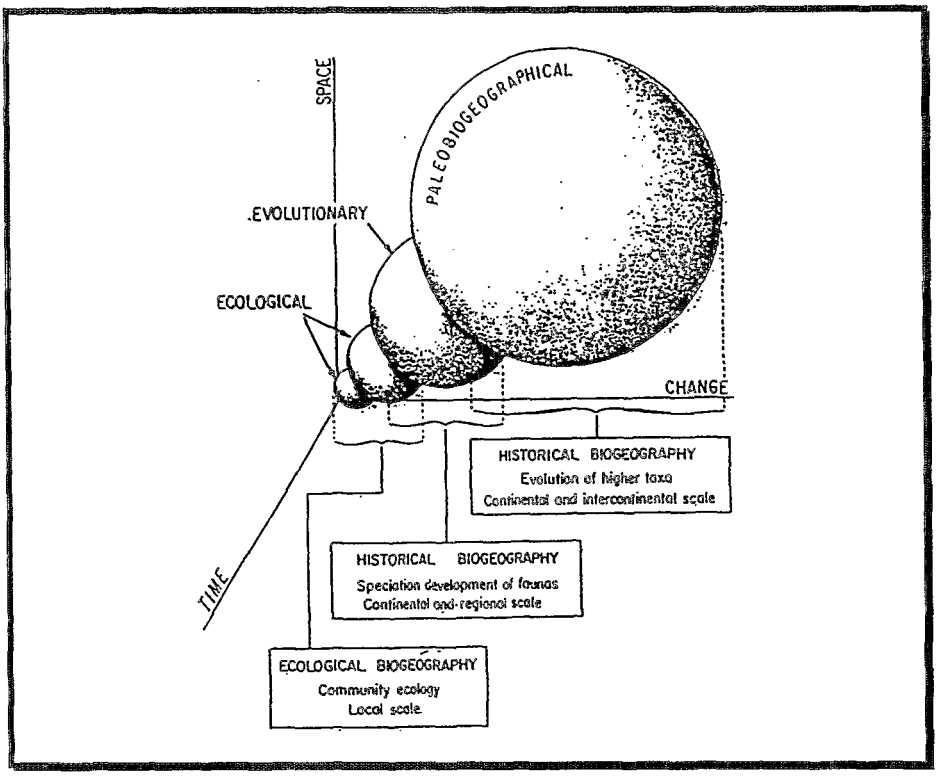


**Figure 1. Les processus biogéographiques peuvent être abordés dans le cadre de trois grands ensembles de recherches qui sont fortement intercorrélés le long d'échelles de temps, d'espace et de variabilté D'après Blondel, 1987**

Les espèces (et les écosystémes qui les hébergent) apparaissent, évoluent, s'éteignent. Les changements géographiques (espace) et évolutifs (réponse des organismes), sont simultanés et indissociables. Dans chaque situation locale, le nombre d'espèces en présence résulte à la fois de la situation écologique actuelle, et de l'histoire évolutive des espèces et des milieux. Il peut donc être utile de pratiquer une démarche interactive entre grands ensemble faunistiques et populations locales, entre vastes espaces et petits territoires, ces différentes approches se complétant et pouvant susciter des hypothèses de recherche dans un niveau à partir des observations faites à un autre niveau. Ici encore, Blondel (1986) a formalisé la démarche en définissant cinq échelles de perception spatiale, les niveaux d'organisation biologique correspondants et les problèmes qu'ils soulèvent (tableau 1).

| *NIVEAU DE PERCEPTION* | *ECHELLE D'EXPRESSION* | *NIVEAU D'ORGANISATION BIOLOGIQUE* | *VARIABLES & DESCRIPTEURS* | *PROBLEMES BIOGEOGRAPHIQUES* |
|---|---|---|---|---|
| Continental | $1/10^7$ | Régions et provinces biogéographiques, ensembles fauniques | Tectoniques, géographiques, paléobiologiques, paléoclimatiques | Biogéographie historique : canevas de distribution, origine, caractérisation et mise en place des faunes, biosystématique, spéciation |
| Régional | $1/10^6$ | Faunes d'une subdivision biogéographique | Topographiques, géographiques, macroclimatiques, types de végétation | Histoire des peuplements, affinités biogéographiques et taxinomiques, étagement bioclimatique, convergences et divergences éco-morphologiques |
| Sectoriel | $1/10^5$ | Ensemble de peuplements | Ecologiques, phytologiques, climatiques, unités de végétation, régime de perturbations | Structure et dynamique des peuplements, colonisation-extinction-recolonisation rôle régulateur des perturbations, successions écologiques, dispersion |
| Du biotope | $1/10^4$ | Peuplement, populations | Microtopographiques, microclimatiques, édaphiques, structure de la végétation, grain du biotope | Composition et structure d'un peuplement partage des ressources, mécanismes de coexistence, compétition, prédation, parasitisme, dynamique des populations, |
| Stationnel | $1/10^3$ | Guilde, populations locales, dèmes | Structure et saisonnalité de l'environnement, contraintes et ressources | Biologie des populations, étude des niches, systèmes "populations environnements", stratégies adaptatives |

**Tableau 1. Niveaux de perception, échelles d'expression, cartographique et nature de quelques problèmes biogégraphiques que le zoologiste peut étudier à ces niveaux. D'après Blondel, 1986**

Une telle conception de la biogéographie évolutive permet de prendre du recul par rapport à certains débats qui ont animés les biologistes au cours des dernières décennies pour expliquer les phylogénies et la spéciation: dispersion ou vicariance ? changements graduels ou équilibres ponctués ? Ces théories ou paradigmes ne sont pas réellement contradictoires et dépendent en grande partie des échelles de temps et d'espace considérées.

Actuellement il y a certaines tentatives pour formaliser une théorie générale de l'écologie fluviale, utilisant ce même type de démarche et la prise en compte d'échelles de temps et d'espace (Minshall, 1988).

## Relations richesse spécifique-caractéristiques du milieu

On sait depuis Arrhenius (1921) qu'il existe une relation empirique entre la surface d'un territoire et le nombre d'espèces qu'il héberge. Preston (1962) l'a exprimée par l'équation $S = cA^z$, où S est la richesse en espèces, A, la surface du territoire, z, la pente de la droite de régression et c, une constante liée au taxon étudié. C'est sur les iles que ces relations aires-espèces ont été plus particulièrement étudiées. La théorie des équilibres dynamiques proposée par McArthur et Wilson (1963, 1967) dans le cadre de la biogéographie insulaire avait pour but de proposer des explications à cette observation empirique. Elle a suscité de très nombreux travaux et polémiques, et fut d'une grande valeur heuristique, même si l'on considère actuellement que le modèle proposé est trop simpliste et trop général. Dans la mesure ou les fleuves sont séparés les uns des autres par des barrières infranchissables pour les poissons, il est justifié de les étudier en faisant référence à la biogéographie

insulaire, mais il n'existe jusqu'ici qu'un nombre limité de tentatives dont celle de Hugueny (1989) sur les rivières ouest africaines (fig. 2). Ce dernier a pu montrer que la richesse spécifique actuellement observée dans 26 bassins, est corrélée à la superficie du bassin et au débit moyen annuel, ces deux variables expliquant 90% de la variance.

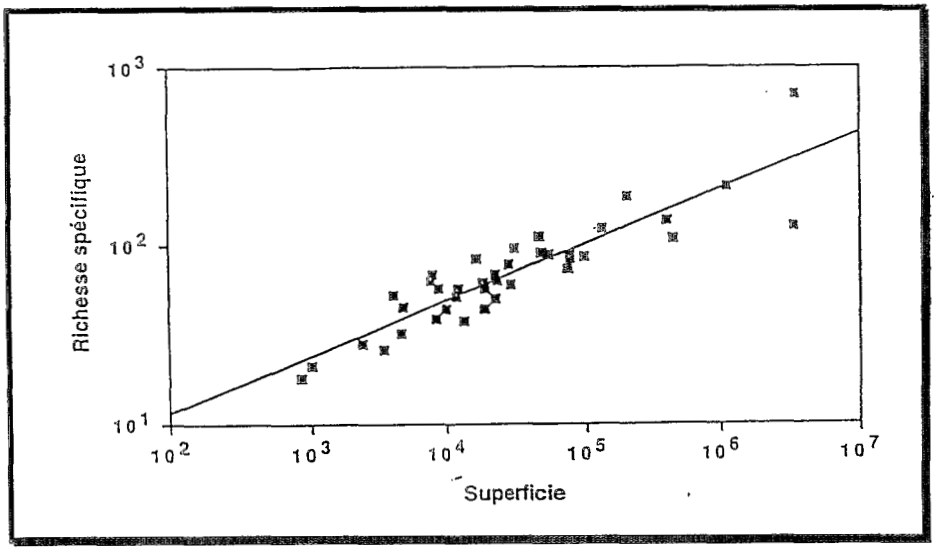


**Figure 2. Nombre d'espèces de poissons en fonction de la superficie du bassin versant en km $^{-2}$ pour 39 rivières ouest africaines D'après Hugueny (1989)**

## L'hétérogénéité et ses développements conceptuels

Pendant très longtemps, les écologistes influencés par la théorie de la niche, ont implicitement considéré des milieux et des populations stables et en équilibre, travaillant le plus souvent sur des biotopes homogènes ou des juxtapositions de systèmes autonomes. Cette idéologie était particulièrement évidente dans la conception du programme PBI réalisé à la fin des années 1960. Progressivement cependant, les idées ont évolué. On a pris conscience que les milieux étaient hétérogènes et changeants. La *variabilité* qui était considérée comme un bruit de fond plus ou moins gênant est devenue un objet de recherche, avec une attention particulière accordée aux facteurs d'instabilité biotique et abiotique des milieux. A l'étude stationnelle des communautés, on substitue la notion d'*hétérogénéité* considérée comme une composante majeure du déterminisme de la distribution des organismes.

L'hétérogénéité existe à toutes les échelles de temps et d'espace, et elle est perçue différemment selon les espèces. Cette hétérogénéité caractérise l'organisation spatiale des systèmes écologiques : structuration en mosaïque, effets d'insularité, lisières, corridors.

Différentes branches de l'écologie se sont développées au cours des dernières années pour prendre en compte ces notions: dynamique des structures spatiales (patch dynamics), écologie du paysage (Forman & Godron, 1981) que l'on essaie d'appliquer aux fleuves (Décamps, 1984), écocomplexes (Blandin & Lamotte, 1985), avec pour certaines d'entre elles des perspectives d'aménagement et de gestion des écosystèmes. Elles ont donné lieu à plusieurs développement conceptuels et nous mentionnerons rapidement certains d'entre eux

- concept de *metapopulation* : une metapopulation est un ensemble de sous-populations interconnectées d'un même voisinage évoluant et fonctionnant de façon asynchrone : certaines sont en déclin, alors que d'autres sont en expansion et réalimentent les premières. La stabilité démographique de l'ensemble résulterait de cette dynamique d'interactions entre les caractéristiques éco-démographiques des populations et les caractères de structure des milieux qui présentent une composante biologique (compétition par exemple) et spatiotemporelle (superficie, hétérogénéité, prévisiblité, longévité, etc..).

- concept de *connectivité* : c'est le processus par lequel différentes sous-populations sont inter-connectées pour former une unité démographique fonctionnelle. Ce sont en fait des éléments de liaison entre des fragments séparés (mosaïque) d'habitats. Cette notion est particulièrement importante dans les paysages fortement anthropisés dont les habitats naturels ont été morcelés, ainsi que dans les travaux de conservation et de réhabilitation.

- concept d'*écotone* : il est utilisé pour définir les zones de transition entre systèmes écologiques qui, à diverses échelles d'espace et de temps, influent sur l'intensité des échanges entre ces systèmes. Dans la problématique de la dynamique des structures spatiales, si les interactions entre les éléments d'un paysage influencent sa dynamique d'ensemble, les écotones constituent les limites entre ces éléments, et sont susceptibles d'en modifier les interactions réciproques. Leur rôle dans les échanges, sur le maintien de la diversité biologique, sur la stabilité des systèmes, sont autant de voies de recherches à développer (Naiman et al., 1989). Dans le cas des systèmes aquatiques les exemples les plus connus sont les zones à ripisylves, et les forêts galeries.

## Typologies et River continuum concept

Depuis longtemps, et généralement dans un but de gestion piscicole, on s'est efforcé à rechercher des systèmes simples et généralisables de caractérisation des cours d'eau (on trouvera une revue des ces approches dans Wasson, 1989). L'une de ces démarches consiste à rechercher sur l'axe longitudinal, une succession de zones relativement homogènes, caratérisées par leur peuplement et des paramètres abiotiques simples. Ce sont les zonations dant la plus connue en France est actuellement est la biotypologie de Verneaux.

Plus récemment s'est développé le "River Continuum Concept" qui a pour objectif d'esayer de faire le lien entre un gradient continu de facteurs physiques (géomorphologie et hydrologie notamment), les stratégies biologiques des invertébrés benthiques, la dynamique des éléments nutritifs et leur utilisation par des groupes fonctionnels. Ces idées ont généré de nombreux travaux, mais également de nombreuses critiques et polémiques qui ont permis de faire progresser considérablement les hypothèses un peu réductrices du départ. Si le RCC n'est probablement pas généralisable à l'ensemble des cours d'eau (il présente des faiblesses dans le cas des grands cours d'eau notamment), et à toutes les zones biogéographiques, il présente néanmoins l'avantage d'avoir formé et mobilisé une masse critique de chercheurs dont on peut espérer qu'ils poursuivront la recherche de modèles fonctionnels.

## REFERENCES

BLANDIN (P.) & LAMOTTE (M.), 1985 - Ecologie des sytèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. pp 139-162 In Lamotte (ed.), Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire. Masson, Paris

BLONDEL (J.), 1986 - Biogéographie évolutive. Collection d'écologie n° 20, Masson, Paris, 221 pp.

BLONDEL (J.), 1987 - From biogeography to life history theory : a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *Journal of Biogeography*, 14 : 405-422.

BRAVARD (J.P.), AMOROS (C.) & PAUTOU (G.), 1986 - Impact of civil engineering works on the succession of communities in a fluvial system : a methodological and predictive approach to a section of the Upper Rhone River. *Oikos*, 47 : 92-111.

DECAMPS (H.), 1984 - Towards a landscape ecology of river valleys. In Cooley T.H. and F.B. Golley (ed.), Trends in ecological research for the 1980s. Plenum Pres, New York

DECAMPS (H.) & NAIMAN (R.J.), 1989 - L'écologie des fleuves. *La Recherche*, vol.20, n° 308 : 310-319.

FORMEN (R.T.) & GODRON (M.), 1981 - Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*, 31 : 733-740.

HUGUENY (B.), 1989 - West African rivers as biogeographic islands ; species richness of fish communities. *Oecologia*, 79 : 236-243.

HYNES (H.B.N.), 1975 - The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17: 1-15.

MAC ARTHUR (R.H.) & WILSON (E.O.), 1963 - an equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.

MAC ARTHUR (R.H.) & WILSON (E.O.), 1967 - The theory of island biogeography. Princeton Uni. Press, N.J.

MINSHALL (G.W.), 1988 - Stream ecology theory : a global perspective. *J. N. Am. Benthol. soc.*, 7(4) : 263-288.

NAIMAN (R.), DECAMPS (H.) & FOURNIER (F.), 1989 - Role of land/inland water ecotones in landscape management and restoration : proposal for collaborative research. MAB Digest 4, UNESCO, Paris.

PRESTON (F.W.), 1962 - The canonical distribution of Commonness and rarity. *Ecology*, 43 : 185-215 et 410-432.

WARD (J.V.) & STANFORD (J.A.), 1989 - Riverine ecosytems : the influence of man on catchment dynamics and fish ecology. pp 54-64 In D.P. Dodge (ed) Proceedings of the International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106.

WASSON (J.G.), 1989 - Eléments pour une typologie fonctionnelle des eaux courantes : 1- Revue critique de quelques approches existantes. *Bull Ecol.*, 20(2) : 109-127.

WELCOMME (R.L.), 1979 - Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London, 317p.