

## ECOSYSTÈMES MACROBENTHIQUES OLIGOTYPIQUES DANS LE DOMAINE MARIN

Christian C. EMIG\*

**Riassunto.** Un ambiente estremo, influenzato da fattori climatici e/o edafici, può condurre ad un ecosistema oligotipico, in cui sussiste una sola popolazione di una specie generalmente vicina al suo punto di equilibrio e che conduce ad uno stato di produzione di minima entropia. Talvolta, vi sono diverse popolazioni di specie, tutte con queste stesse caratteristiche. Un sistema oligotipico si avvicina ad una condizione chiusa, che è una condizione stabile o climax; e può essere autonomo, senza concorrenza con gli ecosistemi vicini e senza immigrazione di specie. Alcuni sistemi in presenza di condizioni ambientali dominanti diventano conservativi; di conseguenza per gli organismi la capacità di evolvere all'interno di questi sistemi è molto ridotta. Uno strato fossilifero con una sola popolazione richiede una analisi approfondita dei caratteri ambientali limitativi della specie presente per identificare il tipo di ecosistema oligotipico.

**Abstract.** Extreme harshness of the environment, due to climatic or/and edaphic factors, may lead to an oligotypic ecosystem, in which occurs a single population of a species generally close to its equilibrium position and proceeding to a state of least entropy production. Sometimes, there are several populations of species which all share these characteristics. An oligotypic system approaches the closed condition, that is a steady state or climax, and it may be said autonomous, without concurrence with near ecosystems and without immigration of species. Such a system develops conservatism in the face of the prevailing environmental conditions; and the capacity for organisms to evolve within this system is highly reduced. A fossil bed with a single population needs obviously an extensive analysis of the environmental constraints and of the characters of the occurring species to identify the patterns of an oligotypic ecosystem.

**Key Words.** Ecosystèmes marins, oligotypie, thermodynamique, paléocéologie.

---

\*Station Marine d'Endoume CNRS - UA41, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France.

La notion de "milieu extrême" a été récemment introduite en écologie marine pour des milieux exposés à l'influence excessive d'un facteur ou d'une synergie de facteurs climatiques ou/et édaphiques (Picard, 1985a, 1985b). C'est à partir de ce point de vue nous allons analyser le phénomène d'oligotypie.

Il nous faut d'abord rappeler la définition d'un écosystème: Ecosystème = Biocoenose + Biotope (cf. Picard, 1985a; Emig, 1985). La Biocoenose est un ensemble de populations (population = groupement d'individus d'une même espèce), liées par une dépendance réciproque et se maintenant de façon permanente en se reproduisant. Le Biotope est l'espace de vie dans lequel il y a potentialité d'existence d'une biocoenose déterminée: il correspond à l'ensemble des facteurs externes abiotiques (climatiques et édaphiques) et biotiques, agissant sur les populations composant la biocoenose et donc à l'ensemble des niches de ces populations (Emig, 1985). L'écosystème représente une structure dissipatrice en terme de thermodynamique des systèmes non-en équilibre et les relations en son sein sont essentiellement des relations énergétiques qui animent donc aussi les dépendances réciproques dans la biocoenose et conditionnent l'évolution de l'écosystème. Ce concept conduit à une nouvelle interprétation de l'écosystème, donc de la biocoenose et du biotope; c'est sous cette approche que nous allons brièvement établir la notion d'oligotypie.

### Oligotypie

Lorsque la biocoenose n'est plus représentée que par une seule population macrobenthique (accompagnée ou non de quelques individus d'une ou plusieurs autres espèces), elle peut être qualifiée d'oligospécifique. Les contraintes allogènes, c'est-à-dire la pression exercée par les modifications de l'environnement agissant sur cette biocoenose (Picard, 1985a), présentent une ou plusieurs des caractéristiques suivantes: (1) faible apport d'énergie résultant de l'action de facteurs climatiques; (2) valeurs extrêmes de facteurs édaphiques entraînant des restrictions physiologiques chez les organismes; (3) fortes variations journalières ou saisonnières, liées aux facteurs climatiques et édaphiques. Il y a toujours prédominance extrême d'un facteur ou d'une synergie de facteurs climatiques et/ou édaphiques dans le biotope. Aussi, de par cette prédominance et de la composition simplifiée de la biocoenose, l'écosystème est défini comme oligotypique, un terme qui traduit un écosystème à forts dominants, tant dans le biotope que dans la biocoenose.

De telles contraintes allogènes peuvent induire des contraintes autogènes, c'est-à-dire résultant de l'activité transformatrice des organismes vivant dans l'écosystème (Picard, 1985a), ce qui accélèrera le processus évolutif vers un écosystème oligotypique. Il en résultera une chute de l'énergie totale disponible et une forte réduction

du taux de production d'entropie, entraînant une baisse de la richesse spécifique pouvant aller jusqu'à l'absence de tout macro-peuplement. Plus les contraintes seront fortes, plus faible sera la richesse spécifique.

Pour le maintien d'un écosystème oligotypique, les caractéristiques du biotope doivent transférer à la population présente une énergie suffisante pour assurer son existence d'un cycle à l'autre; elles sont pour ce système une force contraignante et organisatrice. Un écosystème oligotypique tend vers l'équilibre par production de moindre entropie et de moindres oscillations sous des contraintes allogènes données: il se rapproche d'un système thermodynamique fermé, c'est-à-dire qu'il a devenir autonome (par absence de concurrence avec des écosystèmes voisins et par manque d'immigration d'espèces). Il évolue vers un état de stabilité maximale dans les limites des apports énergétiques. Là, en effet, les interactions étant essentiellement entre individus de même population, elles ne créent plus d'autoaccélération continue du flux énergétique et les quelques individus d'autres espèces macrobenthiques, par suite de leur faible densité, n'y apportent plus une contribution significative: l'ensemble de l'écosystème est proche de l'état climacique (Johnson, 1981). La dominance des facteurs édaphiques a donc les mêmes effets que la dominance des facteurs climatiques.

Un écosystème oligotypique peut se développer au sein d'un écosystème déterminé ou dans des systèmes ayant déjà eux-mêmes une tendance à l'autonomie. Les cinq catégories de milieux où peuvent apparaître des écosystèmes oligotypiques dans le domaine benthique marin correspondent à celles mentionnées par Picard (1985b) pour des milieux extrêmes: (1) les zones polaires et intertropicales; (2) les grands fonds marins; (3) les transitions du domaine marin avec le domaine terrestre ou dulçaquicole; (4) les milieux subissant de trop fortes ou trop faibles turbulences du fluide (air ou eau); (5) les zones polluées.

### **Population et oligotypie**

Dans un écosystème oligotypique, la population occupant le biotope est autonome et indépendante et ses individus sont capables de fonctionner, sans les atteindre, entre les limites d'une totale structuration et d'une totale anarchie (Johnson, 1981); de même que dans une population ayant atteint l'état climacique, la compétition entre individus n'entraîne généralement pas la mort de l'un des compétiteurs.

La ou les espèces composant la biocoenose oligospécifique ont les caractéristiques attribuées par Johnson (1981) à l'espèce dominante dans un système autonome, notamment: (1) tendance à l'uniformité en taille, indépendamment de l'âge; (2) longue durée de vie; (3) potentiel de reproduction réduit; (4) longue présence dans

le temps géologique justifiant la tendance de production de moindre entropie (état climacique), avec en général des caractères taxonomiques plésiomorphes, comparés à ceux des autres espèces du même taxon ou à ceux de taxons voisins, si toutes les espèces de celui-là possèdent les mêmes caractéristiques (c'est le cas, par exemple, des espèces du genre *Lingula*; cf. Emig, 1986a, 1986b). Ces caractéristiques assurent à l'espèce le maintien d'une biomasse maximale par rapport à l'énergie disponible et correspondent à une démographie de "type K". Cette espèce est habituellement tolérante vis-à-vis des contraintes allogènes, réagit à des perturbations et a une excellente aptitude à intégrer et conserver les apports énergétiques, même faibles.

Un écosystème oligotypique peut être considéré comme conservateur: les individus qui y vivent n'ont guère de possibilité d'évolution, car l'énergie assimilée est généralement égale à celle dissipée. Il est caractérisé par une chaîne trophique courte dans laquelle prédominent les espèces macrobenthiques hétérotrophes, plus souvent sessiles suspensivores ou filtreurs. Le peu de connaissance de la méiofaune et de la microfaune, ainsi que de la faune vagile dans de tels écosystèmes, nous a contraint à limiter notre propos au seul macropeuplement benthique.

## Conclusions

La définition de "milieux extrêmes" en écologie marine donnée par Picard (1985b) est ambiguë, car elle rassemble sous ce vocable des milieux dont la plupart sont de véritables écosystèmes, que nous qualifions d'oligotypiques avec un biotope identifié et une biocoenose simplifiée, mais véritablement achevée, contrairement à l'opinion de Picard (1985b). Le terme "extrême", lui-même, est ambiguë, car il a une connotation anthropologique qu'infirmen les caractéristiques d'espèce dominante; il en est de même avec le terme "refuge" parfois utilisé. Au contraire, nous ne pouvons que souscrire à l'idée que les écosystèmes oligotypiques constituent de remarquables modèles pour appréhender la théorie de l'évolution des écosystèmes et des espèces.

En paléocéologie, la caractérisation d'écosystèmes oligotypiques se heurte à une difficulté majeure: la non-fossilisation de la plupart des organismes. Aussi, un gisement ancien contenant une population fossile ne peut être considéré *ipso facto* comme représentant un écosystème oligotypique. Une analyse approfondie des contraintes allogènes s'impose pour tenter de déterminer s'il y a eu prédominance extrême d'un ou plusieurs facteurs abiotique dans le temps (et non une modification brutale de l'environnement), ainsi que l'analyse des caractères morphologiques, physiologiques, comportementaux et génotypiques des individus de la population par comparaison avec des espèces du même taxon ou de taxons voisins, employée pour reconnaître

les caractéristiques d'une espèce pouvant se maintenir et se développer dans un écosystème oligotypique.

### **Remerciements**

Je tiens à remercier P. Arnaud pour avoir clarifié bien des idées lors de nos discussions sur ce travail et J. Picard pour ses commentaires critiques du manuscrit. La version finale reste sous ma seule responsabilité. Ce travail a été réalisé avec l'aide financière du Centre National de la Recherche Scientifique (Unité associée n. 41; programmes nationaux RCP 728 et GRECO 68 "Ecophycee").

## Références

- Emig C.C., 1985 — Relations entre l'espèce, structure dissipatrice biologique, et l'écosystème, structure dissipatrice écologique. Contribution à la théorie de l'évolution des systèmes non-en équilibre. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 300 (Section 3) (8), 323—326.
- Emig C.C., 1986a — Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopodes) et implications paléoécologiques. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 53, 245—253.
- Emig C.C., 1986b — Les Lingules fossiles (Brachiopodes), représentants d'écosystèmes oligotypiques? Ce symposium.
- Johnson L., 1981 — The thermodynamic origin of ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 571—590.
- Picard J., 1985a — Réflexions sur les écosystèmes marins benthiques: hiérarchisation dynamique spatio-temporelle. *Tethys*, 11 (3—4), 230—242.
- Picard J., 1985b — Milieux extrêmes et benthos méditerranéen. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29 (5), 213—214, Monaco.