

SCIENCES SUP



Cours



Master • CAPES • Agrégation

ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

4^e édition

***Serge Frontier
Denise Pichod-Viale
Alain Leprêtre
Dominique Davoult
Christophe Luczak***

DUNOD

ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

Consultez nos parutions sur dunod.com



ÉCOSYSTÈMES

Structure, Fonctionnement, Évolution

Serge Frontier

Professeur honoraire de l'université Lille1

Denise Pichod-Viale

Professeur honoraire de l'université de Corse

Alain Leprêtre

Professeur à l'université Lille1

Dominique Davoult

Professeur à l'université Paris 6 (UPMC)

Christophe Luczak

Maître de conférences à l'université d'Artois

4^e édition

DUNOD

Illustration de couverture :
Contact et interpénétration entre écosystèmes marin et terrestre en milieu tropical.
Côte Nord-Ouest de Madagascar. (Photo : S. Frontier)

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 2008
© Dunod, Paris, 2004 pour la précédente édition
ISBN 978-2-10-053980-2

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Avant-propos

Ce livre reprend et actualise un enseignement donné depuis les années 80 en deuxième et troisième cycles de plusieurs universités, et dans le cadre de divers séminaires de recherche. Il s'adresse donc autant aux étudiants des universités et grandes écoles et aux candidats à l'Agrégation, qu'aux jeunes chercheurs désireux de recadrer leurs projets dans une problématique écosystémique. Mais il s'adresse aussi au grand public – des philosophes aux économistes – préoccupé de plus en plus par la crise économique-écologique, désireux de comprendre le fonctionnement complexe des écosystèmes et d'en déduire de nouvelles règles économiques.

L'ouvrage vise en effet à faire comprendre les conditions et les contraintes du fonctionnement des écosystèmes naturels et modifiés, leurs possibilités d'**auto-organisation** et d'**évolution**. Héritiers des connaissances de l'écologie classique – largement reformulées dans ce livre –, nous exposons une analyse des écosystèmes fondée sur des approches récentes, notamment sur une approche globale et **systémiste** cohérente avec la thermodynamique des **systèmes dissipatifs** (cf. Prigogine, 1980 et suiv.). Nous analysons les écosystèmes en tant que mosaïques de systèmes vivants en interaction avec des systèmes physico-chimiques n'ayant pas les mêmes rythmes de dégradation (entropie croissante) ni d'édification d'organisations (entropie décroissante : néguentropie), mais fonctionnant néanmoins de concert, traversés par un « torrent » d'énergie dissipée, qui induit des **recyclages de la matière** et un **stockage de l'information**.

Divers outils conceptuels, les uns récents, les autres plus classiques mais d'application récente au domaine, sont de nos jours employés pour aborder la **complexité** des systèmes biologiques, écologiques, économiques et sociaux. Des théories mathématiques leur sont associées, les unes déjà anciennes, mais dont l'application se généralise toujours plus (théories des jeux, des graphes, des systèmes dynamiques...) ; les autres plus récentes (théories des fractales, du chaos, des catastrophes, des ensembles flous...). Ces approches sont cohérentes avec une quête épistémolo-

logique actuelle visant à mieux saisir, à tous les niveaux d'organisation, la liaison local-global, et particulièrement l'émergence des propriétés nouvelles liées à chaque *niveau d'organisation* – ainsi qu'à mieux prendre en compte l'aspect obligatoirement multi-échelle de toute structure et de tout fonctionnement complexes.

Science de synthèse, l'écologie s'est construite au fil des expériences de terrain, en amont de réflexions collectives relevant de disciplines variées. Elle tente d'approcher les écosystèmes dans leur complexité réelle, telle qu'elle se dévoile et se décrypte progressivement à mesure qu'on approfondit leur analyse. C'est essentiellement sur les *interactions* entre les composants du système et entre les nombreuses dynamiques dont il est le siège, plus encore que sur les propriétés avérées de ces composants, que se porte la science écologique d'aujourd'hui, en se focalisant (sur le terrain comme en théorie) sur :

- les *interfaces* telles qu'on en observe au niveau des contacts entre milieux physiques différents, ou entre peuplements vivants distincts ;
- les zones ou périodes de *transition* – régions de l'espace-temps dont l'écologie classique s'était longtemps détournée, non seulement parce qu'elles apparaissaient trop complexes pour être analysées de façon compréhensible, mais parce que les processus dont elles sont le siège semblaient alors « contingents » par rapport aux phénomènes d'apparence plus fondamentale, sur lesquels préféraient se focaliser les analyses ;
- les *organisations* de ces vastes systèmes d'interfaces et d'interactions, responsables de l'**émergence** (§ 0.2.2) de propriétés globales rendant compte à la fois de leurs performances et leur pérennité.

Tous les processus écologiques : échanges ayant lieu à l'interface entre milieux et peuplements vivants distincts ; interpénétrations de ces milieux et de ces peuplements ; systèmes de circulation de matière, d'énergie et d'information à toutes les échelles, trouvent dans la *problématique des systèmes complexes* un langage pertinent autorisant la gestion par l'homme de sa planète.

La multiplicité des échelles de fonctionnement, donc des échelles d'observation et d'action possibles, ainsi que l'interaction entre ces échelles, caractérisent toutes les organisations vitales auxquelles nous sommes confrontés. C'est pourquoi, parallèlement à l'étude et à la gestion des unités classiques prétendues « naturelles » (la forêt, la savane, le sol, le lac ...), on se penche désormais sur des écologies multiples et emboîtées, allant de la souche d'arbre au bassin versant, puis au paysage, en passant par toutes les unités intermédiaires indissociables, jusqu'à une « écologie planétaire », c'est-à-dire celle de la biosphère, espèce humaine comprise.

Le long de ce *continuum* d'échelles, il apparaît qu'à chaque niveau d'analyse :

- (i) Tout système est formé de « sous-systèmes » interagissant entre eux dans le cadre de mosaïques spatiales et/ou d'alternances temporelles – cadre spatio-temporel dans lequel ils s'inscrivent obligatoirement, et dont les géométries spatio-temporelles floues et/ou indentées (fractales) portent en elles une grande potentialité d'*échanges aux interfaces* – responsables de dynamiques d'une grande richesse. Nous en verrons de nombreuses illustrations.

(ii) Ce système est lui-même en interaction avec d'autres systèmes d'importance comparable, le tout constituant un système de systèmes ou « super-système », lui-même organisé, auto-régulé et persistant, et dont le système considéré au départ n'est qu'un sous-système (les termes « système », « sous-systèmes » et « super-systèmes » étant, en fait, relatifs les uns aux autres à l'intérieur d'un même *emboîtement d'organisations* : cf. § 0.3.2).

Sous son exigence de rigueur scientifique, notre livre cependant n'est pas neutre. Il veut traduire la conscience qu'ont les auteurs de l'énorme gâchis économique actuel ; leur pressentiment que le pire est à venir ; leur inquiétude de voir tant d'humains préoccupés de leurs profits et indifférents à la misère croissante ; leur engagement sincère auprès des forces sociales cherchant des solutions pour faire survivre la biosphère, dont l'espèce humaine.

Pour beaucoup de socio-économistes, l'écologie est classée dans l'ensemble des sciences et techniques auxquelles l'Homme a eu recours au vingtième siècle et qui, au vingt-et-unième siècle, devraient laisser largement la place aux *sciences de l'Homme*. Les socio-économistes d'aujourd'hui s'occupent moins des fonctionnements des écosystèmes que de leurs « fonctionnalités », c'est-à-dire de la façon dont ils répondent aux attentes des humains, et rendent les services qu'ils en attendent.

Ce livre, les auteurs en ont la profonde conviction, appartient aux sciences de l'Homme. Il vise à montrer comment exploiter les écosystèmes sans les déstructurer (§ 9.1.4), comment maintenir durable une exportation de biomasse (§ 9.2.3), comment lutter contre la dégradation globale (Chapitre 10). Il ne vise pas la sauvegarde des écosystèmes en tant que conservation muséologique (quel qu'en soit l'intérêt culturel), mais en tant que condition de fonctionnement de la biosphère. Il s'inscrit donc contre cette croissance démesurée de l'économie actuelle – croissance des uns liée à la mort des autres : un aspect, certes, de la mosaïque des systèmes vivants ... à ceci près que l'Homme se croit hors d'atteinte des mécanismes régulateurs naturels, et/ou s'efforce d'y échapper.

Une telle économie est « pré-thermodynamique, pré-évolutionniste et pré-écologique » écrit Grinevald (2003). Pour avoir refusé de changer ses paradigmes fondateurs, l'économie académique actuelle nous a conduits à une crise économique sans précédent. Il est vrai que pour passer de la mécanique newtonienne à la thermodynamique de Carnot, puis à celle de Prigogine et à l'évolutionnisme de Darwin, les sciences ont mis presque un siècle à modifier leurs propres paradigmes. L'économie, qui se voulait fondée sur le modèle de la physique, n'a pas encore reconnu sa dépendance vis-à-vis des processus biologiques et écologiques ... malgré les efforts d'économistes dissidents au début du vingtième siècle. En effet, depuis 1930, Georgescu-Roegen, Daly, Boulding, le Club de Rome etc. ne cessent d'interpeller l'économie dirigeante, en démontrant l'inanité d'une croissance indéfiniment durable. La science des écosystèmes nous enseigne que les seules possibilités de réaliser une exploitation durable sont de la maintenir au-dessous du seuil d'exploitation déstructurante. Elle nous enseigne à distinguer *croissance* et *développement* (ce livre : §§ 9.2.2.d et 9.2.3) : la croissance c'est produire plus, le développement c'est produire autrement, d'après Schumpeter (cité par Grinevald *op. cit.*).

Et dans les systèmes de circulation d'énergie/matière/information (parmi lesquels se comptent les écosystèmes) un développement n'est soutenable que dans la *diversification* des processus de production.

La *bioéconomie* définie par Georgescu-Roegen (1972) est « la science pratique de l'économie planétaire » (Grinevald, 2003) : seule la décroissance est durable dans notre système clos (notre planète est un système dissipatif, fini pour ce qui est de la matière, et traversé par un flux d'énergie ininterrompu). L'*écologie écosystémique* que nous proposons ici n'est pas l'écologie de la conservation, qui opposait l'Homme à la nature (Habermas, 1972), ni celle des légalistes du droit des espèces de la *Deep Ecology*. Elle nous apprend qu'on peut exploiter les écosystèmes (sachant qu'en les exploitant, on les modifie) avec auto-limitation et efficacité à long terme, afin qu'ils ne perdent pas leurs performances. En ce sens elle reste un humanisme ... mais cesse d'être « moderne », en ce sens qu'elle ne peut admettre l'artificialisation de la nature en tant que solution pour résoudre nos problèmes environnementaux.

Pour les « modernes » (héritiers des Lumières), la science, synonyme de progrès, était l'avenir de l'humanité. Or en 2008, avec près de 7 milliards d'hommes, l'humanité a doublé de volume depuis les 50 dernières années, et souffre de faim, de soif et de manque d'espace.

La nécessité de poursuivre des *recherches en systématique* apparaîtra au long de ce livre. Des progrès sont attendus (voir Chapitre 10). L'intérêt de l'approche écosystémique est d'obliger à prendre en compte des systèmes complexes, faits de sous-systèmes à des stades de maturation distincts, certains en cours de dégradation (entropie croissante), d'autres en pleine organisation (entropie localement décroissante) ; la biomasse y est une stase de l'énergie (§ 3.0.1) ; l'information, un cumul de structure. L'étude des écosystèmes ne fournit pas de réponse simple, au-delà de la certitude que la croissance économique actuelle et la démographie humaine à leurs taux actuels ne sont pas *soutenables*.

Notre livre d'**écologie systémique** voudrait contribuer – aux côtés des travaux des philosophes, des scientifiques conscients de la situation de crise actuelle, et de ceux parmi les politiques qui ont compris que l'économie dépend des écosystèmes, et non l'inverse : *International Association for Ecoeconomics* ; *European Association for Bioeconomic Studies* ; OCDE : « *Les perspectives de l'environnement : 2001* » – à développer une réflexion critique refusant la mort programmée de notre civilisation, pour engendrer une prise de position « pratique », c'est-à-dire éthique.

REMERCIEMENTS. Les auteurs adressent leurs chaleureux remerciements aux nombreux spécialistes qui les ont aidés, par leurs remarques, suggestions et critiques constructives, à finaliser cette quatrième édition de « *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution* ». Tout particulièrement à Jean-Claude et Louise Berthon, Louis Cabioch, Nguyen Phong Chau, Jean Devaux, Aline Fiala-Médioni, Yves Fouquart, Jacques Le Fèvre, Louis Legendre, Pierre Legendre, Paul Nival, Serge Rambour, Paul Tréguer, Sylvestre Voisin.

Plan du livre

Dans un **Chapitre introductif**, le concept d'écosystème est directement rattaché à la « systémique » au sens moderne. La définition et les principales propriétés des *systèmes* sont alors énoncées. L'*écosystème* est défini comme un système d'interactions entre les différentes parties de la biomasse (notamment les populations vivantes), et entre celles-ci le milieu physico-chimique. Le livre comprend ensuite quatre parties :

La PREMIÈRE PARTIE traite de la MATIÈRE et de l'ÉNERGIE, supports physiques des systèmes écologiques. Elle comprend trois chapitres :

- le premier est consacré à **l'énergie dans l'écosystème** ;
- le second est consacré à **l'eau dans l'écosystème** – à la fois composante importante de la biomasse, et véhicule de la plupart des mouvements de matière et d'énergie ;
- le troisième est consacré à la **biomasse** et à la **production**, c'est-à-dire à la façon dont énergie et matière s'insèrent et circulent dans le système vivant.

La DEUXIÈME PARTIE traite des INTERACTIONS entre composants du système écologique. Elle comprend trois chapitres :

- le premier est consacré à l'action des espèces sur le milieu et aux nombreux types d'interactions entre espèces vivantes ;
- le second décrit une des conséquences de l'organisation multi-spécifique de ces interactions, à savoir les **cycles de matière** intéressant toutes les échelles d'observation, de la locale à la planétaire ;
- le troisième est consacré aux interactions dynamiques à l'intérieur d'une même espèce ou entre espèces interactives, en d'autres termes à la **dynamique des populations et des communautés**.

La TROISIÈME PARTIE ébauche une THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES en exposant en quatre chapitres :

- la **description des structures** – c'est-à-dire des assemblages d'espèces et de la diversité taxinomique ;

- **l'intégration des structures en des unités fonctionnelles** : stratégies d'occupation de l'espace-temps ; stratégies de partage des rôles au sein de l'écosystème (« niches écologiques »), stratégies d'allocation d'énergie ; stratégies de reproduction ; rôle de la diversité taxinomique (« diversité fonctionnelle ») ; etc.
- **l'évolution des structures et des systèmes**, tant spontanées que sous l'effet des perturbations écologiques ou des exploitations de biomasse – à la lumière de quoi se comprendront mieux les **interactions entre écosystèmes adjacents**.
- éclairées par ces visions théoriques, des réflexions sur **la place de l'Homme dans l'écosystème planétaire**. Le « système humain » sera analysé à travers une vision écosystémiste donnant priorité aux interactions entre des parties de la société humaine de caractéristiques différentes, notamment des interactions entre niveaux de technicité différents. Nous insisterons, à ce titre, sur la différence ontologique entre *croissance* et *développement*, souvent confondues dans le discours actuel, et pourtant antinomiques. Nous conclurons sur une vision de l'insertion de l'*Homo technologicus* (proche descendant d'*Homo faber*) dans l'écosystème planétaire – insertion dont découle pour lui une **responsabilité**.

Chaque chapitre se termine par une ou plusieurs Annexes. Trois Annexes plus techniques, notées A, B et C, et une bibliographie générale, toutes en ligne sur le site <http://www.dunod.com>, complètent ce panorama.

Table des matières

AVANT-PROPOS	V
PLAN DU LIVRE	IX
CHAPITRE INTRODUCTIF • PREMIÈRES DÉFINITIONS	1
0.1 Définition de l'écologie et vocabulaire de départ	1
0.2 Théorie générale des systèmes	3
Encart 0.1 La complexité	3
0.2.1 Les éléments dépendent les uns des autres dans leurs fonctionnements et leurs évolutions	5
0.2.2 En résulte l'émergence de propriétés globales du système	8
0.2.3 En retour, l'ensemble agit sur les parties	9
0.3 Boucles de contrôle et analyse cybernétique	10
0.3.1 Feed-backs positifs et négatifs	10
0.3.2 L'organisation hiérarchique	11
0.4 Caractères systémiques identifiant plus particulièrement les écosystèmes	14
0.4.1 Les écosystèmes sont fondamentalement structurés dans l'espace et dans le temps	14
0.4.2 Les interactions sont portées par des flux d'énergie et de matière. Les flux de matière sont fermés (cycliques) ; les flux d'énergie sont ouverts et dissipatifs	16
PARTIE 1 • LA MATIÈRE ET L'ÉNERGIE	
CHAPITRE 1 • L'ÉNERGIE DANS L'ÉCOSYSTÈME	19
1.1 Le rayonnement solaire	19
1.1.1 Composition en longueurs d'onde du rayonnement solaire ; rôles des différentes longueurs d'onde dans la biosphère	20
1.1.2 Quantités d'énergie incidentes	24
1.2 Devenir de l'énergie incidente	25
1.2.1 Dans l'atmosphère	25
1.2.2 Dans l'eau	27
Encart 1.1 Théorie et méthodes d'étude de l'absorption lumineuse dans l'eau	31

1.3	Action biologique de la lumière	35
1.3.1	La photosynthèse	35
1.3.2	Action biologique des rythmes d'éclairement	38
1.4	L'énergie auxiliaire	42
1.4.1	Énergie de mise en mouvement des masses d'eau et d'air	43
1.4.2	Une énergie de covariance fondamentale (surtout en écologie aquatique) : la turbulence	46
Encart 1.2	La diffusion turbulente	49
1.4.3	Importance des alternances temporelles	50
1.4.4	L'énergie auxiliaire secondaire	53
1.4.5	Conclusion : schéma général de l'écosystème	56
1.5	Répartition des températures dans l'air, l'eau et le sol – Conséquences écologiques	58
1.5.1	Températures de l'atmosphère	59
1.5.2	Température du sol	60
1.5.3	Température de l'eau dans les mers et les lacs	61
Encart 1.3	Résistance au mélange en hydrologie	63
1.6	Réponses des organismes aux variations de température	70
1.6.1	Action de la température sur la rapidité des processus biologiques	70
1.6.2	Résistance thermique des espèces	72
1.6.3	Conséquences sur les répartitions spatio-temporelles des espèces	73
1.6.4	Influence de la température sur les développements individuels	74
CHAPITRE 2 • L'EAU DANS L'ÉCOSYSTÈME		77
2.0	Généralités	77
2.0.1	Propriétés physiques de l'eau intervenant dans son action sur la biomasse et sur les écosystèmes	77
2.0.2	Quantités actuelles d'eau sur la planète ; cycle de l'eau	79
2.1	L'eau liquide libre	81
2.1.1	Substances dissoutes	81
2.1.2	Le pH	88
Encart 2.1	Le pH	88
2.1.3	Concept d'hydroclimat	94
Encart 2.2	Les diagrammes T-S	94
2.2	L'eau dans l'atmosphère. Climats	96
2.2.1	Humidité de l'air	96
2.2.2	Pluies et brouillards. Déserts	98
2.2.3	Combinaison humidité-température : climatologie	98
Encart 2.3	Répartition mondiale des déserts	99
Encart 2.4	Quelques descripteurs classiques du climat global	101
2.2.4	Réactions des communautés vivantes aux facteurs climatiques	103
Encart 2.5	Les biomes et les zonations	107
2.3	L'eau dans le sol	111
2.3.1	Compartiments et quantités totales de l'eau dans le sol	111
Encart 2.6	Granulométrie du sol	112

2.3.2	Rôles multiples de l'eau dans le sol	115
2.3.3	Action de l'eau dans la formation et l'évolution d'un sol	121
Encart 2.7	Quelques autres types de sols	130
2.4	L'eau dans les organismes	134
2.4.1	Écosystèmes aquatiques : problèmes de pression osmotique	134
2.4.2	Écosystèmes terrestres : problèmes de sécheresse	135
2.4.3	Interaction sol/tapis végétal dans le bilan hydrique	139
CHAPITRE 3 • BIOMASSE ET PRODUCTION		143
3.0	Introduction : flux d'énergie et cycles de matière. Chaînes et niveaux trophiques	143
3.0.1	Transits et stockages de l'énergie	143
3.0.2	Les cycles de matière	145
3.0.3	Les réseaux trophiques	146
3.1	La biomasse	148
3.1.1	Définition	148
3.1.2	Composition moyenne	149
3.1.3	Distributions et répartitions	150
3.1.4	Concept de « biomasse auxiliaire »	155
3.2	La production primaire	156
3.2.1	Notion de production. Définition de la production primaire. Notions de productivité et de <i>turn-over</i>	156
3.2.2	La photosynthèse	158
3.2.3	Rendements de la photosynthèse	164
3.2.4	Influence des conditions environnementales sur la production primaire	166
3.2.5	Ordres de grandeur de production primaire	174
3.3	La production secondaire	176
3.3.1	Mesure de la production secondaire	176
Encart 3.1	Mesure indirecte de la production secondaire du zooplancton par le bilan des rapports entre les quantités de carbone, d'azote et de phosphore dans la biomasse (Le Borgne, 1978)	181
3.3.2	Rendements énergétiques	191
3.4	Détritivores et décomposeurs	196
3.4.1	Définitions, rôles dans l'écosystème	196
3.4.2	Initialisation de nouvelles chaînes alimentaires	200
3.4.3	La respiration du sol	202
3.4.4	Vitesses de minéralisation	202
3.5	Une autre analyse des réseaux trophiques : circulation de l'énergie entre classes de tailles	204
3.5.1	Historique : critique de l'analyse classique de l'écosystème en termes de niveaux trophiques	204
3.5.2	Analyse de l'écosystème par classes de tailles d'organismes	204
3.5.3	Cas des détritus : la « cascade »	207
3.5.4	Théorie générale d'après Cousins	207
3.5.5	Conclusion	209
Annexe 3.1	Mesures et estimations de la biomasse	210
Annexe 3.2	Mesures de la production primaire	214

PARTIE 2 • LES INTERACTIONS

CHAPITRE 4 • INTERACTIONS BIOTIQUES	223
4.1 Action des organismes sur leur environnement physico-chimique	223
4.1.1 Action sur les radiations solaires	224
4.1.2 Mise en mouvement et malaxage du substrat	226
4.1.3 Fixation et induration des sols et sédiments	227
4.1.4 Microclimats	229
4.1.5 Action de la végétation sur le climat régional ou « mésoclimat »	230
4.1.6 Répartition de la matière organique	230
4.2 Un cas extrême de contrôle du milieu physico-chimique par les organismes qui y vivent : l'« écosystème sol »	232
4.2.1 Altération de la roche-mère	232
4.2.2 Incorporation de la matière organique	232
4.2.3 Le résultat : l'humus	234
Encart 4.1 Différents types d'humus	235
4.2.4 Évolution couplée sol-végétation	236
4.2.5 Dégradation et protection des sols par l'Homme	238
4.3 Interactions interspécifiques	240
4.3.1 Interactions trophiques	240
4.3.2 Interactions non trophiques	248
4.3.3 L'anthropisation	251
Encart 4.2 Le feu	253
4.4 Interactions intraspécifiques	255
4.4.1 Interactions entre classes d'âge ou entre générations d'une même espèce	255
4.4.2 Communications chimiques entre individus	258
4.4.3 Communications comportementales entre individus	258
CHAPITRE 5 • COOPÉRATION ENTRE DE NOMBREUSES ESPÈCES INTERACTIVES : LES RECYCLAGES DE MATIÈRE	259
5.0 Introduction	259
5.1 Le cycle du carbone	260
5.1.1 Stocks et flux totaux actuels dans la biosphère	260
5.1.2 Le carbone fossile	261
5.1.3 Il existe une régulation du taux de atmosphérique CO ₂	263
5.1.4 Bilan local de la photosynthèse	265
5.1.5 Cycle particulier du carbonate de calcium	266
Encart 5.1 La forêt, le carbone et l'oxygène	268
5.1.6 Dégradation de la matière organique en milieu anaérobie	270
5.2 Le cycle de l'azote	271
5.2.1 Fixation de l'azote atmosphérique	271
5.2.2 Nutrition azotée des plantes supérieures	275
5.2.3 Minéralisation de l'azote organique et son recyclage	276
5.2.4 Blocage du cycle de l'azote	277

5.2.5	Dénitrification	277
5.2.6	Cycles longs et cycles courts	278
5.2.7	Fixation et recyclage de l'azote à l'échelle planétaire	280
5.3	Le cycle du phosphore	282
5.4	Le cycle du soufre	285
5.5	Le cycle du silicium	286
5.6	Autres cycles biogéochimiques	287
5.6.1	Calcium	287
5.6.2	Oligo-éléments	287
5.7	Interactions entre cycles. Effets de la pollution chimique	287
CHAPITRE 6 • DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET DES COMMUNAUTÉS		289
6.0	Définitions de départ. Différents modes d'étude d'une population	289
6.0.1	Définitions	289
Encart 6.1	Apport de la Génétique à l'étude de la dynamique des populations	290
6.0.2	Description d'une population : méthodes	292
6.0.3	Dynamique d'une population : modélisation	296
6.1	« Statique » et « cinétique » des populations : pratique	299
6.1.1	Distributions instantanées de caractères démographiques	299
6.1.2	Suivi des cohortes	302
6.1.3	Occupation de l'espace par une population	308
6.1.4	Occupation de l'espace-temps	311
6.2	Modèles de mortalité	312
6.2.1	Taux instantané de mortalité m	312
6.2.2	Mortalité sur un intervalle de temps non très petit	313
6.2.3	Estimation du taux instantané de mortalité dans les conditions naturelles	315
6.2.4	Complexifications du modèle de mortalité	315
6.3	Modèles de croissance	317
6.3.1	Modèle exponentiel	318
6.3.2	Modèle logistique : équation de Verhulst	319
6.3.3	Modèle de Von Bertalanffy ou d'Ivlev	321
6.3.4	Équation de Gompertz	326
6.3.5	Choix du modèle à adopter	327
6.3.6	Croissance en longueur et croissance en poids	329
6.3.7	Quelques autres modèles de croissance	332
6.4	Combinaison des lois de croissance et de mortalité	332
6.4.1	Bilan fécondité/mortalité	332
6.4.2	Courbe d'Allen	333
6.5	Modèles à temps discret	335
6.5.1	Modèles à temps discret appliqués à l'effectif total d'une population	335
6.5.2	Introduction des classes d'âge : matrices de transition	336
6.6	Modèles dynamiques à deux espèces	340
6.6.1	Modèle historique proie-prédateur de Lotka et Volterra	340

6.6.2	Différents types d'évolutions périodiques de deux populations interactives	341
6.6.3	Méthode des lieux géométriques	343
6.6.4	Insuffisances et complexifications possibles de ces modèles	355
6.7	Dynamiques à plus de deux espèces ; dynamique des communautés	360
6.7.1	Comportement général des modèles à plus de deux espèces	360
6.7.2	Modèles de réseaux trophiques	363
6.8	En manière de conclusion : « le hasard et la nécessité »	365
Annexe 6.1	Étude mathématique de la courbe de croissance de Gompertz	367

PARTIE 3 • ESQUISSE D'UNE THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES

CHAPITRE 7 • LES STRUCTURES	373
7.1 Assemblages d'espèces	374
7.1.1 Description des associations d'espèces	374
7.1.2 Recherche d'hypothèses explicatives	377
7.2 Diversité taxinomique	378
7.2.1 Indice fondé sur un modèle hypothétique de distribution des individus en espèces : l'indice de diversité de Gleason	379
Encart 7.1 Une nouvelle discipline pour l'étude de la diversité des écosystèmes : l'écologie moléculaire	380
7.2.2 Indice indépendant de toute hypothèse de distribution individus/espèces : l'indice de diversité Shannon	384
7.2.3 Distributions des individus en espèces : diagrammes rangs fréquences (DRF)	386
Annexe 7.1 Théorie de l'information. Entropie. Indice de diversité de Shannon. Distributions d'espèces (DRF)	399
CHAPITRE 8 • L'INTÉGRATION DES STRUCTURES : LES FONCTIONS. LA « FONCTION DIVERSITÉ »	413
8.1 L'intégration de l'espèce dans l'écosystème	413
8.1.1 Le concept de niche écologique	413
8.1.2 Le concept de stratégie démographique	421
8.2 L'intégration de la communauté dans l'écosystème	430
8.2.1 Signification écologique de la diversité taxinomique : la « diversité fonctionnelle »	430
Encart 8.1 « Effet d'île » sur la prédation, la compétition et la diversité : synthèse	437
8.2.2 Échelles spatio-temporelles, emboîtements, structures hiérarchisées	438
8.2.3 Stabilité et notions connexes	440
8.2.4 Conclusions sur la « diversité fonctionnelle ». Un peu d'épistémologie	451
CHAPITRE 9 • L'ÉVOLUTION DES STRUCTURES ET DES SYSTÈMES	457
9.1 Évolution des écosystèmes	457
9.1.1 Succession écologique « normale » ou « progressive »	457
Encart 9.1 Principaux traits de l'évolution d'un écosystème lors de la succession « typique » ou « progressive »	463
9.1.2 Évolution « régressive » sous l'action d'un stress : déstructuration ou « rajeunissement » de l'écosystème	465

9.1.3	Vieillessement de certains écosystèmes	468
9.1.4	Action de l'Homme	470
9.2	Exploitation des écosystèmes	474
9.2.1	« Exploitation » d'un écosystème par un phénomène physique	474
9.2.2	Exploitation d'un écosystème par un autre	476
9.2.3	Exploitation d'un écosystème par l'Homme	485
9.2.4	Conclusions sur l'effet des perturbations et des exploitations sur les écosystèmes naturels et anthropisés	486
CHAPITRE 10 • INSERTION DE L'HOMME DANS L'ÉCOSYSTÈME PLANÉTAIRE		491
10.0	Singularité/banalité des « systèmes humains », sous-systèmes de l'écosystème planétaire	491
10.1	Écologie généralisée : L'énergie auxiliaire humaine	493
10.1.1	Nature de cette énergie	493
10.1.2	Son utilisation dans le cadre des agrosystèmes	494
10.2	Écologie généralisée : La « biomasse auxiliaire humaine », sa création et sa gestion	495
10.3	Écologie généralisée : Analyse des couplages entre sociétés humaines de niveaux de technicité différents	497
10.3.1	Couplage entre ville et campagne	498
10.3.2	Couplage entre pays industrialisés et pays dits « en développement »	499
10.4	Place de l'Homme dans l'écosystème planétaire	502
10.4.1	Nécessité d'une perception de son rôle	502
10.4.2	L'Homme, constituant-partenaire, découvre sa dépendance vis-à-vis de l'écosystème planétaire	503
10.4.3	Une contradiction pour l'Homme : gérer les écosystèmes en limitant sa propre pullulation	504
10.5	L'homme destructeur ; les dégâts sont-ils réparables ?	506
10.5.1	Le public prend acte de son implication	506
10.5.2	Les dégâts majeurs	508
10.6	Des solutions sont possibles mais urgentes	511
10.7	L'éco-économie : choisir des stratégies écologiques	514
10.7.1	Les choix	514
10.7.2	Les acteurs de ces choix stratégiques	516
10.7.3	Les moyens et les alliés pour établir cette « éco-économie »	518
10.8	Les probabilités d'échec. Responsabilité de l'homme face au futur	520
10.9	Conclusion	524
ÉPILOGUE • POUR UNE ÉCOLOGIE SYSTÉMIQUE		529
INDEX DES SUJETS TRAITÉS		535
SUR LE WEB (site : http://www.dunod.com) :		
Bibliographie		
Annexe A Théories des fractales et écologie		
Annexe B Dynamique chaotique		
Annexe C Interface Écologie/Mathématiques		

Chapitre introductif

Premières définitions

0.1 DÉFINITION DE L'ÉCOLOGIE ET VOCABULAIRE DE DÉPART

Le terme « écologie » a été créé par Haeckel en 1866 pour désigner la **science de l'habitat** (du grec οἶκος = maison, demeure) : il s'agissait d'étudier les êtres vivants non plus en élevage ou en laboratoire, mais dans leur habitat naturel. De nos jours la définition tend à être plus « systémiste » : on dit aujourd'hui que l'écologie est *l'étude des interactions entre les organismes vivants et le milieu où ils vivent, et des organismes vivants entre eux, dans des conditions naturelles ou modifiées par l'Homme (= anthropisées).*

Cette branche du savoir a d'abord concerné les espèces ou les taxons identifiés (écologies du Chêne, de l'Huître, des Lichens...). On parle alors d'**autécologie** – science des réponses biologiques des espèces ou autres taxons aux caractères physico-chimiques de l'environnement, en fonction de leurs physiologies propres et de leurs adaptations potentielles. Il s'agit souvent, au départ, d'expliquer la répartition des espèces en fonction du milieu – à toutes les échelles d'observation, depuis les « microrépartitions » jusqu'aux répartitions planétaires, en passant par les « mésorépartitions » dues aux variations du climat, du sol, de l'altitude.

Mais rapidement il fallut introduire, pour expliquer la répartition d'une espèce, la présence d'autres espèces dans son voisinage. Les espèces, en effet, interagissent entre elles : relations proies-prédateurs, compétitions, facilitations ou inhibitions etc., par lesquelles les populations se contrôlent mutuellement.

Des espèces servent d'aliments, de supports ou d'abris à d'autres espèces. Des taxons interviennent dans des processus liés à la reproduction d'autres taxons : transports de pollen ou de graines de certaines plantes par certains animaux, etc.

Certaines espèces interagissent de façon indirecte, par l'entremise d'autres espèces servant de relais. On est conduit à une écologie non plus des espèces, mais des *ensembles d'espèces* : la **synécologie**.

On constate enfin que les organismes individuels, les populations ou les associations d'espèces modifient le milieu physique, suscitant des interactions indirectes : espèces consolidant (ou au contraire ameublissant) leur support physique, rendant possible l'installation d'autres espèces ; espèces portant une ombre sur d'autres qui craignent l'insolation directe ; espèces excréant des substances actives sur d'autres. On aboutit au paradigme d'un système d'interactions entre les ensembles d'espèces associées et leur milieu physique – relayant la description des relations des espèces individuelles avec leur milieu. Ce système est appelé **écosystème**¹ (cf. Fig. 0.1).

Le milieu physico-chimique dans lequel se développe un écosystème est appelé son **biotope**. On nomme **population**² l'ensemble des individus d'une même espèce, rapprochés dans l'espace et se reproduisant entre eux. On nomme **peuplement**² l'ensemble des populations monospécifiques occupant en commun un biotope. Si l'on veut mettre l'accent sur les interactions liant les populations entre elles, on préfère au terme « peuplement » ceux d'**association d'espèces**, de **communauté** ou de **biocénose**.

On a souvent avancé l'équation :

$$\text{« écosystème = biocénose + biotope »}$$

Cette formulation nous semble contestable car le signe « + » évoque une « addition » ou une « juxtaposition », au lieu d'un système interactif agissant entre tous les éléments de l'un et de l'autre sous-système. Nous suggérons donc de la remplacer par la formulation :

$$\text{« écosystème = biocénose } \otimes \text{ biotope »}$$

ou même : « écosystème = biocénose $\otimes$ biotope $\otimes$ biocénose »³

introduisant à la fois les interactions entre les diverses espèces, entre ces espèces et les divers éléments du biotope, et les interactions indirectes entre espèces passant par une modification du biotope – relation représentée par le schéma de la Fig. 0.1.

De cet ensemble d'interactions, complexe (cf. Encart 0.1) et très structuré (nous le montrerons tout au long de ce livre), **émergent** des propriétés globales, nouvelles par rapport à celles des éléments interactifs – c'est-à-dire n'étant possédées en propre par aucun d'entre eux isolément. Le concept d'« émergence » se

1. Barbault (1992) donne une définition de l'écosystème n'introduisant pas explicitement le milieu physique : l'écosystème est, selon lui, un ensemble « composé de populations interconnectées ». Toutefois, comme beaucoup de ces interconnexions se réalisent par l'intermédiaire de modifications du milieu, les deux définitions sont moins éloignées qu'il n'y paraît.

2. Les anglo-saxons n'ont pour ces deux concepts qu'un seul terme : celui de *population*. Ils doivent alors préciser *monospecific population* ou *multispecific population*.

3. Le signe $\otimes$ désigne, en mathématiques, un **produit tensoriel** : tableau des interactions de chaque élément d'un des ensembles avec chaque élément de l'autre.

trouve au cœur de la **théorie générale des systèmes**, appliquée aujourd'hui dans pratiquement tous les domaines de la connaissance. Nous en disons quelques mots au § 0.2.

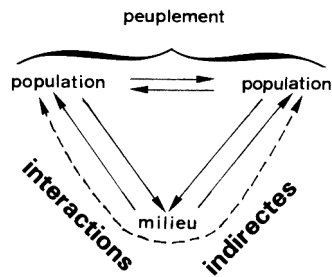


Figure 0.1 Schéma symbolique d'un écosystème.

Flèches en trait plein : interactions directes. Flèches en trait discontinu : interactions indirectes.

0.2 THÉORIE GÉNÉRALE DES SYSTÈMES¹

Dans « écosystème », il y a « système ». L'écologie rejoint un mouvement de pensée actuel, tel qu'après toute analyse d'un ensemble d'éléments, on considère les propriétés nouvelles que confère à cet ensemble une « organisation » de ces éléments entre eux. La systémique est l'étude logique et générique de tels ensembles. Elle recherche comment les propriétés des éléments et de leurs interactions aboutissent à des propriétés globales spécifiques, non simplement réductibles à une « somme » (ou juxtaposition) des propriétés des éléments.

Encart 0.1

La complexité

Comme le souligne Edgar Morin (1990), la complexité apparaît de prime abord comme une sorte de trou, de confusion, de difficulté. Elle ne saurait se définir de façon simple, comme antinomie de la simplicité : la complexité est un mot-problème et non un mot-solution. Ce qui est complexe relève d'une part du monde empirique, de l'incertitude, de l'incapacité d'être certain de tout, de formuler une loi, de concevoir une loi absolue. Elle relève aussi de quelque chose de logique, à savoir l'incapacité d'éviter les contradictions.

1. Titre de l'ouvrage fondateur de L. Von Bertalanffy (1968) *General system theory*, (que d'aucuns préfèrent traduire par « Théorie du système général »). Un court exposé de la Théorie des systèmes sera trouvé au Chapitre I de Frontier (1999), et des exposés didactiques plus détaillés par exemple dans Le Gallou & Bouchon-Meunier édit. (1992) ou Durand (1998).

Il est donc difficile d'en donner une définition unique et simple¹. Par contre, il en a été proposé de nombreuses, variant suivant que l'on aborde la complexité structurelle, fonctionnelle, algorithmique etc., et que l'on se réfère aux notions et concepts d'information, d'entropie, de chaos, d'auto-organisation, voire de hasard. Il est possible de définir les **systèmes complexes** en intégrant ces diverses caractérisations. Nous dirons que ces derniers :

- (i) sont des systèmes **ouverts** et **dissipatifs**, c'est-à-dire ayant des échanges d'énergie et de matière avec leur environnement ;
- (ii) sont composés d'un **très grand nombre d'éléments** différents ;
- (iii) sont fondés sur des **très grands nombres d'interactions non linéaires**, montrant des délais de réponses divers, et réalisant de fréquentes boucles rétroactives ;
- (iv) présentent une **hétérogénéité spatio-temporelle** importante à toutes les échelles ; ils ont une **histoire**, et leur évolution est irréversible ;
- (v) présentent une succession de niveaux d'organisations hiérarchisés (appelés **niveaux d'intégration**) ;
- (vi) sont, de ce fait, caractérisés : par des **propriétés émergentes** ; par des interactions multi-échelles ; par des comportements imprévisibles (bifurcations), adaptatifs ; et par une **auto-organisation** ;
- (vii) ne peuvent être caractérisés sans introduction explicite de l'**observateur**.

Comment aborder la complexité ? Le cerveau humain ne pouvant percevoir explicitement la complexité d'un grand système, l'organisation hiérarchique vient à la rescousse : les concepts de super-système, système, sous-système, sous-sous-système... sont des moyens de rendre intelligibles les systèmes complexes.

Les recherches actuelles s'attachent alors aux causes, aux mécanismes et aux méthodes. De nombreuses approches théoriques se sont révélées pertinentes, abordant chacune un aspect de la « complexité » : depuis 1948, la théorie de l'information et la cybernétique ; plus récemment, les théories des catastrophes, des fractales et des multifractales, du chaos, des automates cellulaires, des réseaux neuronaux, de l'auto-organisation (notamment la criticalité auto-organisée de Per Bak, 1996). Plutôt que contradictoires, ces approches sont complémentaires, et entrent toutes dans le cadre d'une approche systémique.

Nous devons considérer les écosystèmes comme des systèmes complexes.

1. Ne pas confondre « complexe » et « compliqué ». Une structure *compliquée* est faite de nombreux éléments individuels assemblés ; elle peut être « réduite », c'est-à-dire simplifiée et découpée en ses éléments les plus simples afin d'être mieux comprise. Les systèmes naturels sont en revanche *complexes*, en ce sens qu'en les réduisant on les mutile et on détruit leur intelligibilité (cf. Le Moigne, 1993 : p. 11 et Ricard, 2003).

On étudie des systèmes depuis longtemps (même quand on ne le déclare pas) en physiologie, en économie, en sociologie, en linguistique, également aujourd'hui en physique et en chimie. D'après Hebenstreit (2002), un système est « *un ensemble de phénomènes et d'événements interdépendants que l'on extrait du monde extérieur par une démarche intellectuelle arbitraire¹, en vue de traiter cet ensemble comme un tout* ». La référence au monde extérieur, vu comme un environnement interactif, implique qu'aucun système réel (naturel ou conçu par l'homme) n'est isolé, mais qu'il est lui-même au contraire élément dans un système plus vaste, que l'on peut appeler « super-système ». De même, tout « élément » du premier système est lui-même un système, appelé « sous-système ». L'intervention d'une organisation **hiérarchique** (au sens de : faite de niveaux emboîtés) des systèmes apparaît donc dès leur définition. Nous approfondirons un peu plus loin cet aspect fondamental (§ 0.3.2).

Nous proposons ci-après une définition plus détaillée, nommant désormais « système » tout ensemble d'éléments, ou de parties ou sous-systèmes, interconnectés par des liaisons fonctionnelles (impliquant des causalités, des évolutions, des mouvements), d'une façon telle que trois catégories de propriétés en résultent.

0.2.1 Les éléments dépendent les uns des autres dans leurs fonctionnements et leurs évolutions

L'ensemble d'éléments interactifs peut être représenté sous forme d'« organigrammes » (comme ceux des Figs. 0.2 et 0.3) dans lesquelles :

- les lettres (majuscules) représentent des **compartiments** ou parties matérielles identifiées (délimitées parfois d'une façon passablement arbitraire, mais le plus possible en cohérence avec le fonctionnement objectif) ;
- les flèches représentent des **interactions** directes ou indirectes, pouvant être soit des transferts de matière et/ou d'énergie, soit des déterminations purement causales que l'on pourra décrire en tant que « transferts d'information » (voir Annexe 7.1). Matière et énergie circulent dans un sens déterminé. Concernant l'information, entre deux compartiments l'action peut être soit à sens unique (causalité classique), soit à double sens (action réciproque, causalité circulaire, récursion *sensu* E. Morin). On peut également faire figurer l'action d'un élément sur lui-même (auto-contrôle, auto-emballlement, etc.).

1. Le mot « arbitraire » peut être discuté. S'il est vrai qu'un système est délimité en fonction d'une certaine image préalable du monde, du moins s'efforce-t-on qu'il reflète le mieux possible l'organisation réelle. Un « morceau » d'organisme ou d'écosystème, délimité par une démarche arbitraire ou pragmatique (pièce de viande du boucher ou parcelle cadastrale d'une forêt), n'est pas forcément l'image pertinente d'un système ou d'un sous-système. Cependant, une part d'arbitraire est souvent inévitable dans la construction des modèles, notamment des modèles à compartiments, où l'on regroupe dans un « compartiment » un ensemble d'éléments qu'on renonce à discerner (par exemple, le compartiment « phytoplancton » regroupant de très nombreuses espèces d'algues microscopiques).

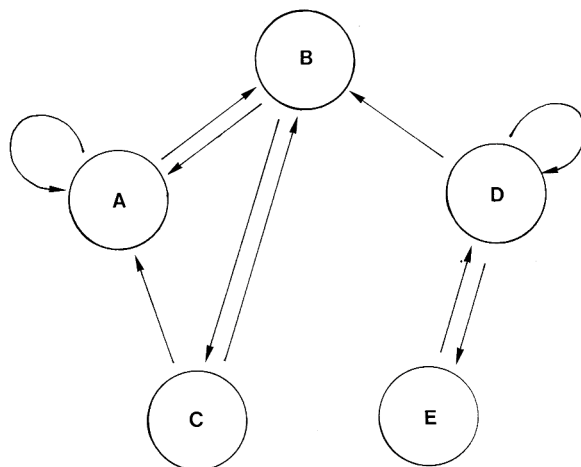


Figure 0.2 Organigramme d'un système d'interactions.

Lettres : compartiments. Flèches : interactions à simple ou double sens. Boucles fléchées : auto-contrôles.

D'autre part, se fondant sur l'intensité et la rapidité des actions, on distinguera des interactions « fortes » et des interactions « faibles » (avec bien entendu des degrés intermédiaires). Leur discrimination dépend de la façon dont on mesure cette « force ». En général on distingue à ce titre :

- (i) Le **degré de détermination** d'une variable envers une autre, ou d'un compartiment envers un autre. En termes de statistique, la « force » de l'action de A envers B pourrait, par exemple, être mesurée par la proportion de variance de B expliquée par la variation de A (cf. Frontier *et al.*, 2001). En théorie de l'information (Annexe 7.1), par la quantité d'information transitant de B vers A ; les flèches de l'organigramme représentent alors des **flux d'information**. La « force » peut être inégale de A envers B et de B envers A.
- (ii) Le **délai de réalisation**, pouvant lui aussi être inégal entre les deux sens. Une action indirecte a un délai de réalisation plus long qu'une action directe, puisqu'elle passe par des phases intermédiaires demandant un certain temps.

Dans les systèmes *complexes* tels que les écosystèmes, l'information issue d'un point a tendance à se partager entre de nombreux cheminements simultanés (flèches de l'organigramme nombreuses). Il s'ensuit qu'une interaction indirecte est souvent « faible », car diluée et décalée dans le temps. Néanmoins, elle est parfois d'importance cruciale pour l'écosystème considéré à une échelle d'espace-temps suffisante – comme lorsque l'interaction passe par une modification durable de l'environnement (cf. théories de Patten, § 6.7.2.c).

L'approche théorique de ces réseaux d'interaction est grandement facilitée par un outil mathématique déjà ancien, la **Théorie des graphes** (voir par exemple Kaufmann, 1970), qui analyse tout réseau en termes de nœuds et de boucles et permet de déduire logiquement, à partir d'une structure, un certain nombre de propriétés

incontournables. On pourra toujours simplifier la représentation du réseau en ne retenant que les interactions fortes et/ou rapides – au risque, d’ailleurs, de supprimer certaines interactions indirectes et à long terme pouvant être décisives !

Une des propriétés étudiées est la **transitivité** : si A agit sur B et B sur C, alors A agit sur C (interaction indirecte : la transitivité ne conserve donc pas les propriétés de force et de rapidité des interactions directes). La **fermeture transitive** d’un réseau est l’ensemble des interactions directes retenues dans une certaine conceptualisation du réseau, complété par l’ensemble des interactions indirectes qu’elles suscitent (Fig. 0.3). On pourrait définir un écosystème comme la *fermeture transitive d’un réseau d’interactions au sein du peuplement vivant et entre celui-ci et son biotope*.

Une autre théorie utilisée est la **théorie de l’information**, initiée par Shannon en 1948 (voir Shannon & Weaver, 1949). Comme annoncé plus haut, le concept de quantité d’information (Annexe 7.1) permet, dans une certaine mesure, de mesurer la « force » d’une interaction. Conformément à l’intuition, un élément A apportera beaucoup d’information à un élément B si le fonctionnement et l’évolution de B dépendent fortement des variations de A « perçues par B ».

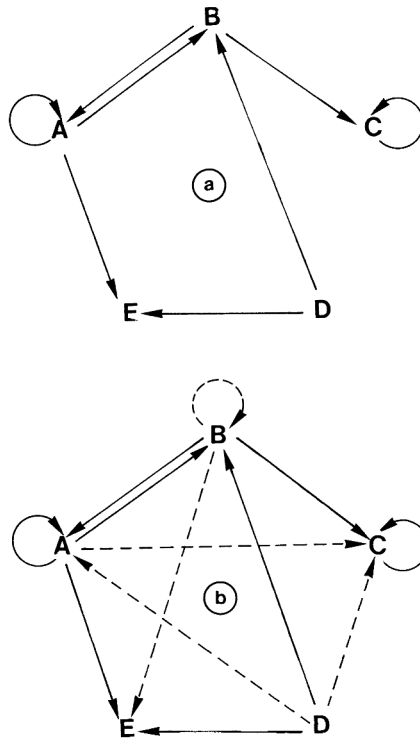


Figure 0.3 Fermeture transitive d’un réseau d’interactions : (b) est la fermeture de (a).
Flèches en trait plein : interactions directes. Flèches en trait discontinu : interactions indirectes.

Nous en verrons une application directe dans la théorie de la « diversité fonctionnelle » (§§ 8.2.1 et 8.2.4).

Si un effet est indirect et se produit un certain temps après l'émission d'un « signal », l'information, entre-temps, se dégrade partiellement. L'élément B perçoit alors non pas le signal d'origine, mais un signal altéré par des informations parasites reçues pendant son parcours, notamment par une foule de petites perturbations indépendantes les unes des autres et indépendantes du signal crée, qu'on nomme dans le jargon actuel le « bruit de fond ». L'augmentation du bruit de fond à mesure que l'information chemine est une des causes d'affaiblissement de l'interaction lorsque le délai d'action s'accroît.

Toutefois, l'information est parfois encore assez forte, après un certain temps de cheminement, pour susciter des effets à long terme. Ce sera un des objectifs de notre analyse de déterminer quelles variations d'un élément ou d'un sous-système écologiques peuvent provoquer des effets à long terme sur un autre élément ou sous-système, ainsi que d'éventuels effets en retour sur la source du signal.

0.2.2 En résulte l'émergence de propriétés globales du système

L'agencement plus ou moins complexe des actions crée un ensemble qui a les caractères d'une entité nouvelle, une « totalité organique », manifestant des propriétés nouvelles par rapport à celles des éléments – d'où l'aphorisme bien connu « le tout est plus que la somme des parties ». En effet, à l'ensemble des parties s'ajoutent (i) l'ensemble de leurs interactions, et surtout (ii) une organisation de ces interactions multiples en un ensemble doué d'autonomie, ne pouvant persister que grâce à certaines propriétés globales émergentes.

On parlera alors d'**intégration**¹ de ces parties en un ensemble organisé, et d'**émergence d'un niveau « macroscopique »**, défini par rapport au niveau « microscopique » des constituants de départ (voir par ex. de Rosnay, 1975, « *Le microscope* »). En écologie, l'émergence de propriétés globales nouvelles par « intégration » de nombreux organismes et de nombreux caractères du biotope, est cruciale (cf. Chap. 8)².

Un exemple typique en est fourni par les **propriétés du sol**. Un sol n'est ce qu'il est que par l'action des animaux, végétaux, et microorganismes qui le peuplent, qui l'ont fabriqué et qui l'entretiennent. Il est une « substance à nulle autre pareille », à la fois indispensable à la vie qui l'abrite, et créée par elle à partir de la roche mère, de l'eau reçue, et du carbone atmosphérique préalablement fixé par assimilation chlorophyllienne. Traversée par un flux incessant d'énergie et par des recyclages incessants d'éléments chimiques, sa composition-même assure (i) à court terme, la stabilité de ces mouvements, la stabilité de sa propre composition physico-chimique, et la stabilité de la biomasse qu'il abrite, (ii) à plus long terme, son évolution : il naît, mûrit, s'adapte, éventuellement vieillit et meurt, comme s'il était un être vivant global. Il est

1. Concept très différent de l'intégration mathématique qui, elle, est une *somme*.

2. En écologie, la recherche des propriétés statistiques émergent de grandes séries de données à différentes échelles de temps et d'espace (notamment à l'échelle macroscopique) a donné lieu au développement de la *Macroécologie* (J. H. Broun, 1995).

l'exemple typique du « système écologique » n'existant que grâce aux interactions qu'il abrite, en même temps qu'il les rend possibles. Nous prendrons cet exemple souvent pour illustrer les propriétés « émergentes » des écosystèmes.

0.2.3 En retour, l'ensemble agit sur les parties

Le système constitué agit, en retour, sur les propriétés, le fonctionnement et l'évolution des éléments qui le composent. En d'autres termes, *les propriétés montrées par un élément ne sont pas les mêmes quand il est isolé* (à supposer qu'il puisse exister isolé, ce qui n'est pas le cas général) *ou quand il est inclus dans un système* – et, dans le second cas, *ses propriétés diffèrent en fonction du système d'accueil*. Chaque élément étant, de fait, un sous-système, il s'ensuit que chaque système est doublement piloté : par l'action intégrée des sous-systèmes qui le composent, et par le système plus vaste dans lequel il s'insère¹.

– Ainsi, des cellules élevées en culture croissent et se différencient d'une façon bien différente si elles sont toutes de même nature, ou si la culture en englobe deux types, qui se rencontrent et interagissent. La différenciation cellulaire, telle que nous l'observons dans les tissus vivants, n'a lieu qu'au sein des organismes qui les englobent et qui constituent leur environnement.

– Les écosystèmes témoignent de la même règle : la démographie d'une espèce n'est pas la même si elle est isolée (par exemple artificiellement en élevage), ou si elle vit en présence d'autres espèces, qui constituent son « environnement biotique ». Sous-traite au broutage par les herbivores, une végétation vieillit (se diversifie, se lignifie etc.). Soumise à un broutage permanent, elle y répond par une croissance de régénération qui, d'une part, sélectionne les espèces qui régénèrent le plus vite leur biomasse (cette sélection réduit la diversité spécifique de l'écosystème, qui prend les caractères d'un écosystème jeune : cf. Chapitre 9), d'autre part, remplace les tissus végétaux disparus par des tissus jeunes. Ces derniers sont, par la suite, consommés de préférence. Ainsi se trouve entretenu et même accéléré le processus de régénération/rajeunissement. Après un certain temps, on constate que la biomasse végétale associée à une communauté d'herbivores s'est différenciée en deux parties complémentaires et interdépendantes (cf. Fig. 3.13, p. 173) :

- d'une part une biomasse jeune, constamment broutée et se régénérant constamment (localisée, par exemple, le long des sentiers habituels des herbivores) ;

- d'autre part une biomasse vieillie, lignifiée, enracinée profondément (localisée, par exemple, en dehors des sentiers, et évitée par les herbivores), qui assure la pérennité des souches et l'approvisionnement du végétal en eau et sels minéraux (voir Fig. 3.13).

En d'autres termes, la végétation initiale s'est, sous la pression de la consommation, différenciée en une partie spécialisée dans la fourniture d'aliment à des herbivores, et une autre spécialisée dans la recherche des nutriments végétaux. Ou encore : en une partie spécialisée dans l'importation de matière (production) et une autre spécialisée dans son exportation (consommation). Nous multiplierons les exemples de ce type.

1. À l'adage cité plus haut « le tout est **plus** que la somme des parties », E. Morin fait remarquer que « le tout est, également, **moins** que la somme des parties ». En effet, la plupart du temps, du fait de l'action en retour du système sur ses composantes, les propriétés des parties ne sont pas toutes actives et réalisées au sein du système.