

SCIENCES SUP



Cours et questions de révision

Licence • Capes

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

**Structure et fonctionnement
de la biosphère**

6^e édition

Robert Barbault

DUNOD

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

Structure et fonctionnement de la biosphère

Robert Barbault

Directeur du département Écologie et Gestion de la Biodiversité
au Muséum National d'histoire naturelle
et professeur à l'université Paris 6-Pierre et Marie Curie

6^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : *Digital Vision*

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, 2000, 2008

© Masson, Paris, 1983, 1997

ISBN 978-2-10-053794-5

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.

Table des matières

AVANT-PROPOS	IX
CHAPITRE 1 • INTRODUCTION	1
L'écologie dans le champ des sciences de la nature	1
La notion de système écologique	4
Dynamique des systèmes écologiques et évolution	6
Dynamique des écosystèmes et équilibre de la biosphère	6
Écologie, environnement et société	7
CHAPITRE 2 • BRÈVE HISTOIRE DES CONCEPTS ET DES IDÉES EN ÉCOLOGIE	10
La géographie des plantes du XIX ^e siècle	11
La théorie des écosystèmes	11
L'écologie des populations	12
La sociologie végétale	12
La modélisation écologique	13
L'écologie animale	14
Le grand tournant des décennies 50-70 : l'émergence de l'écologie moderne	15
Le concept de biosphère et l'écologie globale	17

PARTIE 1

ORGANISATION GÉNÉRALE DE LA BIOSPHÈRE

INTRODUCTION	21
CHAPITRE 3 • DYNAMIQUE DE L'ENVIRONNEMENT PHYSIQUE	22
La Terre tourne	22
Perspective géographique sur le climat	22
Action des grands facteurs abiotiques sur les êtres vivants	24
Bilan d'énergie de la planète	27
Des contraintes géophysiques déterminantes	29

CHAPITRE 4 • STRUCTURE DE LA BIOSPHERE	32
Structure spatiale : les biomes	32
Structure fonctionnelle : organisation trophique	35
Structure fonctionnelle : les cycles biogéochimiques	37
Du concept de biosphère à l'hypothèse Gaïa	42
CHAPITRE 5 • LA BIOSPHERE A UNE HISTOIRE	46
Les grandes étapes de la vie sur terre	47
Oscillations climatiques du Quaternaire et végétation en Europe	48
Variations de l'environnement et du climat au cours du dernier cycle climatique (150 000 ans) : modes d'approche	49
Les grandes crises d'extinction	51
CONTRÔLEZ VOS ACQUIS	54

PARTIE 2

LA POPULATION, PIÈCE ÉLÉMENTAIRE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES

INTRODUCTION	57
CHAPITRE 6 • LE SYSTÈME POPULATION-ENVIRONNEMENT	58
La population	58
L'environnement du point de vue de la population	60
Éléments de génétique des populations	66
CHAPITRE 7 • DYNAMIQUE DES POPULATIONS	72
Croissance et régulation des populations	72
La compétition intraspécifique	77
La population dans l'écosystème	83
La sélection naturelle	89
CHAPITRE 8 • ÉLÉMENTS D'ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE	94
Le concept de stratégie en écologie	94
Les comportements et leur évolution	99
Les comportements alimentaires comme stratégies	104
Le coût de la reproduction	108
Une approche intégrée des cycles de vie	110
Évolution de la socialité	122
CONTRÔLEZ VOS ACQUIS	131

PARTIE 3**LES INTERACTIONS ENTRE ESPÈCES**

INTRODUCTION	135
CHAPITRE 9 • LA COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE	136
Du modèle mathématique au laboratoire	137
La compétition interspécifique dans la nature	140
Mécanismes de l'interaction compétitive	144
CHAPITRE 10 • LES RELATIONS MANGEUR-MANGÉ	147
Dynamique du système prédateur-proie en laboratoire	147
Effets des prédateurs sur la dynamique de leurs proies dans la nature	152
Réponses des prédateurs aux variations de la densité des proies	153
Particularités des relations herbivore-plante	158
CHAPITRE 11 • LES RELATIONS HÔTES-PARASITES	164
Un regard évolutif sur le mode de vie parasitaire	164
Particularités des relations hôte-parasite	165
Quelques réflexions en guise de conclusion	170
CHAPITRE 12 • LES INTERACTIONS DE COOPÉRATION	173
Généralités	173
La fixation de l'azote atmosphérique, un mutualisme plante-bactérie	176
Les mutualismes impliqués dans la dispersion des graines et des pollens	177
La vie en groupes plurispécifiques	178
Les mutualismes liés au développement de cultures ou d'élevages	180
Un système co-évolué complexe : les fourmis champignonnistes	181
Quelques mots de conclusion	183
CHAPITRE 13 • INTERACTIONS ET ÉVOLUTION	185
La notion de coévolution	185
Le concept de déplacement de caractère	188
Le modèle de la Reine Rouge	189
La coévolution entre parasite et hôte	190
CONTRÔLEZ VOS ACQUIS	196

PARTIE 4**STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES**

INTRODUCTION	201
CHAPITRE 14 • CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DES ÉCOSYSTÈMES	202
Le cadre physico-chimique	202
Structure spatiale	204
Structure trophique	206
Productivité, diversité, stabilité, résilience	207
CHAPITRE 15 • FLUX D'ÉNERGIE ET CYCLE DES NUTRIMENTS DANS LES ÉCOSYSTÈMES	211
Éléments de bio-énergétique	211
Bilans énergétiques	218
Cycles des nutriments minéraux	227
CHAPITRE 16 • STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS	232
La notion de peuplement	232
Caractéristiques des peuplements	233
Organisation des peuplements	236
La théorie de l'équilibre dynamique	241
La notion de succession	242
CHAPITRE 17 • ESPÈCES ET ÉCOSYSTÈMES	244
Lier espèces et écosystèmes	244
Espèces et fonctions : quelques tentatives de typologie	246
Coactions interspécifiques et dynamique des écosystèmes	254
Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes	258
CONTRÔLEZ VOS ACQUIS	264

PARTIE 5**L'HOMME DANS LA BIOSPHÈRE**

INTRODUCTION	267
CHAPITRE 18 • LA BIOSPHÈRE, ENVIRONNEMENT DE L'HOMME	268
Une nouvelle ère : l'anthropocène	268
La pollution de la biosphère	273
La perspective d'une crise climatique	283
CHAPITRE 19 • LA BIODIVERSITÉ MENACÉE	287
Écologie des extinctions	288

La biodiversité à l'épreuve du réchauffement climatique	297
La sixième crise d'extinction : mythe ou réalité ?	300
CHAPITRE 20 • LA BIOSPHERE, SOURCE DE NOURRITURE	303
Préserver les ressources agricoles	303
Lutte contre les ravageurs	307
Perspectives ouvertes par de nouvelles techniques biologiques	316
CONTRÔLEZ VOS ACQUIS	322

PARTIE 6

L'ÉCOLOGIE INTERPELLÉE

INTRODUCTION	325
CHAPITRE 21 • LE DÉFI DU DÉVELOPPEMENT DURABLE	326
Les réponses d'une écologie en pleine mutation	328
L'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (MEA)	334
Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes	337
Nouveaux champs, nouvelles disciplines	339
CHAPITRE 22 • PRÉSERVER LA BIOSPHERE	341
La protection des espèces	341
La biologie de la conservation : une science engagée	358
CHAPITRE 23 • L'ÉCOLOGIE INDUSTRIELLE	364
L'émergence d'une nouvelle discipline	364
La symbiose de Kalundborg	365
Caractérisation et principes de l'écologie industrielle	366
CHAPITRE 24 • VERS UNE ÉCOLOGIE DE LA SANTÉ	370
L'histoire naturelle des maladies infectieuses	370
Des liens complexes entre hôtes, pathogènes et vecteurs	375
CHAPITRE 25 • L'ÉCOLOGIE, SCIENCE DU XXI^E SIÈCLE	377
Une écologie renouvelée	377
Une science subversive ?	378
Vers une science citoyenne	380
CONTRÔLEZ VOS ACQUIS	382
BIBLIOGRAPHIE	384
INDEX	388

Avant-propos

Depuis 1983, date de la première édition de cet ouvrage, l'écologie a profondément mûri, ne cessant d'étendre ses champs de réflexion et d'action aux confins de nombreuses autres disciplines : géographie, éthologie, génétique, géologie, mathématiques, médecine, économie, etc. De nouvelles revues scientifiques spécialisées apparaissent et se développent, portées par de nouvelles communautés de chercheurs, de nouvelles sociétés savantes : écologie des paysages, écologie ou biologie de la conservation, économie écologique, écologie industrielle, écologie de la restauration, écologie urbaine, écologie de la santé — sans oublier l'écologie humaine et l'écologie globale dont les racines remontent aux années quarante voire plus loin encore dans le second cas. Une telle effervescence est un signe de vitalité qui confirme l'intuition d'Ernst Mayr, lequel écrivait en 1982 dans son magistral essai « *The growth of biological thought* » :

« Dans un domaine de recherche aussi vaste que la biologie, il y a presque toujours une discipline dominante, qui marque une époque donnée, telle que la systématique au temps de Linné, la physiologie dans les années 1830 à 1850, l'évolution et la phylogénie dans les années 1860 et 1870, la génétique au cours des deux premières décennies du vingtième siècle... la biologie moléculaire depuis les années 1950 et peut-être aujourd'hui l'écologie ».

Parallèlement, avec la montée en puissance des préoccupations environnementales, l'écologie se voit de plus en plus sollicitée autour de débats et d'enjeux de société devenus cruciaux. Après une entrée en scène encore modeste au sommet planétaire de Stockholm, en 1972, qui donne une impulsion à l'écotoxicologie (quoique peu sensible dans notre pays, en dépit des efforts d'un François Ramade) — réponse du monde scientifique aux problèmes posés par les pollutions, notamment chimiques —, l'écologie s'affirme avec plus d'audace à Rio de Janeiro, en 1992, à l'occasion du sommet mondial sur l'environnement et le développement qui promeut la convention sur la diversité biologique et fait du développement durable,

concept écologique s'il en est, une exigence planétaire. Cette nouvelle impulsion, qui voit l'épanouissement de la biologie de la conservation apparue dans les années 1980, culmine en 2000. Cette année-là, Kofi Annan, alors secrétaire Général de l'organisation des Nations-Unies, lance le *Millennium Ecosystem Assessment*, évaluation mondiale de l'état des écosystèmes de la planète, des services qu'ils nous procurent, de leur évolution et des conséquences de celle-ci sur le bien-être humain. Il n'est pas exagéré de dire que l'écologie, une écologie certes profondément transformée, ouverte sur de nombreux autres champs scientifiques, s'affirme comme la science du troisième millénaire, celui où l'exigence écologique de faire du développement durable une réalité interpelle toutes les sciences avec des besoins d'innovation sans précédent.

Avec cette nouvelle édition je n'ai eu qu'à poursuivre les remaniements effectués à l'occasion des quatre rééditions précédentes puisque, dès 1983 j'avais fait le choix de construire ce manuel en partant d'une vision planétaire : de la biosphère aux populations animales, végétales et microbiennes qui la constituent, en passant par les interactions complexes qui animent ce tissu vivant planétaire où l'espèce *Homo sapiens* s'impose de plus en plus comme force majeure d'évolution.

On pouvait faire le choix inverse, partir des organismes vivants, des espèces et de leur écologie, pour élargir progressivement le champ à la planète toute entière — choix généralement adopté par la majorité des manuels. Il m'a semblé préférable, à l'heure de la mondialisation et compte tenu du caractère général, introductif de ce manuel, de lui donner une perspective globale. D'autant qu'il ne s'adresse pas seulement aux étudiants en biologie mais bien à tous les étudiants concernés par les approches écologiques de la planète, qu'ils se rattachent aux sciences de la vie, aux sciences de la terre ou aux sciences de l'homme et de la société : comme la géographie dont elle est profondément complémentaire, l'écologie traverse ces trois grands domaines.

Cet ouvrage, faut-il le dire, doit à beaucoup. D'abord à de nombreuses promotions d'étudiants qui ont contribué directement ou indirectement à l'amélioration progressive des éditions successives. Ensuite à de nombreux collègues : à ceux, connus ou inconnus de moi, dont les travaux publiés m'ont énormément appris et éclairé — tous n'ont pu être cités dans la bibliographie ; à ceux, nombreux, que j'ai eus et ai encore le plaisir de croiser dans ma vie scientifique de chercheur, de directeur de collectifs de recherche — laboratoire, fédération de recherche ou autre — ou de conseiller scientifique dans divers organismes et instances de recherche ; à ceux, enfin, qui m'ont soutenu et aidé dans cette entreprise. Que tous trouvent ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Chapitre 1

Introduction

L'ÉCOLOGIE DANS LE CHAMP DES SCIENCES DE LA NATURE

Définie comme l'étude des relations des organismes avec leur environnement, ou bien comme l'étude des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des organismes, ou encore comme l'étude des écosystèmes, l'écologie couvre un large champ, de la physiologie à la biogéographie. Sous cet angle, c'est une sorte de biologie générale des organismes, une approche naturaliste du monde vivant. Histoire naturelle, l'écologie l'est par ses origines et le reste par ses objectifs. Mais il s'agit aujourd'hui d'une Histoire naturelle profondément renouvelée, structurée par l'intégration et le développement des concepts et méthodes issus de la théorie des systèmes, d'une part, et fécondée par l'assimilation des progrès de la théorie de l'évolution, d'autre part.

Le statut scientifique de l'écologie est aujourd'hui assez bien établi, au-delà des définitions classiques énoncées ci-dessus. Plusieurs ouvrages en retracent l'histoire, en soulignent l'origine plurielle, sans en remettre en cause l'enracinement parmi les sciences de la nature (voir Deléage, 1991). Mais il est néanmoins clair que, plus qu'une autre, elle touche aussi — indirectement — à l'homme et au social.

Je voudrais souligner ici ce que l'on peut considérer comme la *structure épistémologique* de l'écologie moderne.

Comme toute science, l'écologie doit être caractérisée par les techniques et méthodes qu'elle emploie et *par les grands types de mécanismes ou de phénomènes auxquels elle donne accès* (fig. 1). En simplifiant on peut dire que, au-delà du polymorphisme qui fait sa richesse et de sa large ouverture sur d'autres disciplines,

l'écologie moderne se structure autour de deux axes fondamentaux qui s'incarnent l'un dans l'étude de la dynamique et du fonctionnement des populations et des peuplements et l'autre dans celle de la dynamique et du fonctionnement des écosystèmes et des paysages — champs qui se chevauchent d'ailleurs largement.

Dans le cadre du premier champ, celui de l'écologie populationnelle, on s'intéresse à des objets qui sont des populations — animales, végétales ou microbiennes — à leur dynamique et à leurs interactions. Taux de mortalité, taux de fécondité, effectifs par unité de surface ou de volume, régulation dépendante de la densité, structure sociale, structure génétique, traits physiologiques, comportements, relations de compétition ou de prédation, mutualisme — voilà autant de processus ou d'interactions biodémographiques dont l'analyse demande une solide formation spécialisée. Notons au passage que le concept de population, apparemment banal pour l'espèce sociale que nous sommes, nous oblige à un saut épistémologique que les naturalistes n'ont accompli que très tardivement — quand ils l'ont fait !

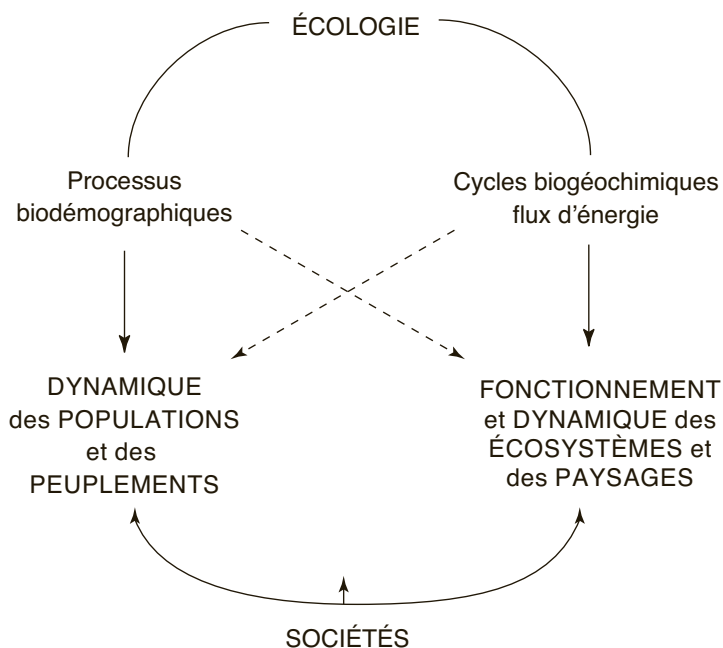


Figure 1 Écologie et sociétés.

L'écologie, en tant que science de la nature, a pour objet, d'une part, l'analyse des processus biodémographiques qui interviennent dans la dynamique des populations et des peuplements et, d'autre part, l'étude des cycles biogéochimiques et des flux d'énergie qui animent écosystèmes et paysages. Parce que les sociétés humaines dépendent de, et affectent ces cycles et processus, l'écologie est appelée à communiquer de plus en plus avec les sciences de l'homme et de la société.

Dans le second champ majeur représenté à droite dans le schéma de la figure 1, celui de l'écologie écosystémique, les objets de recherche, écosystèmes et paysages, ne sont plus exclusivement biologiques. On s'intéresse aux cycles de la matière et aux flux d'énergie qui les structurent : processus et mécanismes de décomposition, de production, de transferts, de recyclage — on parle de cycles *biogéochimiques* car leur moteur est biologique, constitué par les populations évoquées précédemment. C'est bien souligner que nous avons là deux axes de structuration de l'écologie, deux champs de force, mais certainement pas deux écologies étrangères l'une à l'autre.

L'écologie, science de la nature, ai-je souligné en titre. On a beaucoup dit qu'elle avait failli en excluant l'homme de son champ de vision, en se détournant même des espaces qu'il fréquente, des systèmes qu'il gère ou transforme. Il est bien vrai que nombre de naturalistes ont parfois péché en aimant leurs espèces de prédilection davantage que leur prochain. Il est bien vrai que la science écologique a largement privilégié une nature sans hommes (l'homme apportant « l'artificiel » dans une nature que l'écologie voulait « naturelle »).

Comme science appliquée, l'écologie développe et met en œuvre les connaissances théoriques et pratiques à partir desquelles devraient être posés, puis résolus, la plupart des problèmes liés à la sauvegarde, à l'aménagement ou à l'exploitation des écosystèmes et des ressources renouvelables de la biosphère. Elle est donc appelée à jouer, dans les prochaines décennies, un rôle de plus en plus important, tant par sa contribution au développement de la biologie fondamentale que par ses applications, nécessaires à la solution rationnelle des problèmes posés par l'expansion de l'homme dans la biosphère.

À noter qu'il existe une autre façon de définir le statut épistémologique d'une science, en partant des types de questions auxquelles ses démarches de recherche tentent de répondre (Mayr, 1999). En écologie on se pose beaucoup de « pourquoi » ? (voir encart 1).

Encart 1

Les pourquoi en écologie

Ainsi que le suggère Ernst Mayr dans sa magnifique synthèse « *This is Biology. The Science of the living World* » (1999) la meilleure logique de classification des disciplines biologiques est de partir des types de questions auxquelles les démarches de recherche tentent de répondre.

On peut distinguer trois types de questions, selon que l'on veut répondre à un « Quoi ? », à un « Comment ? » ou à un « Pourquoi ? ». Les « Quoi ? » visent à établir des faits : qu'est-ce que c'est ? L'approche descriptive que cela suppose est à la base de toute la biologie et probablement de toute science. On ne peut donc s'appuyer dessus pour identifier telle ou telle branche de la biologie. Reste le recours aux « Comment ? » et aux « Pourquoi ? ».

En biologie fonctionnelle, c'est-à-dire dans toutes les composantes de la physiologie, depuis le niveau moléculaire jusqu'à celui de l'organe ou de l'organisme, les

problématiques de recherche s'organisent autour du « comment ? » : comment telle protéine accomplit-elle la fonction qu'on lui attribue ? Par quelles voies le foie assure-t-il ses différentes fonctions ?

Ce type de questions, relatif au « ici et maintenant », est assimilé à l'étude des *causes immédiates*. Les recherches qui s'en inspirent touchent à l'analyse de *processus*.

Les questions du pourquoi sont d'une toute autre nature : elles concernent les *facteurs historiques et évolutifs* qui permettent de rendre compte de toutes les caractéristiques des êtres vivants.

Pourquoi les oiseaux-mouches sont-ils confinés au Nouveau Monde ? Pourquoi les animaux inféodés aux milieux désertiques sont-ils généralement homochromes avec leur substrat ? Pourquoi les oiseaux insectivores tempérés migrent-ils à l'automne vers des pays tropicaux ou subtropicaux ? Pourquoi les mammifères herbivores des savanes d'Afrique vivent-ils en harde ? De telles questions, habituellement ciblées sur ce que l'on pense être des adaptations, touchent à la recherche des *causes ultimes*. Elles ont acquis un statut scientifique dans le cadre de la théorie de l'évolution par sélection naturelle.

Toute la biologie cellulaire et l'essentiel de la biologie moléculaire de la physiologie et de la biologie du développement correspondent bien à la recherche des causes immédiates.

La biologie évolutive, la génétique des populations, la systématique, l'éthologie et l'écologie sont davantage fascinées par l'identification des *causes ultimes*, c'est-à-dire du pourquoi historique et évolutif.

Dans cette perspective l'écologie apparaît double, avec un « champ populationnel » qui répond bien à cette définition et un champ « écosystémique » dominé par la recherche des causes immédiates, l'identification des processus et mécanismes de fonctionnement — plus proche de la physiologie, mais une physiologie appliquée à des ensembles non exclusivement biologiques.

LA NOTION DE SYSTÈME ÉCOLOGIQUE

L'objet immédiatement donné ou accessible au naturaliste est un *individu*. Les individus, que l'on perçoit d'abord comme isolés dans la nature, n'ont de sens, pour l'écologue, qu'au travers du *système de relations* qui les lient, d'une part à d'autres individus, et d'autre part à leur environnement physico-chimique (fig. 2).

L'unité fondamentale, la pièce élémentaire de ces systèmes écologiques est la *population*, ensemble des individus de même espèce coexistant dans le milieu considéré (en première approximation).

La délimitation concrète des systèmes écologiques dépend de l'objectif de l'étude et de l'état des connaissances dans le domaine. On peut, par exemple, s'intéresser à la dynamique d'une population particulière et définir alors le système à étudier par le réseau des relations, directes ou indirectes, que celle-ci présente avec les autres composantes, biotiques et abiotiques, de son environnement. Dans l'exemple schématique de la figure 2 ces dernières ont été regroupées en quelques grands compartiments fondamentaux selon le type d'interaction qu'elles ont avec la population « centrale » : prédateurs, proies, compétiteurs. Dans d'autres cas, un lac par

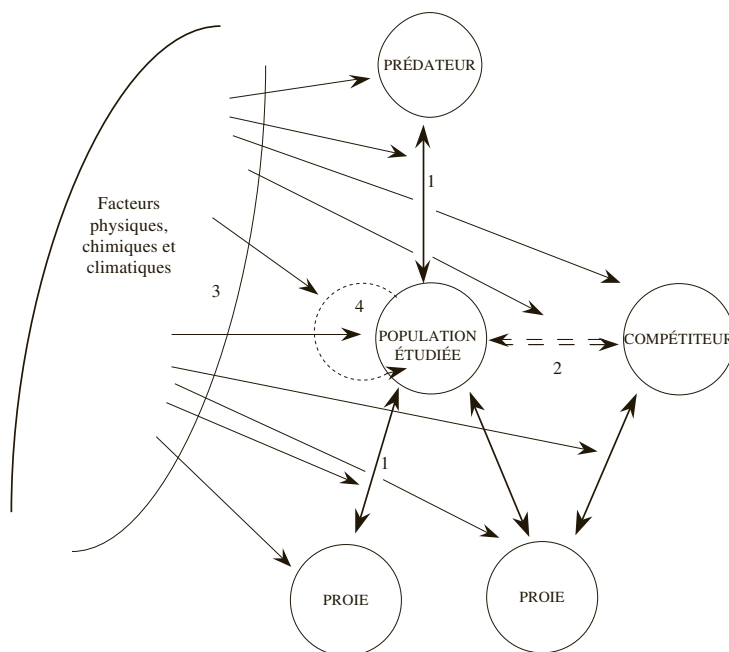


Figure 2 Représentation schématique d'un système écologique.

Les populations naturelles ne sont jamais isolées : elles peuvent présenter entre elles des interactions diverses — de prédation (1), de compétition (2), de coopération (non figurées) — et sont soumises aux facteurs physico-chimiques du milieu (3).

exemple, le système doit inclure l'ensemble des populations en présence, regroupées là aussi en compartiments définis selon une base fonctionnelle : il s'agit d'un véritable écosystème. En pratique, une telle représentation de la structure de l'écosystème peut négliger, dans un premier temps au moins, les facteurs et processus jugés d'importance secondaire par rapport au problème étudié (qualité de l'eau, productivité en poissons, etc.).

L'écologiste est rarement en présence de phénomènes linéaires simples du type « une cause, un effet ». Cela peut se produire au laboratoire, en conditions constantes fixées par l'expérimentateur et à l'échelle de l'individu. On peut ainsi analyser l'action de la température sur la croissance pondérale d'individus « expérimentaux » ou étudier les effets d'un insecticide sur leur survie ou leur reproduction. En écologie, il s'agit là, toutefois, de situations limites. La dynamique de la plupart, sinon de la totalité des systèmes écologiques, qui met en jeu de multiples relations, avec une interdépendance complexe de nombreux facteurs appartenant éventuellement à des niveaux d'organisation différents, échappe évidemment à l'analyse monofactorielle décrite ci-dessus et requiert une approche systémique. La simulation de modèles sur ordinateurs apparaît de plus en plus ici comme un outil fondamental de recherche.

DYNAMIQUE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES ET ÉVOLUTION

Les systèmes écologiques ne sont pas des structures immuables. Ils peuvent changer au cours du temps, se transformer ou disparaître. Cet aspect de la dynamique des systèmes écologiques, bien connu des naturalistes depuis très longtemps, sera développé tout au long de cet ouvrage. Mais il convient dès maintenant de mettre l'accent sur une composante moins évidente et néanmoins essentielle de cette dynamique, je veux parler de sa dimension évolutionniste.

Les populations qui constituent la trame biologique des écosystèmes ne sont pas en effet des entités figées, variables seulement dans leurs effectifs ou leurs structures démographiques. Reflets d'une longue histoire, dont leur pool génétique garde la trace, les populations naturelles restent exposées à des pressions sélectives multiples et sont donc soumises à l'Évolution. L'écologiste peut ainsi avoir à connaître de la génétique des populations, de même que les spécialistes de cette discipline doivent se préoccuper de la dynamique des systèmes écologiques où se développent les populations qu'ils étudient. La variabilité génétique des populations naturelles apparaît ainsi comme une propriété fondamentale des systèmes écologiques. Celle-ci doit être prise en compte tant sur le plan des considérations théoriques que sur celui des applications, qu'il s'agisse de conservation, de gestion ou d'exploitation de populations ou d'écosystèmes.

DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES ET ÉQUILIBRE DE LA BIOSPHERE

Parmi toutes les espèces apparues à la surface du globe l'une occupe aujourd'hui une position tout à fait particulière, centrale pourrait-on dire : l'espèce humaine. De fait, par suite de son succès démographique et économique et en raison de ses compétences, elle se trouve confrontée à une responsabilité sans précédent dans l'histoire : gérer la planète Terre, et particulièrement la biosphère dont les équilibres apparaissent menacés. Tel est pour l'homme le grand défi du xxi^{e} siècle. Certes, avec l'agriculture, la sylviculture, la chasse, la pêche ou l'élevage, l'homme fait cela depuis longtemps. Mais il l'a fait jusque-là à une échelle locale, régionale tandis qu'il s'agit aujourd'hui de passer à l'échelle planétaire. De fait, les changements qui se profilent, climatiques et autres (pollutions, déforestations, déprise rurale), liés à l'explosion démographique et économique de notre population, affectent la biosphère dans son ensemble.

Si l'on veut comprendre cette dynamique complexe il est nécessaire de prendre en compte deux grands types de processus qui en constituent la trame :

- 1) les processus biodémographiques, qui s'expriment, à travers des fluctuations de nombres d'individus au sein des populations animales ou végétales, par des flux d'espèces (extinction, colonisation, spéciation) ;

- 2) les processus biogéochimiques, qui se traduisent par des cycles d'éléments chimiques (libération ou fixation de gaz, décomposition de la matière organique) et des flux d'énergie.

Ainsi, la dynamique des écosystèmes — pièces élémentaires de la biosphère — apparaît étroitement liée à la dynamique des espèces. Cette approche renouvelle ce qui est devenu aujourd'hui une véritable science, la biologie de la conservation et se traduit par la nécessité d'analyser la diversité biologique à travers ses deux composantes, richesse spécifique et variabilité génétique en relation avec la dynamique des systèmes plurispécifiques qui l'organisent (compétition, prédation, parasitisme, « catastrophes »...).

On connaît assez bien la plupart des processus élémentaires évoqués ci-dessus. Le problème est de comprendre comment ils opèrent à l'échelle de systèmes écologiques hétérogènes dans l'espace, variables dans le temps et hiérarchisés, du microsite à la parcelle, de l'écosystème à la biosphère. Les difficultés sont énormes, car ces processus, plus ou moins interdépendants, peuvent se dérouler à des échelles de temps et d'espace très différentes. Le défi qui nous est posé est donc de développer des approches intégrées qui permettent de modéliser la dynamique d'ensemble avec un bon degré de prévisibilité.

ÉCOLOGIE, ENVIRONNEMENT ET SOCIÉTÉ

Ainsi, nous avons quitté progressivement le cadre de la biologie pour nous plonger dans un univers beaucoup plus interdisciplinaire. D'abord focalisée sur des populations et leurs interactions, l'approche s'élargit à la dynamique de systèmes écologiques complets où le contexte géologique, chimique et climatique devient déterminant. En outre, si une espèce s'impose ici, c'est l'espèce humaine. On parle souvent d'envahisseurs à propos d'espèces introduites, telle la caulerpe en Méditerranée, le lapin en Australie, qui viennent perturber les milieux auxquels l'homme est habitué. Mais le plus bel exemple d'envahisseur, celui qui a le mieux réussi, qui a colonisé toute la planète, qui est en train de la transformer, qui affecte la distribution et l'abondance des autres espèces, qui a largement modifié certaines d'entre elles, bref qui a imprimé sa marque sur l'ensemble de la biosphère, c'est l'espèce humaine. Ainsi, par son succès écologique, relayé par une expansion technologique et industrielle qui multiplie ses impacts, l'homme est en train de faire de la biosphère un véritable système en tant que tel. Il y a trois siècles encore, le concept de biosphère pouvait apparaître inutile d'un point de vue scientifique. Il s'est imposé aujourd'hui comme un concept opérationnel parce que l'homme a donné à « sa » planète une véritable *continuité écologique*. L'une des critiques que l'on peut faire à l'écologie scientifique est d'avoir sous-estimé cette vision large, d'avoir mis l'homme à l'écart. Pour être rigoureuse, elle a évidemment été réductionniste ; pour faire de l'expérimental et du quantitatif, elle a restreint son champ à la fois temporel et spatial d'analyse ; elle a défini et *isolé* des écosystèmes, plus ou moins arbitrairement, donnant lieu à des travaux réalisés ici sur un hectare, là sur un mètre carré, de

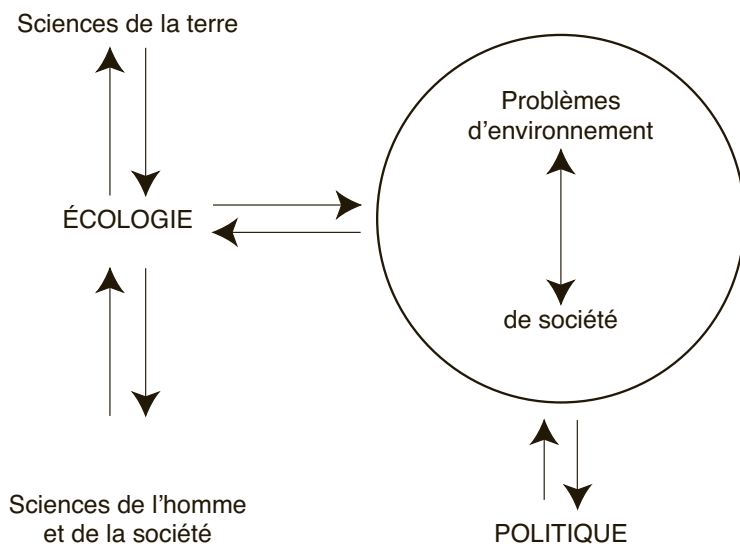


Figure 3 La rencontre entre écologie scientifique et politique.

Elle se fait à l'occasion de problèmes d'environnement, autour de questions de société. Mais sur ce terrain, l'écologie n'est pas mobilisée seule : elle est aussi confrontée aux sciences de l'homme et de la société et doit s'appuyer sur des compétences apportées par les sciences de la terre (d'après Barbault, 1996).

façon à permettre de mesurer précisément tel ou tel processus, la compétition entre espèces, le flux d'azote, la décomposition de la litière, etc. Évidemment, cela a conduit à perdre de vue une structuration et un fonctionnement à plus large échelle, à la fois de temps et d'espace, qui est celle où toute cette dynamique du vivant s'est mise en place et continue à fonctionner depuis l'apparition de la vie (Brown, 1995). De ce point de vue, dans sa composante « fonctionnement des écosystèmes », l'écologie moderne apparaît encore un peu faible. Mais c'est en même temps la plus intéressante par rapport aux défis qui sont posés aux sociétés humaines. L'écologie est ici confrontée à ce que l'on appelle des problèmes d'environnement. On change complètement de cadre. De fait, ces problèmes d'environnement, que l'on songe aux changements climatiques, à la pollution, à l'érosion de la biodiversité, sont clairement des *problèmes de sociétés*, liés au fonctionnement et au développement de ces dernières. Nous pénétrons là dans un univers de problèmes où se mêlent beaucoup d'autres choses que les simples variations de la structure physique et chimique du milieu ou la distribution des espèces : on touche au politique, au sens noble du mot, de gestion des affaires de la cité. Dans la mesure où l'écologie s'est construite au sein des sciences de la nature, même si son émergence a été suscitée par des interrogations liées à des problèmes d'environnement (Deléage, 1991), elle n'est qu'une des composantes des sciences de l'environnement.

Dans sa phase moderne, l'écologie a en effet oublié l'homme — et peut-être fut-ce finalement plus favorable pour sa reconnaissance en tant que discipline scientifique. Pour aborder les problèmes d'environnement, il est plus sain de savoir qu'elle s'enracine dans une tradition « sciences de la nature », et non dans une culture « sciences de l'homme », et qu'elle a donc des échanges à avoir, qu'elle essaie d'avoir, avec d'autres spécialités, tant du côté des sciences de l'homme, que des sciences de la terre (fig. 3). Il est clair que l'écologie, quand elle s'intéresse à la dynamique des écosystèmes et des paysages, n'est pas une spécialité de la biologie : c'est une spécialité qui couvre l'ensemble des sciences de la nature et qui touche aux sciences de la société. C'est là un statut difficile à « vivre » pour l'écologue, parce qu'une forte pression s'exerce sur lui à propos de problèmes d'environnement : il faut les résoudre dans l'urgence, répondre dans l'instant. Expliquer qu'il faut mesurer ceci et cela, qu'il y faut dix ou vingt ans, est mal accepté. Souligner qu'il faudrait peut-être préciser auparavant quels sont les objectifs politiques visés, poser les enjeux de société sous-jacents, n'est pas de nature à améliorer le dialogue ! Pour l'écologue ainsi interpellé comme expert, paralysé entre les limites de son savoir et l'urgence des décisions, on ne peut que recommander la lecture de Roqueplo (1993, 1997). De fait, comme l'a écrit cet auteur : « *D'une certaine façon, l'artificialisation de la Nature par les techniques a produit une Technonature dont la société doit désormais assurer la maintenance, et c'est là une situation nouvelle.* »