

# **BIOLOGIE FONDAMENTALE II (2006-2007)**

## **ECOLOGIE**

**Prof. J.-B. Lachavanne**

### **1. Introduction à l'écologie**

**1.1 Historique de la connaissance des milieux naturels**

**1.2 Définition, panorama et subdivisions de l'écologie**

### **2. La biosphère :**

**a. Définition**

**b. Structure**

### **3. L'écosystème :**

**a. Définition**

**b. Structure**

**c. Evolution (successions écologiques)**

**d. Pollution et dégradation**

# COURS D'ÉCOLOGIE

Prof. Jean-Bernard Lachavanne

## I. INTRODUCTION

### 1.1 HISTORIQUE DE LA CONNAISSANCE DES MILIEUX NATURELS

#### 1.1.1. Evolution des rapports entre les humains et la nature

Plusieurs grandes étapes ont ponctué les relations entre l'homme et les milieux naturels depuis son apparition sur terre (Molinier et Vigne 1971). Depuis l'homme du paléolithique jusqu'à l'homo economicus, ces relations se sont profondément modifiées.

Pour les premiers hommes, deux impératifs vitaux dictaient leur attitude vis-à-vis de la nature: se nourrir et se protéger.

Pour répondre à ces exigences, à l'aube de son histoire, l'homme appliquait sa sagacité à la découverte des relations de cause à effet dans son environnement: mieux comprendre pour exploiter plus efficacement les ressources dont il avait besoin.

Puis peu à peu, il a cherché à lutter contre les incertitudes du hasard, il améliore le rendement de ses pratiques de cueillette, de chasse, de pêche par l'observation du comportement habituel des êtres vivants qui l'entourent.

Par la suite et jusqu'à l'aube de l'ère industrielle, l'essor de la culture et de l'élevage ont développé en lui des aptitudes expérimentales rudimentaires mais qui deviennent de plus en plus efficaces. C'est la révolution néolithique qui définit le point de départ de l'agriculture et de l'élevage. Elle marque le moment où l'homme s'assure vis-à-vis du milieu naturel une première forme de contrôle .

Jusqu'à l'ère industrielle, véritable révolution inaugurée en Angleterre au XVIII<sup>ème</sup> siècle, l'homme "subissait" la nature et les technologies qu'il développa par la suite avaient en grande partie pour but de se libérer de plus en plus des contraintes imposées par la nature.

Depuis l'avènement de l'ère industrielle, les progrès réalisés dans la technologie ont peu à peu donné l'impression à l'homme qu'il était capable, par son intelligence, de maîtriser la plupart des problèmes en relation avec la nature, à l'exception des fléaux naturels qui restent hors de portée (tremblements de terre, volcans, cyclones, raz de marée...)

Le résultat de cette évolution est une séparation de plus en plus importante de l'homme et de la nature, l'homme n'étant plus dans la nature mais se plaçant hors d'elle et cherchant à la maîtriser, en tout puissant.

Cette évolution a eu deux conséquences principales (Molinier et Vigne 1971):

- L'homme ne respecte pas ou mal les lois fondamentales de la nature. Après avoir eu un impact essentiellement local et souvent limité dans le temps, il est capable aujourd'hui d'avoir une influence à l'échelle de la planète (perturbation des cycles biogéochimiques, changement climatique, érosion de la diversité biologique, etc.)
- L'homme a perdu les instincts les plus élémentaires de l'animal en liberté, ce qui lui confère un statut d'étranger dans un monde qu'il est censé dominer.

Il s'est ainsi produit une sorte de divorce grandissant entre l'Homme et la Nature, et malgré de maladroites tentatives de retrouvailles, tout dénote, surtout chez le citadin, une rupture profonde avec la Nature.

Si l'on regarde du côté des scientifiques, ils ne sont parvenus à une véritable conscience écologique que depuis quelques décennies seulement.

### **1.1.2 Progression historique de l'étude des milieux naturels**

L'analyse de la progression historique de l'étude des milieux naturels permet de comprendre comment et pourquoi l'écologie est apparue relativement tard comparativement aux autres sciences.

Dans l'approche des milieux naturels, deux tendances se sont manifestées au cours de l'histoire :

- le passage du simple au complexe
- le relais de l'étude statique par l'étude dynamique

Ces tendances ressortent bien de l'analyse de l'évolution des disciplines scientifiques.

On constate ainsi dans un premier temps le développement de disciplines monographiques, qui s'attachent à l'étude des structures non-vivantes et vivantes des milieux puis celui de disciplines sociologiques (sensu lato), qui cherchent à comprendre le fonctionnement des milieux.

#### **Disciplines monographiques**

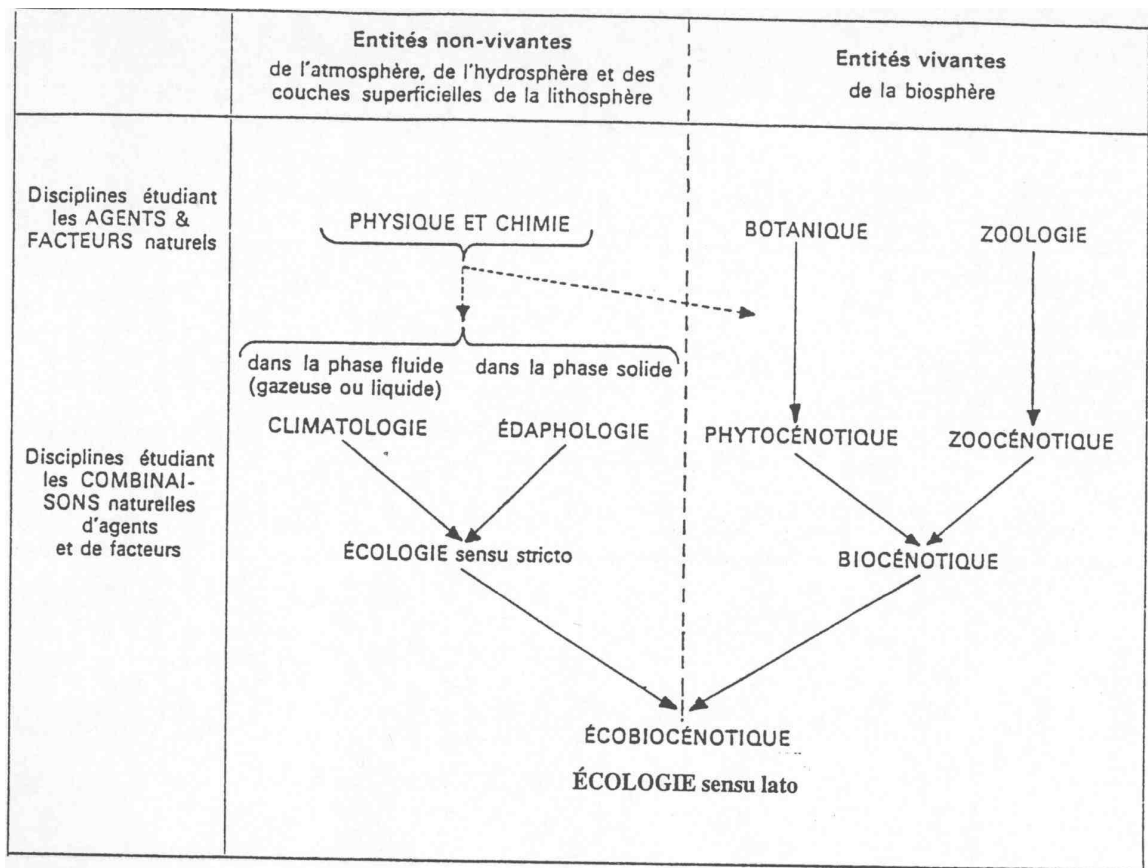
##### ***a) Disciplines étudiant les composants non vivants***

- **La physique** : science qui a pour objet l'étude des propriétés des corps et des lois qui tendent à modifier leur état ou leur mouvement sans modifier leur nature. En d'autres termes, science qui étudie les propriétés générales de la matière. La physique a pris son essor au XVII<sup>ème</sup> siècle et plus tard avec les travaux de Planck (1900) sur la théorie des quanta.
- **La chimie** : science qui étudie la constitution atomique et moléculaire des corps ainsi que leurs interactions. La chimie a pris son essor un peu plus tard au XVIII<sup>ème</sup> siècle avec les travaux notamment de Lavoisier (1743-1794), Dalton (1766-1844), Mendeleïev (1834-1907) avec sa classification périodique des éléments.

**b) Disciplines étudiant les composants vivants**

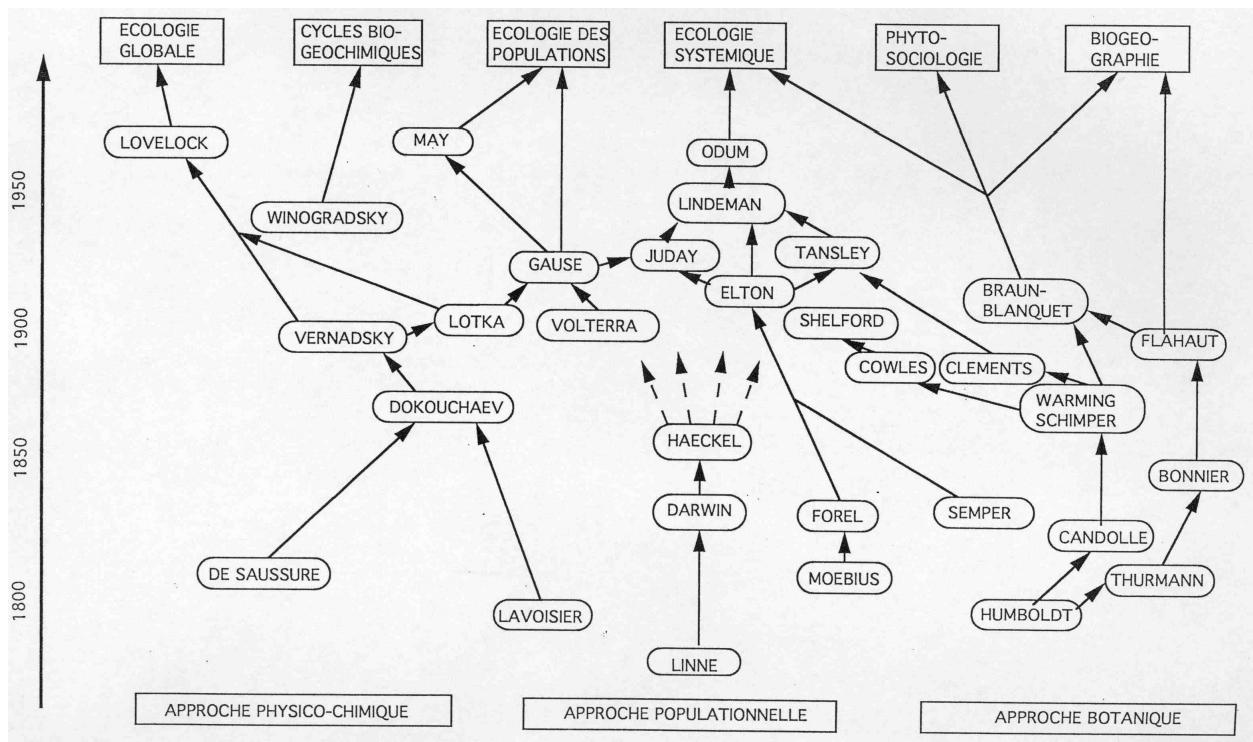
- **La botanique** : science qui étudie les végétaux.
- **La zoologie** : science qui étudie les animaux.

La botanique et la zoologie ont fait l'objet de travaux remontant à la plus haute antiquité. Rappelons par exemple les travaux d'Aristote IV<sup>e</sup> s. av. J.-C. avec l'Histoire des animaux. Il y a de nombreux autres travaux qui pourraient être cités. Toutefois, il faut bien reconnaître que ce n'est qu'avec Linné (1707-1778) que la botanique et la zoologie sont sorties de la confusion, Linné qui a créé pour le nom des espèces la nomenclature latine binaire, encore universellement admise aujourd'hui. Un langage commun pour les scientifiques du monde entier qui communiquent ainsi plus facilement.



**FIG. 1. Progression historique de l'étude des milieux naturels. Passage du simple au complexe (Molinier et Vigne, 1971)**

Tous ces travaux concernent les êtres pluricellulaires et c'est seulement dans la deuxième moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle, avec les travaux de Sédillot et Pasteur, que les microbes ont tout d'abord été découverts puis ensuite reconnus en tant qu'agents de fermentation et de nombreuses maladies, ce qui a donné naissance à la microbiologie. Depuis lors, on a mis en évidence le rôle multiple joué par ces organismes, leur responsabilité dans diverses symbioses, dans l'évolution des sols, dans l'auto-épuration naturelle des eaux, dans le déroulement des grands cycles chimiques de la biosphère, etc.



**FIG. 2. Le développement historique de l'Écologie (D'après Deléage (1991), simplifié et modifié par Gobat (1999)).**

Constatation: c'est finalement à une date relativement récente qu'ont été réunis les matériaux aptes à former la base, le socle des disciplines dites "sociologiques" dont l'objet principal est l'étude des relations, des processus, des mécanismes.

### 1) Disciplines sociologiques

- **La climatologie** (du latin clima = inclinaison) : science qui étudie l'ensemble des conditions physiques et chimiques moyennes (statistiquement définies dans le temps) réunies au niveau des milieux fluides (atmosphère surtout). Elle repose sur la documentation accumulée par la Météorologie (du grec meteoron = météore) qui note les conditions instantanées au sein des mêmes milieux.
- **La géologie** : science qui étudie les matériaux qui constituent le globe terrestre et les transformations actuelles et passées subies par la Terre. Elle fait partie aujourd'hui des sciences de la terre qui ont pour objet l'étude de l'origine, de la nature et de l'évolution du globe terrestre et qui comprennent aussi la **géochimie** (étude de la répartition des éléments chimiques dans les roches et dans les minéraux, de leur nature, de leur origine et de leur comportement au cours des phénomènes géologiques) et la **géophysique** (étude par les moyens de la physique, de la structure d'ensemble du globe terrestre et des mouvements qui l'affectent).
- **L'édaphologie** : (du grec edaphos = sol) science qui étudie l'ensemble des conditions physiques et chimiques du sol. Elle s'appuie sur la **pédologie** (étude des sols meubles), la **sédimentologie** (étude de la nature et du mode de dépôt des sédiments et des roches) et la **péetrographie** (branche de la pétrologie qui a pour objet la description et la systématique des roches).

- **La biologie** : science qui étudie la forme, le fonctionnement, la reproduction et la diversité des êtres vivants actuels ou fossiles ainsi que les relations qu'ils établissent entre eux et avec leur environnement.

Dans la plupart des disciplines monographiques ou sociologiques citées, existent des sections de discipline "statiques", plutôt descriptives et des sections de disciplines "dynamiques", cherchant à expliquer les mécanismes.

### 1) Disciplines descriptive « statiques » :

L'étude statique représente une sorte d'instantané dans les investigations; elle est essentiellement descriptive.

- **L'anatomie** : science qui consiste à décrire l'agencement des diverses parties constitutives d'un tout complexe. Il s'agit d'en dresser l'inventaire, de donner un portrait fidèle (qualitatif et quantitatif) de chacune d'elles, de les situer correctement dans l'espace les unes par rapport aux autres.
- **La systématique** : science qui établit les bases pour l'identification, l'appellation et le classement des organismes végétaux et animaux
- **La biogéographie** : science qui a pour objet l'étude de la répartition des êtres vivants à la surface du Globe et la mise en évidence des causes qui régissent cette répartition. En raison de l'ampleur et de la diversité des phénomènes qu'elle doit aborder pour atteindre ce but, à la fois descriptif et explicatif, cette science fait appel non seulement à la géographie mais encore à des disciplines variées comme la botanique, la zoologie, la pédologie ou la climatologie. Il s'agit de la première science de synthèse, qui joua un rôle de premier plan dans la naissance et le développement de l'écologie.

### 2) Disciplines « dynamiques »

Les disciplines dynamiques franchissent une étape nouvelle en cherchant à démontrer le mécanisme des transformations qui s'opèrent dans la nature et à mettre en lumière les éléments de causalité.

- **La physiologie** : science qui étudie la dynamique interne permanente des entités naturelles et de leurs diverses fractions. Cette dynamique consiste en échanges de matière et d'énergie, d'une part, en transformations, d'autre part. La physiologie d'une entité naturelle suppose toujours une connaissance détaillée de son anatomie.
- **L'ontogénie** : science qui étudie les phénomènes dynamiques à relativement longue échéance qui président à l'édification de diverses entités naturelles, communautés ou leurs composantes, considéré en tant qu'individus. Exemple : l'étude du développement d'un individu depuis l'œuf fécondé jusqu'à l'âge adulte.
- **La phylogénie** : science qui étudie les phénomènes dynamiques à très longue échéance qui permettent l'édification des diverses entités naturelles, communautés ou leurs composantes, considérées en tant qu'espèce et qui aboutissent par conséquent à des formes nouvelles. Cette science cherche à comprendre la formation et l'enchaînement des lignées végétales et animales (science en rapport avec la naissance des théories évolutionnistes: étude de l'arbre de vie).

## 1.2. L'ÉCOLOGIE

### 1.2.1. Définitions

Pour le profane, qu'il soit simple citoyen, technocrate "décideur" ou homme politique, l'Écologie a été pendant longtemps et est encore souvent perçue comme une espèce de philosophie, voire comme une simple façon de vivre plus proche de la nature. Dans le meilleur des cas, elle est considérée comme une science très récente "pauvre en lois", dont l'émergence remonterait à la fin des années 60 (Ramade 1987).

Il paraît donc impératif, dans l'introduction de ce cours, de rappeler que l'Écologie constitue une discipline biologique fort ancienne dont les débuts remontent à l'aube de l'ère scientifique contemporaine. En réalité, les premiers concepts écologiques furent énoncés depuis deux siècles (XVIII<sup>e</sup> - XIX<sup>e</sup> siècles) par des savants comme Lamarck, puis Von Humbolt.

Dans la 2<sup>e</sup> moitié du XIX<sup>e</sup> siècle et au cours des premières décennies du XX<sup>e</sup> siècle, furent entreprises de nombreuses recherches écologiques qui permirent d'établir tout un ensemble de notions fondamentales propres à cette discipline.

Rappelons pour mémoire, que la plus ancienne société savante concernée par l'Écologie, la British Ecological Society remonte à près d'un siècle (fondée en avril 1913).

Écologie vient de deux mots grecs *oïkos* qui veut dire "habitat", "maison" et *logos*, qui signifie "discours". L'écologie est donc littéralement, la "**science de l'habitat**".

La première définition a été donnée par un biologiste allemand Ernst Haeckel - en 1866 pour qui :

"Unter Oekologie verstehen wir die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle " Existenz-Bedingungen" rechnen können".

Il s'agit pour Haeckel de l'étude des conditions d'existence des êtres vivants et de leurs relations avec le milieu, ce que nous appelons aujourd'hui l'autécologie. En 1870, Haeckel a précisé la définition de l'écologie qu'il considère comme « l'étude des relations des animaux avec le milieu organique et inorganique, et en particulier les relations amicales et inamicales entre les animaux et les végétaux », relations complexes correspondant à ce que Darwin a appelé le « combat pour l'existence ».

Signifiant étymologiquement étude de l'habitat des êtres vivants, le mot écologie a fait l'objet de nombreuses conceptions depuis la première définition proposée par Haeckel :

- Pour Elton (1927), l'écologie est « *l'histoire naturelle scientifique* ».
- Pour Andrewartha (1961), l'écologie est : « *l'étude scientifique de la répartition et de l'abondance des organismes* ». Ce que l'on appelle aujourd'hui l'écologie des populations.

- Pour Odum (1976), l'écologie est « *l'étude de la structure et du fonctionnement de la nature* ». Il s'agit d'une approche de type systémique qui étudie les cycles de la matière et les flux d'énergie.
- Pour Krebs (1978), l'écologie est « *l'étude scientifique des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des organismes* ».
- Pour Duvigneaud (1980), l'écologie est « *la science des systèmes biologiques fonctionnels complexes* ». Elle comporte aussi l'étude des rapports des êtres vivants entre eux.

Ces diverses définitions traduisent en fait les différents niveaux d'approche possibles en écologie selon que l'on s'intéresse à l'individu, à la population, à la biocénose ou à l'écosystème.

Nous retiendrons pour notre part la définition proposée par Dajoz (1983) pour qui :

***" L'écologie est la science qui étudie les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toutes sortes qui existent entre ces êtres vivants d'une part, entre ces êtres vivants et le milieu d'autre part "***

Par sa définition originale, l'écologie est une science visant à une compréhension générale, intégrée, "totale" des relations de tout organisme ou groupe d'organismes avec l'ensemble des éléments environnants.

L'écologie se fonde sur la connaissance de :

- La biologie des organismes et de leur comportement dans le milieu naturel pour les animaux (éthologie) ;
- Leurs interrelations au sein des communautés (intra et interspécifique) ;
- Leurs conditions d'environnement (atmosphère, eau, sol) étudiées par des sciences spécialisées (physique, chimie, climatologie, hydrologie, pédologie, etc.).

L'écologie étudiera autant les éléments environnants que les organismes de telle sorte que ses démarches et ses résultats s'appliquent à des relations ayant prévalu et prévalant dans l'édification de ces rapports. Une telle approche ne peut se faire que par une synthèse cohérente des éléments étudiés.

Ainsi définie, on se rend compte que l'écologie est une science biologique très vaste dont il est parfois difficile de cerner les limites.

A noter que l'écologie, science pluridisciplinaire est pratiquée par l'écologue (approche scientifique). On réserve le terme "écologistes" pour désigner les militants de la préservation de l'environnement.

**Synonymes d'écologie :**



- **La bionomie** : partie de la biologie qui a pour objet l'étude des rapports des êtres vivants avec leur milieu et entre eux. Est devenue science des lois de la vie.
- **La mésologie** : science qui étudie les milieux (Bertillon 1860).

Le mot « Ecologie » souffre de ce que l'on pourrait qualifier de « pollution sémantique ». Il faut faire la distinction entre :

- **L'écologisme (Simonnet 1979)** : désigne un mouvement philosophico-politique développant des thèses publiques a-scientifiques, axées sur le respect de la nature, parfois inspirées de l'écologie, mais également étrangères à celle-ci (approche idéologique). Les partisans ou militants de l'écologisme sont les écologistes.
- **L'environique (Bouché 1980)** : également dénommée génie écologique ou éco-technologie, est l'ensemble technique mis en oeuvre pour surveiller, gérer, entretenir, voir améliorer l'environnement naturel ou modifié par l'homme (approche technique). L'environique est pratiquée par les environiciens.

Certains auteurs réservent le mot « milieu » pour désigner les conditions physico-chimiques et biotiques environnantes d'un individu ou d'un groupe d'individus et utilisent le terme « environnement » pour sa perception anthropocentrique.

### 1.2.2. Champ de l'écologie

L'écologie fait partie de la famille des sciences biologiques de base mais elle y occupe une place originale.

Alors que les autres sciences biologiques situent leur domaine depuis le niveau moléculaire jusqu'à celui de l'organisme tout entier mais pour lui-même, l'objet principal des études écologiques se place au niveau des organismes ou groupes d'organismes (populations, espèces, communautés) mais dans leur relation avec les conditions de milieu (abiotiques et biotiques).

Il est évident que les concepts et les résultats des autres sciences biologiques et même des sciences non biologiques comme la physique et la chimie sont utilisés en écologie lorsqu'ils sont nécessaires. Cette constatation ne doit pas empêcher de considérer l'écologie comme une science indépendante car elle possède des méthodes et des concepts qui lui sont propres et elle apporte des données originales indépendantes de celles des autres sciences. Ses objets d'étude sont situés à d'autres niveaux d'intégration de la matière vivante.

Ainsi, toute démarche écologique intègre-t-elle des données pluridisciplinaires pour atteindre la compréhension des relations complexes qui existent entre les êtres vivants d'une part, entre les êtres vivants et leur milieu d'autre part.

L'écologie couvre donc un champ très large qui va de la physiologie à la biogéographie (Barbault 1992). « Elle 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 une partie de ses objectifs. Mais il s'agit aujourd'hui d'une histoire naturelle profondément renouvelée par l'intégration des concepts et méthodes de la théorie générale des systèmes et par l'assimilation de la théorie de l'évolution ».

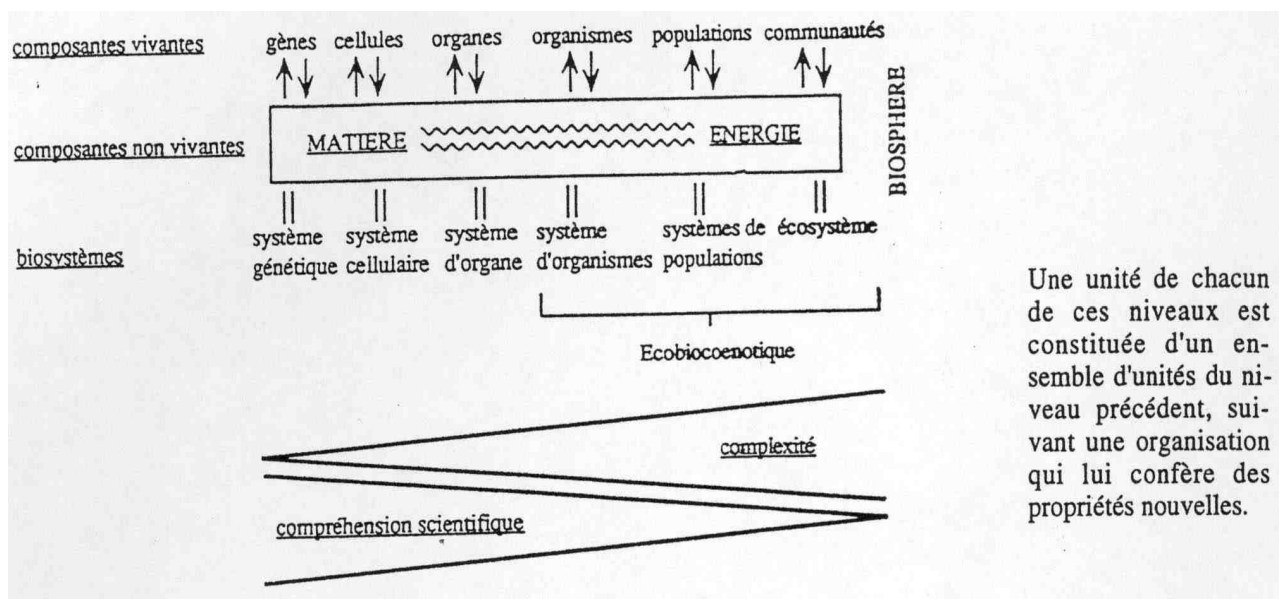
En plaçant les organismes vivants et leurs communautés au centre de ses préoccupations, l'écologue retient de ces milieux les caractères qui influencent et

contrôlent les conditions d'existence des organismes, des populations et des communautés (composition spécifique, diversité).

L'écologie se place à des niveaux d'organisation supérieurs : il étudie les organismes, les populations, les biocénoses, les écosystèmes et même la biosphère dans sa totalité.

Dans le domaine des sciences biologiques, l'attention des chercheurs peut se porter sur niveaux d'organisation très variables.

**La meilleure façon de délimiter le champ de l'écologie est de considérer le concept de niveaux d'organisation ou d'intégration de la matière vivante qui définit des entités de grandeur et de complexité croissante.**



Une unité de chacun de ces niveaux est constituée d'un ensemble d'unités du niveau précédent, suivant une organisation qui lui confère des propriétés nouvelles.

FIG. 3. Niveaux d'organisation de la matière vivante (Odum, 1976)

### Principaux niveaux d'intégration des matériaux biologiques

**0. Eléments minéraux, énergie et matériaux biologiques** (acides nucléiques, protéines, lipides, pigments assimilateurs, transmetteurs d'énergie, etc.) s'intègrent dans la nature en un certain nombre de niveaux d'organisation de plus en plus complexe: cellule -> individu -> population -> communauté. L'étude des macromolécules est du domaine de la biologie moléculaire.

**1. La cellule** est la plus petite unité biologique fonctionnelle. Elle se compose d'un territoire protoplasmique, limité par une membrane plasmique (lipoides et protéines), doublée, chez les végétaux, d'une membrane pecto-cellulosique. Le protoplasme est constitué d'une solution colloïdale de protéines très structurées (cytoplasme), au sein de laquelle se trouve le matériel génétique (ADN, ARN) organisé généralement en noyau, et toute une série d'organelles (mitochondries, plastes, ribosomes, etc.) constituant la machinerie métabolique. Les cellules composent des tissus aux fonctions spécifiques, les tissus composent les organes. L'étude des cellules et des organes est effectuée par les cytologistes et les physiologistes.

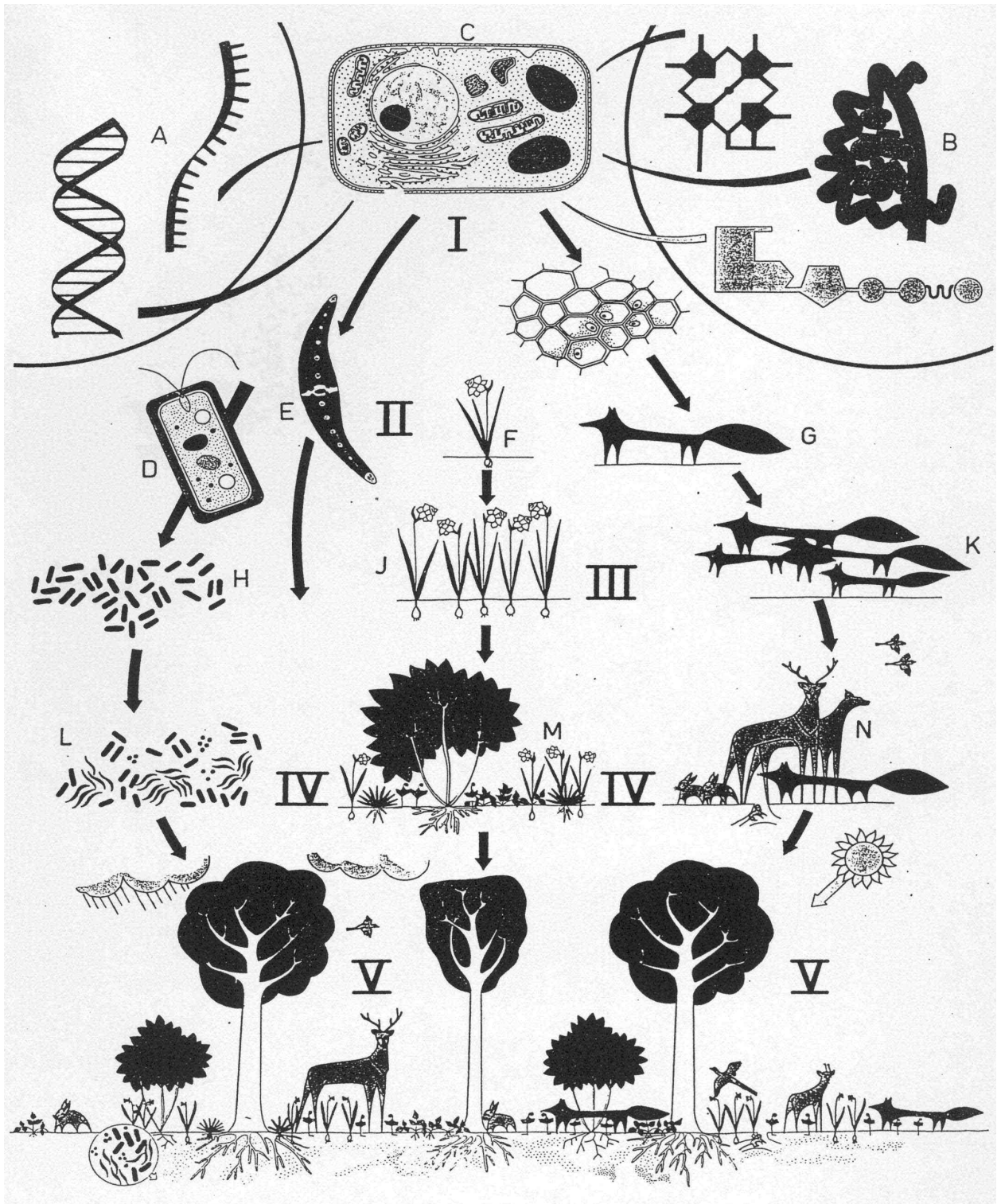


FIG. 4. Niveaux d'intégration des matériaux biologiques (D'après Duvigneaud, 1980)

**Planche 1 Niveaux d'intégration des matériaux biologiques.**

- I. Intégration des matériaux biologiques acides nucléiques (A), protéines enzymatiques, pigments assimilateurs, transmetteurs d'énergie (B), etc..., en *cellules*.
- II. *Individus* uni- (D-E) ou pluricellulaires (F-G).
- III. Intégration des individus en *populations* de Bactéries (H), de Plantes (J), d'Animaux (K).
- IV. *Communautés*, intégration des populations de Bactéries (L), de Plantes (M), d'Animaux (N).
- V. *Écosystème*, intégration d'une *biocénose* (ensemble des communautés vivant au même endroit) à son milieu (climat et sol).

2. **L'individu** (organisme) est un système biologique fonctionnel qui, dans le cas le plus simple, est réduit à une seule unité (organisme unicellulaire) mais qui en principe est composé de nombreuses cellules qui peuvent être groupées en tissus et organes.

Un individu est caractérisé par son anatomie, sa physiologie et son métabolisme.

Le métabolisme est un échange complexe de matières entre l'individu et le milieu extérieur (environnement) qui comporte les 4 phases suivantes :

- 1) *Consommation* d'aliments par absorption diffuse ou par ingestion
- 2) *Assimilation* d'une partie des produits consommés. Les matières organiques assimilées se classent en deux groupes essentiels :
  - Les unes servent de matériaux de construction nécessaires à élaborer la matière de l'organisme (anabolisme): il y a assemblage de molécules de petite taille en macromolécules spécifiques, elles-mêmes groupées en structures diverses. La matière élaborée forme la production nette qui aboutit à une augmentation de la biomasse.
  - Les autres servent de matériaux énergétiques: leur combustion (respiration, fermentation) fournit l'énergie nécessaire aux synthèses chimiques menant à l'augmentation de biomasse et à tout autre travail effectué par l'organisme.
- 3) *Dissimilation (ou catabolisme)*. La respiration est une dissimilation de certains produits assimilés (oxydo-réduction). En présence d'oxygène (aérobiose) ces produits sont entièrement brûlés en H<sub>2</sub>O et CO<sub>2</sub>. En absence d'oxygène (anaérobiose), la combustion des aliments énergétiques est incomplète et il se forme, en plus de CO<sub>2</sub>, des produits relativement simples comme de l'alcool éthylique, de l'acide lactique ou de l'acide butyrique; on parle alors de fermentation. Mais le catabolisme peut mener aussi à l'élaboration de déchets plus compliqués souvent appelés produits d'excrétion (urine, substances organiques complexes)
- 4) *Séparation* ou rejet dans le milieu extérieur de déchets d'origines diverses, non assimilés, dissimilés ou assimilés en excès (sécrétion).

Aux diverses phases du métabolisme correspond un grand nombre de fonctions variées, catalysées par des protéines spécialisées (enzymes). La coordination entre ces fonctions est souvent assurée par des hormones, ce qui fait de l'être vivant quelque chose d'extraordinairement adapté à résister aux contraintes de l'environnement extérieur dans lequel il évolue.

Un individu a donc une croissance qui s'accompagne, au cours de sa vie, d'un développement qualitatif: changement morphologique graduel depuis un embryon plus ou moins informe jusqu'à un adulte pleinement différencié. Arrivé à un certain

développement de sa biomasse, l'individu, se reproduit et ainsi se multiplie, donnant naissance à un certain nombre d'individus nouveaux (jeunes) qui participent à la formation d'une population.

Les modes de reproduction sont très variés et peuvent se classer en reproduction végétative et reproduction sexuée. A la reproduction sexuée sont liés les questions de l'hérédité et de l'évolution.

Si elle était Irréfrénable, la multiplication de l'individu pourrait aboutir à une descendance énorme. Par exemple :

- En 4, 5 jours, une bactérie pesant  $10^{-14}$  g. Peut donner naissance à  $10^{36}$  individus pesant autant que l'océan mondial ;
- Un couple de rats (7 jeunes par portée, 3 portées/an) donnent 600.000 rats en 3 ans
- Certaines nuées de sauterelles (Afrique) pèsent  $1 \cdot 10^6$  t alors que la biomasse totale des hommes est de  $100 \cdot 10^6$  t.

Une telle descendance exprime le potentiel biotique qui ne se réalise heureusement pas parce que les conditions de l'environnement ne sont jamais suffisamment favorables et que les ressources sont limitées. On parle de résistance de l'environnement.

*Autre caractéristique :*

L'individu est irritable. L'irritabilité est la propriété de réagir (réponse) à une excitation venant du milieu extérieur (stimulus). La réponse peut être mécanique (tropisme, taxismes, etc.) ou chimique (sécrétion par exemple). Chez l'homme, elle est souvent psychologique (stress).

**3. La population** est un système biologique formé d'un groupe d'individus de la même espèce, vivant dans un endroit donné et à un moment donné.

Approximativement, l'espèce est un ensemble d'individus tous semblables et qui se transmettent cette similitude de génération en génération. En réalité, chaque individu d'une population n'est pas génotypiquement semblable aux autres, ce qui donne naissance à une lutte pour l'existence où triomphent par sélection les mieux adaptés et mène de là au transformisme et à l'évolution, phénomènes qui font l'objet de la génétique des populations.

**4. Le peuplement** est un terme utilisé pour désigner un ensemble de populations appartenant soit à un même règne (plantes ou animaux), à un même niveau taxonomique (plantes supérieures ou végétaux inférieurs) ou encore à un même niveau trophique dans la chaîne alimentaire (producteurs, consommateurs primaires, secondaires, tertiaires, etc.). Il est de composition taxonomique déterminée.

Le terme de peuplement peut être appliqué aux échelles de l'écosystème, de l'écopaysage, de l'écorégion, du biome ou de la biosphère.

**5. La biocénose ou communauté** est l'ensemble de toutes les populations végétales, animales et microbiennes, rassemblées dans un milieu donné, dans des conditions déterminées et à un moment donné. Une biocénose intégrée à son environnement physico-chimique forme un système écologique fonctionnel appelé **écosystème**

6. **La formation végétale** est l'ensemble de populations végétales de physiologie déterminée (taïga, forêt caducifoliée, toundra, prairie, steppe, désert, etc.), dont la distribution sur le globe est principalement déterminée par les conditions climatiques (température, précipitations).
7. **Le biome** est la formation végétale additionnée de tous les animaux et microbes dont elle est le cadre de vie. Les continents sont couverts d'une zonation de grands biomes plus ou moins parallèles à l'équateur qui forment les grands types paysagers de végétation de la planète et correspondant aux grandes zones bioclimatiques (arctique, boréale, tempérée, tropicale, équatoriale entre autres).
8. **La biosphère** est l'ensemble des écosystèmes naturels développés au sein des mers ou à la surface des continents. Certains auteurs parlent d'holobiome ou biocénose globale, soit l'ensemble des biocénoses, c'est-à-dire des êtres vivants peuplant la Terre.

Pour d'autres, la biosphère est la région de la planète où la vie est possible en permanence.

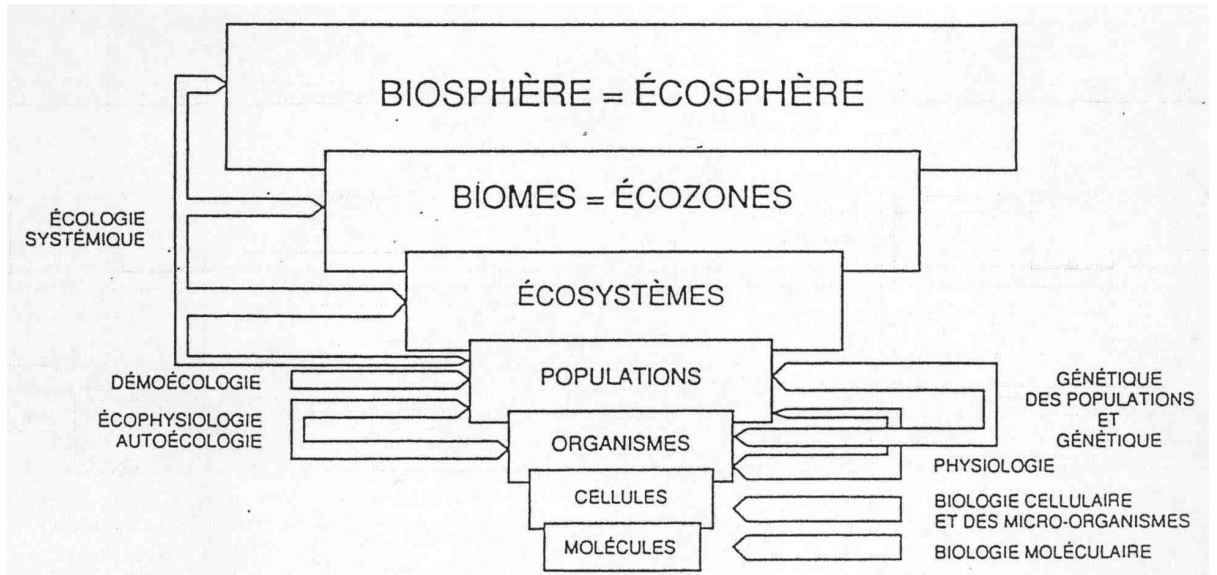
Le terme **noosphère** est utilisé par quelques auteurs pour désigner la biosphère transformée par l'homme. L'action de ce dernier ayant des conséquences souvent néfastes, certains préfèrent utiliser le terme de **technosphère**. Il s'agit d'une biosphère moderne, où de très nombreux paysages naturels sont plus ou moins altérés, dégradés ou remplacés par des écosystèmes agricoles, urbains ou industriels.

L'approche multiéchelle appliquée à la biosphère permet de distinguer les niveaux d'organisation suivants: biomes, écopaysage, écosystèmes, communautés d'organismes, peuplements, populations, individus.

### 1.2.3 Niveaux d'approche en écologie

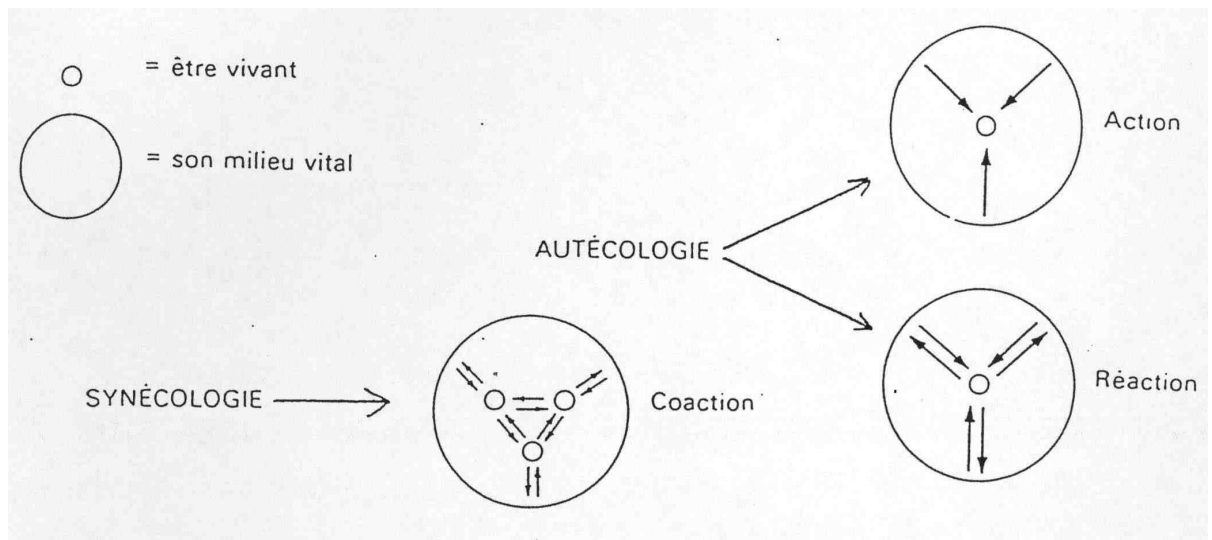
#### 1.2.3.1 Subdivisions de l'écologie

Selon l'objet d'étude ou les moyens mis en oeuvre (méthodologie), on distingue plusieurs subdivisions de l'écologie (Fig. 5):



**FIG. 5. Niveaux d'intégration et échelle d'appréhension des différents domaines de l'écologie situés dans les disciplines biologiques (Deléage, 1991).**

- **L'autoécologie** a pour objet l'étude des rapports d'un individu avec son environnement (écologie factorielle).
- **L'autécologie** (Schröter 1896) étudie les rapports d'une seule espèce avec son milieu; elle définit essentiellement les limites de tolérance et les préférences écologiques des espèces vis-à-vis des divers facteurs écologiques et examine l'action du milieu sur la morphologie, la physiologie et le comportement (écologie factorielle).



**FIG. 6. Les facettes de l'écologie. Les niveaux d'intégration : Autécologie et synécologie (Lebreton, 1978).**

- **L'écologie des populations** (Schwertfeger 1963) ou **démoécologie** décrit les variations de l'abondance des diverses espèces et en recherche les causes.

- **La synécologie** (Schröter 1902) analyse les rapports entre les individus qui appartiennent aux diverses espèces d'un groupement et avec leur milieu (écologie des communautés ou biocénotique). On distingue :
  - a) **La synécologie descriptive** (approche statique) qui consiste à décrire les groupements d'êtres vivants qui existent en un milieu déterminé : composition et richesse spécifique des groupements, abondance, fréquence, constance et répartition spatiale des espèces constitutives, diversité des communautés d'organismes.
  - b) **La synécologie fonctionnelle** = (approche dynamique) avec deux aspects :
    - on peut décrire l'**évolution des groupements** et examiner sous quelles influences ceux-ci se succèdent en un lieu déterminé.
    - on peut aussi étudier les **transferts de matière et d'énergie** entre les divers constituants d'un écosystème, ce qui conduit aux notions de réseaux alimentaires, de pyramides des nombres, des biomasses et des énergies, de productivité et de rendement (synécologie quantitative ou écologie des systèmes développée surtout depuis les travaux de Odum, 1975).
- **L'écologie du paysage** étudie la typologie dans l'espace et les relations entre les éléments du paysage. Elle examine le développement et la dynamique de l'hétérogénéité spatiale et son influence sur les processus abiotiques et biotiques. Les paysages sont généralement des objets d'étude à une échelle de 10 à 100 km<sup>2</sup>.

Selon les méthodologies utilisées et les objectifs visés par la recherche, on distingue encore **l'écologie numérique** dont la finalité consiste en la modélisation et la simulation des systèmes écologiques et **l'écologie appliquée** dont les objets d'étude sont l'aménagement de l'espace en relation avec les questions d'utilisation et de conservation de la nature et de ses ressources.

Mentionnons encore **l'écologie humaine** qui cherche à établir le lien entre les sciences exactes, sociales et la philosophie dans le but d'identifier la place et le rôle que l'homme peut ou doit jouer au sein de la biosphère.

### 1.2.3.2 Evolution de la recherche en écologie

Bien que l'essentiel de la problématique propre à l'Ecologie ait été envisagé dès les années 20, une évolution certaine des grandes préoccupations de la discipline s'est manifestée au cours des dernières décennies (Ramade 1987). Après une période initiale où la majorité des travaux entrepris concernaient l'étude de l'action des facteurs écologiques sur les êtres vivants (écologie factorielle), les investigations se portèrent sur des niveaux d'organisation plus complexes qu'il s'agisse des populations (démocologie) ou des communautés (biocoenotique).

Pendant les années 60, l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes, ainsi que celle de la biosphère tout entière (synécologie) connurent un fructueux développement, une attention particulière ayant été apportée à la compréhension des mécanismes de circulation de la matière et du flux de l'énergie.

Enfin, au cours des dernières années, les possibilités nouvelles offertes par l'informatique ont permis un spectaculaire renouveau des recherches relatives à l'Ecologie numérique dont la finalité consiste en la modélisation et la simulation des systèmes écologiques.



Par ailleurs, les 3-4 dernières décennies ont été marquées par un considérable développement de l'Ecologie appliquée. Celle-ci concerne de nombreux domaines de l'activité humaine en particulier ceux relatifs à l'aménagement de l'espace (écologie du paysage) et de façon plus générale aux questions d'utilisation et de conservation de la nature et de ses ressources (biologie de la conservation).

Il est en effet devenu de plus en plus évident, au cours des dernières années, qu'il n'y aura pas de développement durable pour l'humanité sans application stricte des grandes lois écologiques à l'économie et aux autres activités de la civilisation contemporaine.

De la sorte, l'Ecologie s'est affirmée comme la pierre angulaire de toutes les sciences de l'environnement.

L'un des objectifs principaux de l'écologie est d'élucider les causes des variations des peuplements et de leur diversité spécifique dans l'espace et le temps (Barbault, 1992).

L'écologie se déploie actuellement autour de deux axes majeurs et dépend étroitement d'autres disciplines, ne serait-ce que pour la mise en œuvre des techniques qu'elles développent. Il s'agit de l'étude des populations et des communautés, d'une part, de la dynamique des écosystèmes et des paysages, d'autre part.

Cela ne veut pas dire qu'il y aurait deux sortes d'écologie ou pire que l'on pourrait dissocier ces deux axes sans risque de perte de pertinence et d'efficacité (Barbault, 1994). Il est évident que l'écologie des organismes et des populations ne peut se développer valablement en dehors du contexte écosystémique plus large où se déploient et évoluent les populations et réciproquement, l'étude des écosystèmes ou des paysages ne peut se désintéresser totalement des populations et des peuplements qui en constituent la trame biologique.

La compréhension et l'étude de la dynamique de la biosphère sont bien du ressort de l'écologie, mais la prise en compte des interactions biosphère-géosphère-sociétés nécessite une mobilisation plus largement pluridisciplinaire.

La compréhension et l'étude de la dynamique de la biosphère sont bien du ressort de l'écologie, mais la prise en compte des interactions biosphère-géosphère-sociétés nécessite une mobilisation plus largement pluridisciplinaire.

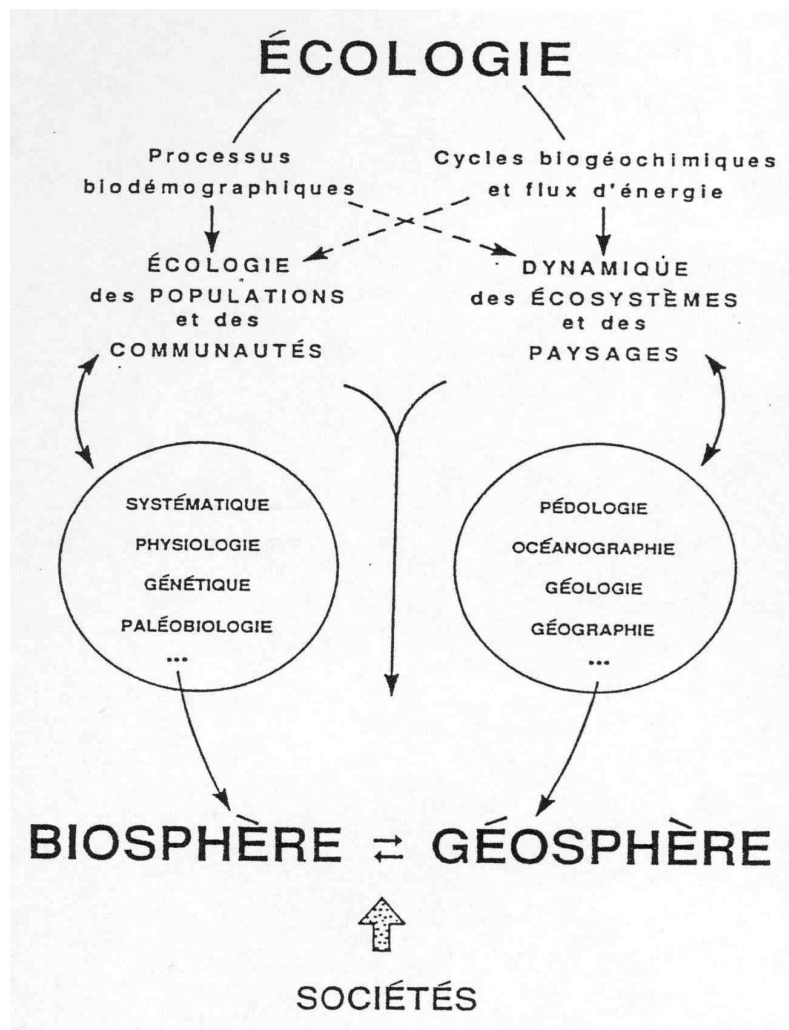


FIG. 7. Interaction Biosphère-Géosphère-Sociétés (Barbault, 1992).

## 1.2.4 Théories utiles en Ecologie

### 1.2.4. 1 Théorie de la hiérarchie

Développée dans le cadre des recherches systémiques, la théorie de la hiérarchie est utile pour l'appréhension des différents niveaux d'organisation des milieux naturels et l'étude de leurs propriétés.

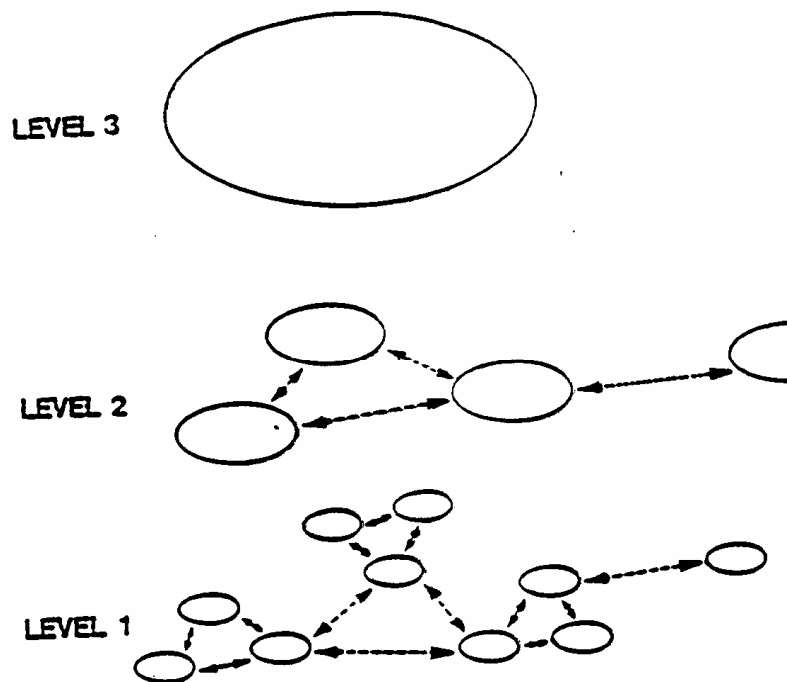
La reconnaissance de ces niveaux au sein de la biosphère est déterminée par le choix des critères de subdivision. Les limites sont établies de telle manière que les sous-systèmes soient homogènes quant au critère choisi, en termes de structure ou de fonctionnement.

« L'établissement de limites entre systèmes est déterminé par l'échelle d'observation du milieu naturel considéré » (Van der Maarel, 1976).

La théorie de la hiérarchie a été développée notamment par Allen et Star, (1982), O'Neill et Coll., (1986), Urban et Coll., (1987), mais les bases avaient déjà été posées par Vernadsky (1926) et plus récemment par Frontier (1977).

Il s'agit d'une théorie qui découle d'une approche holistique (holos= le tout) qui, dans une approche globale, considère que l'univers est un tout formé d'entités de complexité croissante.

Cette théorie prend en compte les propriétés des systèmes et considère que les systèmes écologiques sont organisés en une série emboîtée hiérarchiquement avec à chaque niveau des composants et des propriétés spatio-temporelles particulières.



**FIG. 8** Représentation schématique d'un système hiérarchisé. Les traits pleins indiquent des relations fortes. Les traits tillés des interactions lâches. Urban et al. (1987). In Hansen et Di Castri, 1988.

Dans cette théorie, il est admis que :

- • Les niveaux élevés sont généralement plus étendus que les niveaux inférieurs; ils changent plus lentement; ils contiennent et contraignent les niveaux inférieurs ;
- • A l'intérieur d'un niveau de la hiérarchie, il peut y avoir plusieurs sous-systèmes.

Ces sous-systèmes appelés "holons" par Koestler (1967) peuvent être identifiés :

- c) 1) par des critères de fonctionnalité dont les interactions à l'intérieur du holon sont plus fortes que celles avec les autres holons du même niveau dans la hiérarchie ;
- d) 2) par des critères qui montrent des similarités plus grandes à l'intérieur du holon qu'entre le holon lui-même et les autres (Allen et Coll., 1984).

Ce sont donc les interactions à l'intérieur des sous-systèmes et entre les sous-systèmes à un niveau donné qui génèrent les comportements et propriétés du niveau supérieur. Réciproquement, les hauts niveaux dans la hiérarchie imposent des contraintes qui influencent la dynamique des niveaux inférieurs.

Dans cette approche, un système est ainsi une partie d'une hiérarchie de systèmes de niveaux d'intégration différents. Par exemple : un individu fait partie d'une population, qui fait elle-même partie d'une espèce, faisant elle-même partie d'un peuplement, etc., avec à chaque niveau l'émergence de propriétés nouvelles qui sont davantage que la somme des propriétés individuelles des sous-systèmes qui le composent. Un exemple simple est fourni par H et O<sub>2</sub> qui, séparés ont leur propriétés propres et qui combinés en H<sub>2</sub>O voient l'apparition de nouvelles propriétés, celle de l'eau avec sa chaleur spécifique, sa viscosité, etc.

NIVEAUX D'INTÉGRATION	UNITÉS DE BASE	DISCIPLINES	PROPRIÉTÉS ÉMERGENTES MÉCANISMES	APPLICATIONS	
Molécules					
Cellules					
Organismes	Cellules	ÉCOLOGIE	Éco-physiologie		
Populations	Individus			Biologie des Populations	* Régulation de populations fléaux ou de populations exploitées * Préservation et utilisation de la diversité génétique
Peuplements	Populations			Traits démographiques, organisation sociale, régulation démographique, productivité	
Écosystèmes	Peuplements	Analyse des Écosystèmes	Coactions interspécifiques : prédation, parasitisme, compétition, mutualisme, coévolution Flux d'énergie et cycles biogéochimiques	* Lutte biologique, pratiques agricoles * Maîtrise de la fertilité des sols, contrôle de la productivité	
Biosphère	Écosystèmes			Équilibre dynamique, succession, Évolution	* Gestion de stocks, agromonie, foresterie * Aménagement du territoire, aménagement ou conservation de faune, flore ou écosystème

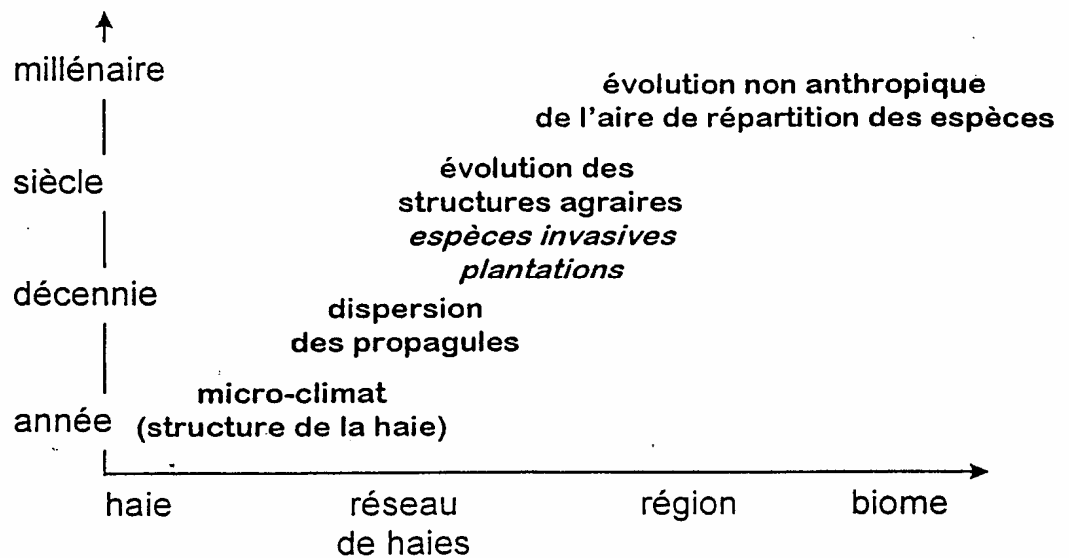
**FIG 9 Propriétés émergentes et applications pratiques des connaissances spécifiques aux différents niveaux d'organisation des matériaux biologiques (In Barbault, 1990)**

La théorie de la hiérarchie occupe une place prépondérante en écologie du paysage.

Elle constitue un cadre approprié pour traiter des ensembles de phénomènes se déroulant à plusieurs échelles d'espace et de temps. En effet, les paysages sont des systèmes complexes dans lesquels se déroulent toute une série de phénomènes écologiques, chacun ayant une échelle spatio-temporelle propre (Burel et Baudry, 1999).

Les deux prédictions essentielles de cette théorie sont :

- qu'il existe une corrélation entre les échelles de temps et d'espace (les phénomènes se déroulant sur de grands espaces sont beaucoup plus lents que ceux qui interviennent sur de petits espaces ) (FIG. 10).



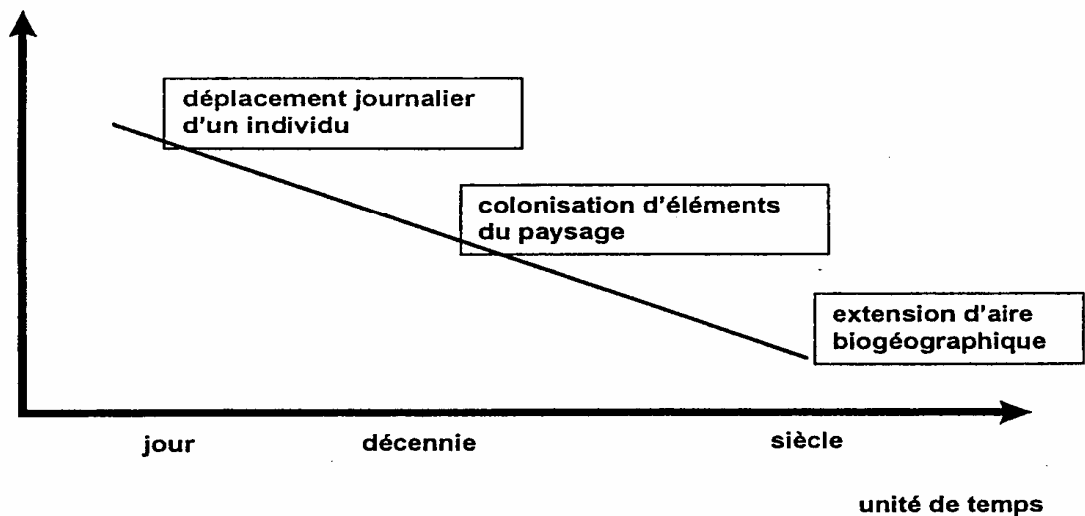
**FIG. 10 Facteurs de contrôle de la flore des haies à diverses échelles d'espace et de temps (Burel et Baudry, 1999)**

- que les niveaux d'organisation sont essentiellement caractérisés par des vitesses différentes de fonctionnement des phénomènes, ce qui a pour conséquence que des phénomènes ayant des vitesses de fonctionnement très différentes interagissent peu. Par exemple, les déplacements journaliers des coléoptères carabiques sont peu influencés par l'évolution des paysages (Fig. 11).

Ainsi, selon Koestler (1967), aux niveaux supérieurs de la hiérarchie, les phénomènes se déroulent sur des pas de temps longs et de grands espaces, alors qu'aux niveaux inférieurs, il s'agit de phénomènes plus rapides et locaux.

Au sein d'un paysage, on peut donc identifier toute une gamme d'échelles auxquelles se rapportent les processus. Ceux-ci peuvent être groupés en classes de vitesse et de rayons d'action semblables, ces groupes formant les niveaux de la hiérarchie (O'Neil, 1989).

vitesse apparente de déplacement



**FIG. 11 Vitesses de fonctionnement des processus écologiques : processus impliqués dans la distribution spatiale des espèces animales (Burel et Baudry, 1999)**

La théorie de la hiérarchie prédit qu'il n'y a pas de continuum dans les échelles mais un certain nombre de valeurs distinctes (« saut » qualitatif).

Le système peut être découpé en niveaux d'organisation correspondant aux échelles d'espace et de temps propres à chaque phénomène. Ces niveaux d'organisation ont une propriété de quasi-autonomie, ce qui rend les systèmes hiérarchiques décomposables (Auger, 1992).

Si trop de niveaux sont analysés de façon simultanée, l'information pertinente de chacun de ces niveaux est brouillée par les signaux des autres qui sont perçus comme un bruit blanc. Toutefois, pour étudier un phénomène, il est nécessaire de prendre en compte plusieurs niveaux de la hiérarchie. Les niveaux supérieurs ont un rôle contraignant en fixant un cadre au déroulement des processus ; les niveaux inférieurs imposent des conditions limitantes, liées, par exemple, à la nature des éléments dans une hiérarchie emboîtée.

Une des méthodes d'analyse du paysage est de considérer plusieurs niveaux dans la hiérarchie spatiale. A chaque niveau, des facteurs explicatifs du processus étudié sont identifiés.

La plupart du temps, deux niveaux spatiaux sont pris en compte :

- le paysage, composé d'un certain nombre d'éléments
- les éléments du paysage.

Chaque niveau est identifié par des critères différents, en fonction de la problématique posée.

Au niveau du paysage, les critères les plus souvent retenus sont :

- la structure spatio-temporelle
- les facteurs d'organisation

Au niveau des éléments du paysage, les paramètres mesurés le plus fréquemment sont relatifs :

- aux formes
- à la qualité de l'habitat
- aux relations avec les autres éléments du paysage.

Il n'y a donc pas *a priori* de description universelle d'un espace ou d'un objet ; elle est définie par l'observateur en fonction de son objectif de connaissance.

L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques est le plus souvent perçue comme une suite d'emboîtement d'entités d'ordre inférieur dans des entités « englobantes » (individus, population, métapopulation, par exemple...).

Cependant, des critères autres que structuraux peuvent aussi être utilisés pour repérer des organisations hiérarchiques.

En effet, les niveaux supérieurs :

- ont une dynamique lente
- constituent le cadre de fonctionnements
- sont des liens entre éléments plus lâches
- imposent des contraintes sur les niveaux inférieurs

Ex. : les différences de vitesse de comportement peuvent être interprétées comme le signe de différences entre niveaux d'organisation (O'Neil, 1989).

Ex. : le nombre de décisions prises par un animal pendant une unité de temps (important au niveau inférieur à l'échelle de l'habitat ; en revanche en nombre limité au niveau supérieur à l'échelle de l'espace de migration).

Chaque niveau d'intégration se caractérise par des propriétés spécifiques et génère des questions qui lui sont adaptées.

#### 1.2.4.2 Autres théories utiles en Ecologie

##### **Théorie du chaos (Gleick, 1991)**

Théorie étudiant les phénomènes dans lesquels intervient le hasard mais qui présentent des régularités pouvant être décrites mathématiquement.

##### **Théorie de la percolation (De Gennes, 1990)**

Théorie visant à décrire le comportement de fluides diffusant dans les milieux hétérogènes et aléatoires.

##### **La géométrie fractale (Mandelbrot, 1984)**

Branche des mathématiques qui étudie des objets dont la création ou la forme ne trouve ses règles que dans l'irrégularité ou la fragmentation.

##### **Théorie biogéographique des îles (Mac Arthur et Wilson, 1963, 1967)**

Appelée aussi théorie de l'équilibre, cette théorie prédit la richesse spécifique (nombre d'espèces) des peuplements présents sur chaque île en fonction de paramètres spatiaux (surface de l'île, sa distance au continent).

##### **Théorie de la perturbation (Blondel, 1995)**

L'hétérogénéité spatio-temporelle d'une entité écologique est la résultante d'un ensemble de perturbations naturelles et/ou d'origine anthropiques.

### **1.2.5. Types d'approche scientifique des milieux naturels**

Dans l'étude des milieux naturels, il est important de distinguer les différents types d'approche :

#### **1.2.5.1 Approche disciplinaire**

Le spécialiste de la discipline (sciences naturelles ou sciences des ressources naturelles) fait sa propre affaire de l'étude des objets naturels qui le concernent, en utilisant les méthodes de sa discipline. Comme c'est l'usage, le spécialiste opère de l'analyse à la synthèse, procède éventuellement par la voie expérimentale et fournit un compte-rendu "sectoriel" de ses activités.

Mais on s'est très rapidement rendu compte que ce type d'approche, quoique utile et nécessaire, ne permettait pas d'aborder les questions écologiques qui font appel par définition à diverses disciplines scientifiques.

#### **1.2.5.2 Approche multidisciplinaire**

Même démarche que l'approche disciplinaire, mais versement dans un fonds commun de connaissances, l'ensemble ou une partie des résultats des études sectorielles, et recherche ensuite à intégrer les divers éléments en vue d'un objectif d'application déterminé. On fait ici une intégration *a posteriori*. Tout l'effort d'intégration est donc reporté au seul stade de l'interprétation des données et des études partielles.

Quoique mieux adapté à l'étude scientifique des entités écologiques et constituant un progrès certain par rapport à l'approche sectorielle pour élucider les questions écologiques, ce type d'approche a aussi rapidement montré ses limites. Le manque de concertation au départ sur les objectifs globaux de connaissance à atteindre, qui nécessitent une intégration des résultats des diverses disciplines plutôt que leur juxtaposition, conduit à des lacunes difficilement rattrapables après coup.

#### **1.2.5.3 Approche interdisciplinaire**

L'approche interdisciplinaire suppose l'intervention multidisciplinaire de tous les généralistes et spécialistes concernés par la question analysée. Elle suppose un large accord préalable sur la conception des études à réaliser; elle admet un langage commun, de préférence normalisé et polycritérique, permettant la communication entre les chercheurs et une diagnose globale des milieux et des ressources, des populations ou des communautés d'êtres vivants. Elle oblige à une explication globale, intégrée de la distribution spatiale et du fonctionnement des unités recensées et des propriétés émergentes des divers niveaux d'intégration des matériaux biologiques. Elle implique la recherche plus approfondie de la dynamique générale des unités, prenant en compte les aspects évolutifs à long terme.

Dans l'approche globale, qui doit être multicritères et multi-échelle dans l'espace et le temps, le recensement et la diagnose des constituants du milieu naturel ne sont pas toujours aussi exhaustifs que dans l'approche sectorielle. En effet, dès le début des études et en fonction des objectifs fixés ou raisonnablement prévisibles, l'étude globale procède d'un choix parmi les hypothèses. Seules les hypothèses les plus vraisemblables où les plus probables seront soumises à l'épreuve de l'analyse et de la synthèse des faits s'y rapportant, de telle manière qu'on soit assuré de répondre, au moins pour l'essentiel, aux objectifs d'application.

Une grande part sera réservée à l'étude des variables permanentes (ou pouvant raisonnablement être considérée comme telle en fonction d'une échelle de temps donnée) ; une moindre part sera réservée aux variables occasionnelles ou temporaires sauf si elles peuvent être considérées comme des indices de repérage des états permanents ou durables du milieu.

#### **1.2.5.4 Approche transdisciplinaire**



L'approche transdisciplinaire suppose l'utilisation d'approches, de concepts et d'explications empruntés à d'autres disciplines (ex : à l'échelle des systèmes, appliquer à la théorie écologique des concepts empruntés à la théorie économique ou inversement). Un bon exemple de cette alternative est fourni par l'écologie industrielle qui cherche à mettre en réseau plusieurs activités économiques au sein d'écosites dans le cadre d'une approche type « métabolisme d'écosystèmes industriels », afin d'optimiser les flux de matière (matière première, matière contenue dans les déchets) et d'énergie.

## 2 LA BIOSPHÈRE

### 2.1 HISTORIQUE DU CONCEPT

La notion de biosphère a été dégagée pour la première fois, sans être formulée, par Lamarck il y a 200 ans (1809) dans son ouvrage consacré à la Philosophie zoologique (qui postulait l'influence du milieu, comme unique responsable de l'évolution).

Cette notion a été explicitée plus tard dans un petit livre sur la formation des Alpes par Suess en 1875 et développée par cet auteur dans son œuvre « La face de la Terre » en 1883. En 1907, le philosophe français Henri Bergson introduit la notion de biosphère dans son ouvrage "L'évolution créatrice" (Aeschmann, 1991).

C'est cependant dans les années 1920 que quelques savants avant-gardistes, s'inspirant de l'œuvre d'Edouard Suess et refusant une vision microcosmique de la vie, travaillent à une approche globale du vivant.

Parmi eux, on retiendra deux noms :

- le savant russe Vladimir Vernadski qui a publié la première monographie sur la biosphère en russe en 1926 et en français à Paris en 1929,
- le savant jésuite Pierre Teilhard de Chardin,

Les conceptions de la biosphère diffèrent passablement chez ces deux auteurs :

- Pour Teilhard de Chardin, la biosphère est "la membrane vivante formée par le feutrage végétal et animal du globe". Pour lui, la biosphère fait partie des couches de la terre au même titre que la barysphère, zone métallique et centrale, que la lithosphère rocheuse et que les couches fluides de l'hydrosphère et de l'atmosphère.

Elle se résume en fait à une pellicule de vie au-dessus de laquelle l'homme est placé pour la dominer et la transformer; c'est l'approche anthropocentrique.

- Pour Vernadsky, "la biosphère est la zone terrestre contenant la vie à laquelle nous appartenons corps et âme".

Vernadsky considère la biosphère comme un corps géologique spécial dont la structure et les fonctions sont déterminées par les particularités de la Terre, planète du système solaire et du Cosmos.

Quant aux organismes vivants, aux espèces, aux populations et à toute la matière vivante, il s'agit à ses yeux des niveaux d'organisation de la biosphère.

Cette approche est dénuée d'anthropocentrisme au contraire de celle de Teilhard de Chardin

Dans une perspective systémique, certains écologues préfèrent utiliser le terme d'écosphère (Cole, 1953) à celui de biosphère.

Ils désignent par ce terme le système où se déploient les phénomènes biologiques, système composé :

- de la planète Terre : (lithosphère, hydrosphère, atmosphère)
- des Organismes vivants : (biosphère sensu-stricto)
- du Soleil : source d'énergie nécessaire à la vie (photosynthèse)

Que l'on parle de biosphère ou d'écosphère, il est clair que les processus écologiques lient étroitement les organismes vivants à leur environnement physico-chimique.

La composition actuelle de la biosphère résulte de l'effet continu des êtres vivants (dont les origines remontent à plus de 3 Mia. d'années) sur le milieu physico-chimique qui caractérise les couches superficielles de notre planète.

Nous retenons la conception de Vernadski pour la définition de la biosphère formulée par Ramade (1974) :

**La biosphère est la région de la planète qui renferme l'ensemble des êtres vivants et dans laquelle la vie est possible en permanence**

Les calottes polaires et les hautes montagnes constituent les zones para-biosphériques.

### **L'hypothèse Gaïa**

A partir des années 80, James Lovelock et Lynn Margulis poursuivent le développement de la conception biogéochimique de Vernadsky et proposent l'hypothèse Gaïa.

Cette hypothèse considère la Terre comme un vaste et complexe système vivant dont l'espèce humaine fait partie au même titre que le reste des espèces vivantes.

Sensibilisé au problème de la sauvegarde de la Terre, ces auteurs ont proposé ensuite le concept de géo-physiologie, un concept holistique (du grec holos, le tout) concernant les phénomènes, processus et fonctions qui se déroulent à l'échelle du globe, système composé des organismes vivants et des éléments qui la supportent (hydrosphère, lithosphère et atmosphère).

Cette approche globale des phénomènes a conduit à considérer une véritable physiologie de la Terre qui induit les bases théoriques d'une « médecine planétaire ». Elle est à l'origine de programmes de recherche internationaux visant à étudier les multiples interactions définissant l'environnement global. Parmi eux, citons le "Global Change", premier programme de la coopération scientifique internationale véritablement interdisciplinaire, visant à l'étude de la transformation du globe et des interactions existant entre les divers composants du "système Terre".

## 2.2 STRUCTURE DE LA BIOSPHERE

La biosphère comprend trois régions de nature physique différente :

- la lithosphère : couches les plus superficielles de l'écorce terrestre. C'est le milieu solide constitué par l'ensemble des continents émergés (148 Mio Km<sup>2</sup>).
- l'hydrosphère : milieu liquide couvrant les 7/10 de la surface planétaire, océans, mer, (369 Mio Km<sup>2</sup>).
- l'atmosphère : couche gazeuse homogène qui enveloppe les deux précédents milieux; c'est la zone la plus périphérique de la planète.

Parmi les multiples caractères qui font la spécificité de la biosphère, deux d'entre eux sont primordiaux car à la base de la vie sur terre:

- l'eau s'y rencontre en permanence à l'état liquide, condition absolument nécessaire pour le développement de la vie
- la lumière solaire la baigne d'un flux continu, lequel constitue le principal si ce n'est le seul apport énergétique au système si l'on exclut la géothermie, le volcanisme (négligeable).

La biosphère apparaît comme une mince pellicule superficielle (n'excède pas quelques km), si l'on prend en considération l'énormité du volume du globe. Elle est comparable à l'écorce d'une orange. La biosphère est une entité extraordinairement complexe.

### 2.2.1 Les principaux milieux du globe terrestre

Les milieux du globe terrestre abritant la vie peuvent être groupés en trois grands ensembles:

- le milieu terrestre,
  - le milieu d'eau douce,
  - le milieu marin
- Le milieu aérien ne présente pas une densité suffisante pour constituer un support permanent aux espèces.

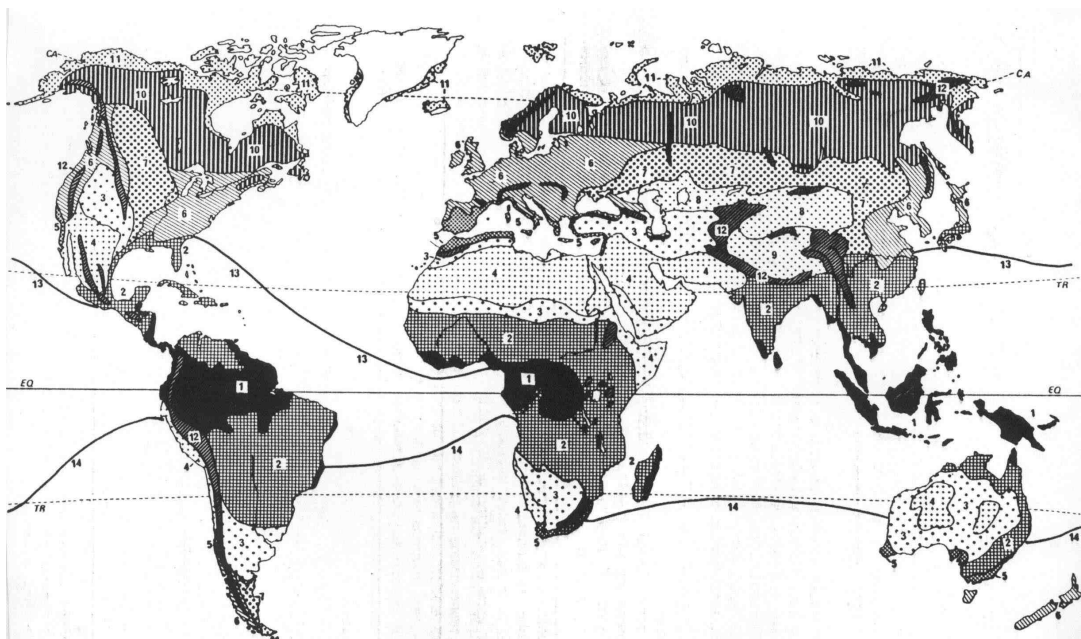
Malgré la structure fondamentalement dissymétrique de la biosphère, on constate que les différents écosystèmes n'y sont pas distribués de façon désordonnée mais présentent au contraire une zonation assez régulière tant sur le plan horizontal (en latitude) que dans le plan vertical (en altitude).

### 2.2.1.1 Zonation en latitude

La biosphère peut se diviser en écosystèmes de grande taille (les macro-écosystèmes) lesquels s'étendent à l'échelle de sous-continent. On désigne sous le terme de biome les communautés d'êtres vivants qui peuplent de telles unités. La spécificité des grands biomes est conditionnée en premier lieu par la nature des groupements végétaux (phytocoenoses : formations végétales de physionomie homogène indépendamment de leur composition en espèces) qui les constituent. Cependant, le complexe biologique, désigné sous le terme de biome, englobe aussi l'ensemble des organismes décomposeurs de la communauté, bactéries et champignons (saprophytes) et celui des animaux (consommateurs).

#### Principales formations végétales :

<b>Formations ouvertes :</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• toundras,</li> <li>• déserts,</li> <li>• steppes,</li> <li>• savanes.</li> </ul>	<b>Formations fermées :</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• forêts de conifères (taïga),</li> <li>• forêts tempérées,</li> <li>• forêts maigres,</li> <li>• forêts tropicales,</li> <li>• forêts équatoriales.</li> </ul>
------------------------------	---	-----------------------------	--



**FIG.2 Répartition des grandes formations végétales à la surface du globe (Ozenda, 1982)** 1. forêt pluviale équatoriale 2. forêts tropicales et savanes humides 3. savanes sèches et steppes 4. déserts subtropicaux 5. végétations méditerranéennes 6. végétation tempérée némorale 7. steppes continentales froides 8. déserts froids centre-asiatiques 9. déserts d'altitude 10. forêt boréale de Conifères 11. toundra 12. végétation des hautes montagnes 13. limite nord et 14. limite sud des récifs coralliens.

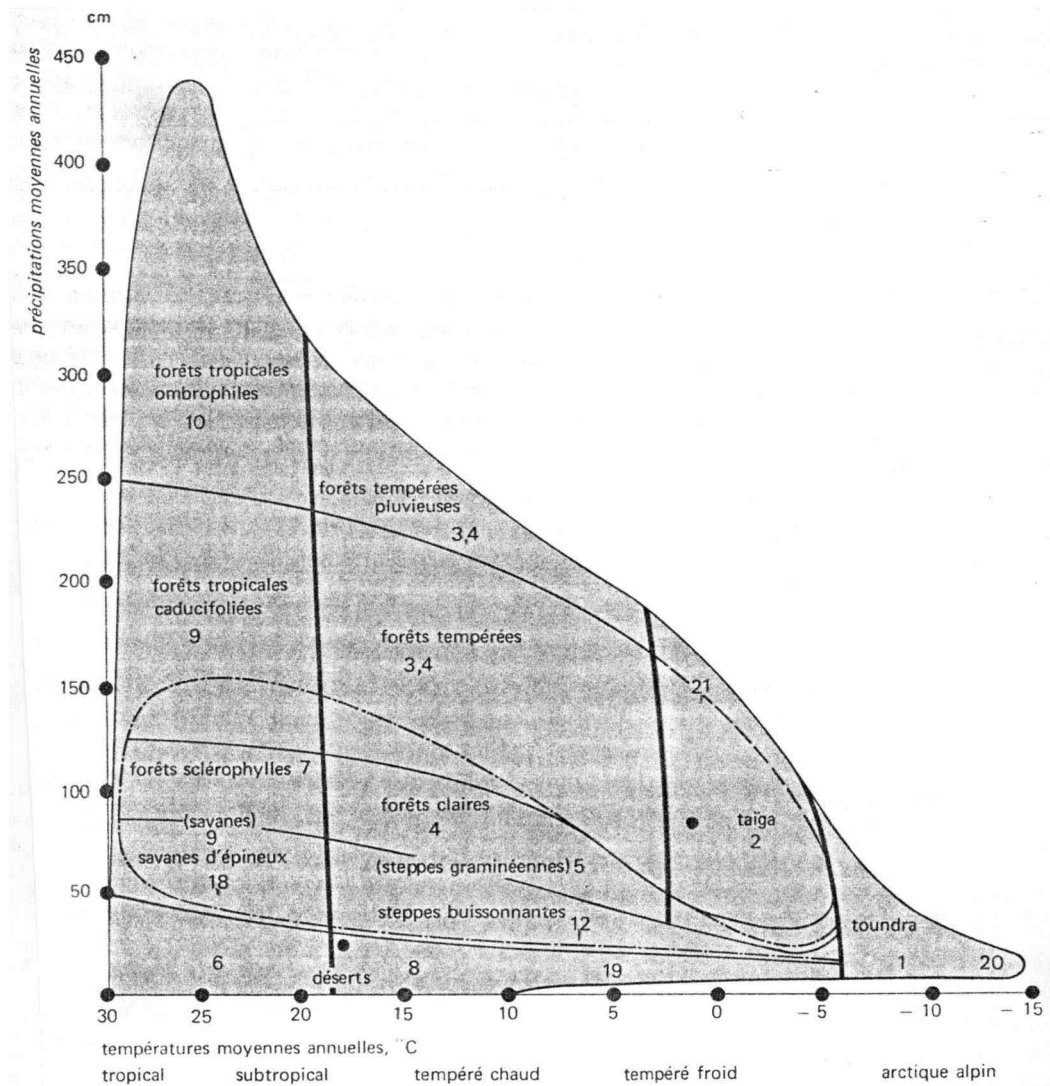
Deux facteurs sont déterminants pour la répartition des grands biomes :

- la température
- la pluviométrie

Précisons cependant que la distribution des grands biomes n'est pas un donné fixe mais peut évoluer avec le temps. Cette dynamique est particulièrement visible dans les zones frontières ou écotones. Exemple : avance du désert. Les zones de transition entre biomes peuvent ainsi constituer des endroits privilégiés pour l'étude de l'influence du changement climatique global.

TAB.1 Les principales formations végétales (Ozenda, 1982)

Latitude Nord	Zones thermiques	Type Humide	Type semi-aride	Type aride
70	Subarctique	Toundra		
55	Boréale	Forêt de Conifères		
40	Tempérée moyenne	Forêt caducifoliée	Grande prairie et steppe	Déserts et semi-déserts tempérés
30	de transition } tempérée chaude sub-tropicale	Forêt méditerranéenne Forêt laurifoliée		
10	Tropicale	Forêt tropicale	Savane	Déserts chauds
	Equatoriale	Forêt pluviale		



**FIG.3 Distribution des grands biomes en fonction de la température et de la pluviométrie. Les traits marquent la limite entre les diverses formations végétales. D'après plusieurs auteurs in Whittaker, *Communities and ecosystems*, Macmillan, 1972, p.9**

### 2.2.1.2 Zonation en altitude

La zonation de la biosphère en altitude est encore mieux définie que ses subdivisions en latitude. Du fond des abysses océaniques au sommet des plus hautes montagnes, la biosphère présente une succession de milieux très différents :

**En milieu terrestre**, la zonation verticale des biocénoses observées déjà par Théophraste (III<sup>e</sup>-IV<sup>e</sup> siècle av. J.-C.) et mise en évidence par les géobotanistes au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, apparaît très nettement dans les régions continentales au relief accusé.

L'extension verticale maximale de la biosphère (épaisseur à la surface de la Terre) est atteinte dans les régions équatoriales et diminue progressivement jusqu'au

niveau de la mer vers les zones polaires dont le bord des calottes glaciaires constitue la frontière naturelle des régions para-biosphériques.

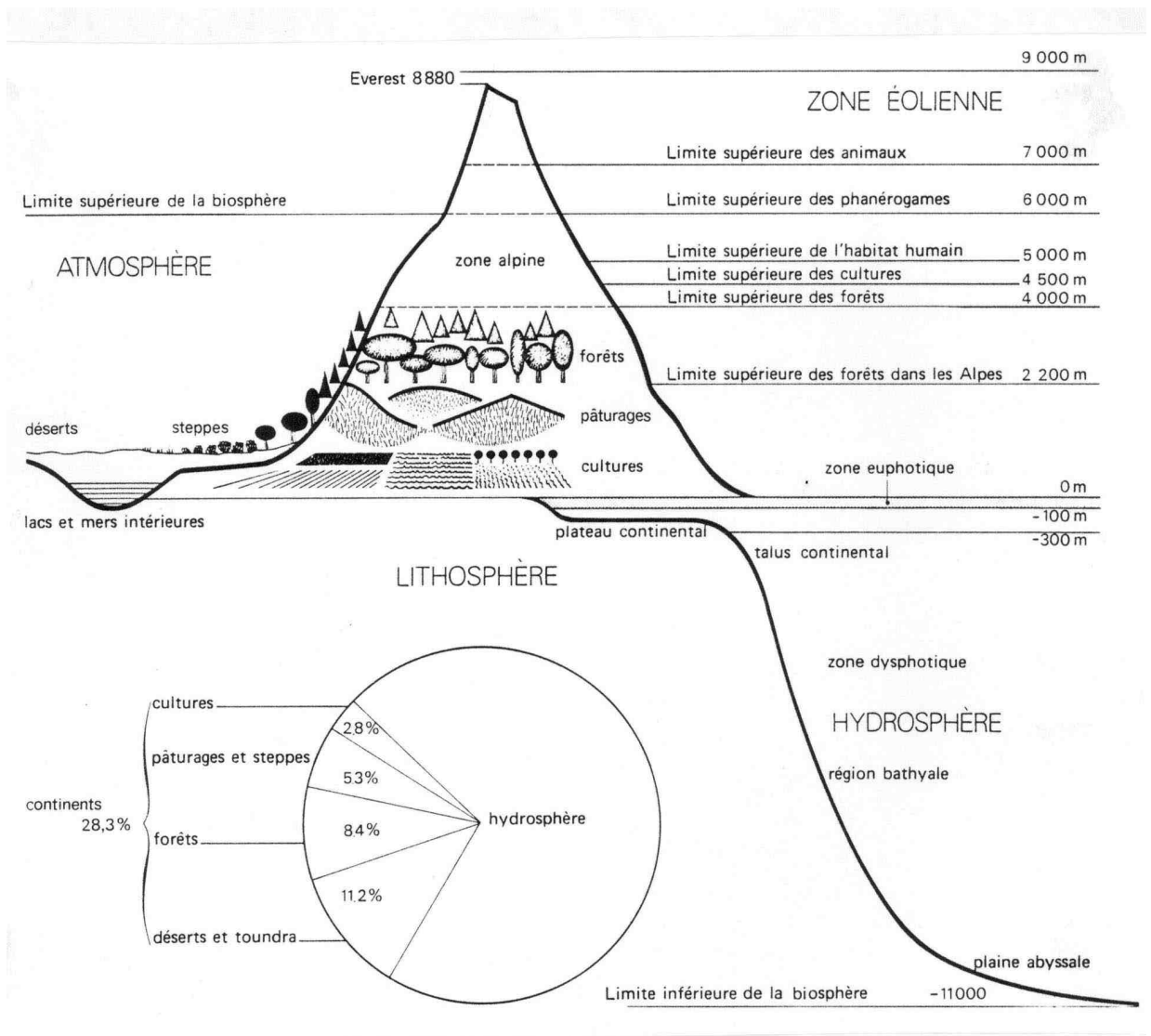


FIG.1 Zonation verticale de la biosphère et répartition des surfaces occupées par ses grandes subdivisions. In :Ramade (1974)

Toutes ces formations n'ont leur allure typique qu'à faible altitude. Dans les régions de montagne elles se modifient de plus en plus profondément à mesure qu'on s'élève parce que la température moyenne diminue d'une manière d'ailleurs variable avec :

- l'époque de l'année,
- la localisation géographique.

Dans les régions tempérées, la variation de température est d'environ 0,5° en moyenne par tranche de 100 m. d'altitude, ce qui induit des variations de la durée de la période de végétation.



De plus, la moyenne des précipitations est modifiée avec l'altitude; en général elle augmente.

L'étagement des flores et des faunes est variable selon la formation végétale que l'on trouve au pied des montagnes.

Il est intéressant d'établir un parallèle entre la répartition altitudinale et en latitudinale des formations végétales. Dans nos régions, on voit apparaître aux altitudes élevées une forêt de conifères qui rappelle la taïga et au-dessus, une prairie alpine analogue à la toundra.

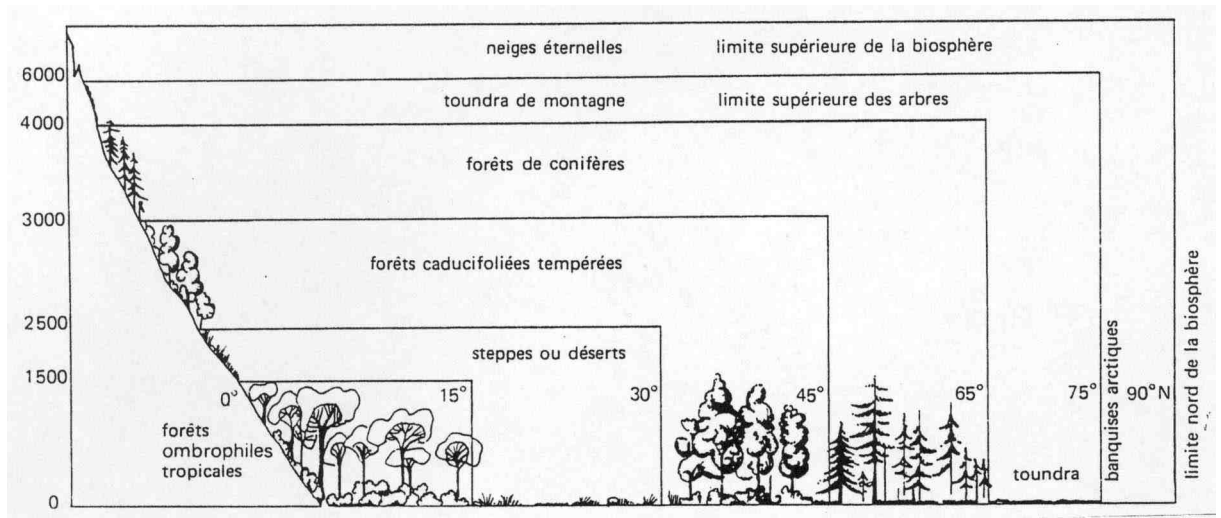


FIG.4 Concordance entre la distribution en altitude et en latitude des biomes. D'après Wolcott, *Animal biology*, McGraw-Hill, 1946

**En milieu océanique ou lacustre profond, il est important de distinguer :**

a) **la zone euphotique** (photique)

La zone photique correspond à la région dans laquelle pénètre la lumière c'est-à-dire celle où la photosynthèse est possible. Cette région ne dépasse pas 100 m de profondeur tant dans les océans que dans les lacs continentaux les plus transparents. En pénétrant dans l'eau, la lumière diminue en intensité et varie en qualité (absorption sélective des différentes longueurs d'onde)

b) **la zone dysphotique** (aphotique)

La zone dysphotique qui s'étend en-dessous de 100 m de profondeur se caractérise par une obscurité permanente. Elle est dépourvue d'organismes autotrophes. On y rencontre que des hétérotrophes (surtout des invertébrés) qui se nourrissent aux dépens des matières organiques synthétisées par les producteurs dans les couches superficielles et qui sédimentent après leur mort.

### 3. L'ECOSYSTEME

#### 3.1. Notion d'écosystème

L'ensemble des êtres vivants occupe un espace que l'on appelle la biosphère. C'est un système complexe caractérisé par la grande diversité des organismes qu'il renferme (plus de 1.5 Mio. d'espèces animales et 400.000 espèces végétales sont aujourd'hui décrites).

On estime qu'entre 8 et 35 Mio. (90 %) d'espèces vivant sur terre n'ont pas encore été décrites et que des espèces disparaissent avant d'avoir été identifiées.

Cette diversité est le résultat d'une longue évolution à laquelle la biosphère doit sa stabilité et son dynamisme dans le temps. La biosphère se caractérise également par son hétérogénéité, sa structure en mosaïque due à l'inégale distribution des éléments abiotiques et des êtres vivants.

Considérons une forêt, élément constitutif de la biosphère relativement indépendant des éléments voisins (prairies, cultures, lacs, etc.).

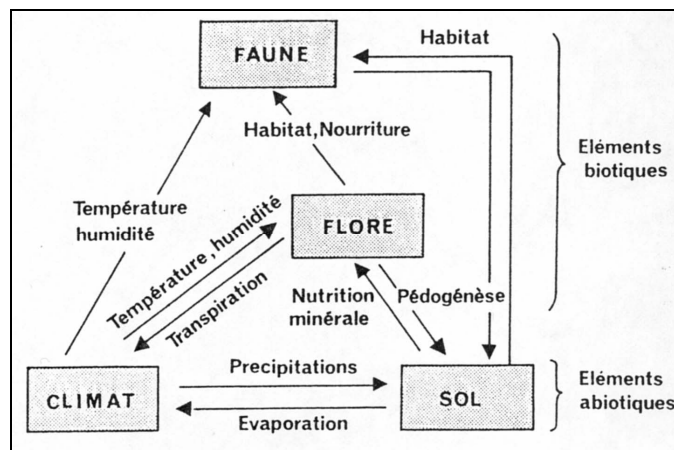


FIG. 1 Diagramme simplifié des relations entre les êtres vivants et leur environnement (modifié d'après Lebreton, 1978).

On peut distinguer dans ce milieu deux parties :

1. **la première est le support physique et chimique**, le sol et les substances dissoutes dans l'eau interstitielle, qui constituent le cadre de vie des végétaux et des animaux. Ce milieu ou biotope est l'élément non vivant, abiotique de la forêt.
2. **la seconde partie comprend l'ensemble des êtres vivants végétaux et animaux**, qui trouvent dans la forêt des conditions de milieu leur permettant de vivre et de se reproduire.

Entre ces êtres vivants, existent des liens nombreux d'interdépendance trophiques (alimentaires), de compétition, de symbiose, etc. Ils constituent une biocénose.

La biocénose et son biotope sont deux éléments indissolublement liés qui réagissent l'un sur l'autre pour former un système plus ou moins stable auquel on donne le nom d'écosystème.

Le terme d'écosystème a été créé par Tansley en 1935

<b>ECOSYSTEME = BIOTOPE + BIOCENOSE</b>
---

L'écosystème est l'unité fonctionnelle de base de la biosphère qui comprend à la fois les organismes et l'environnement abiotique, chacun des deux influençant les propriétés de l'autre, les deux étant nécessaires pour le maintien de la vie. Biotope et biocénose exercent l'un sur l'autre une interaction perpétuelle, marquée par d'incessants transferts de matières et d'énergie, à la fois entre ces deux entités elles-mêmes et à l'intérieur de chacune d'elle.

Les principales caractéristiques structurales de tout système sont tout d'abord ses limites, qui définissent ses frontières et le sépare de son environnement, ses composants abiotiques et biotiques, ses réservoirs dans lesquels sont stockés de l'énergie, de l'information et des matériaux et enfin, son réseau de communication qui permet l'échange d'énergie, de matière et d'informations entre les éléments du système et entre les différents réservoirs.

### ***Définitions***

Un **Ecosystème** est, à une échelle donnée, un ensemble isolable de la biosphère par son caractère d'homogénéité au point de vue topographique, microclimatique, botanique, zoologique, hydrologique et géochimique et au sein duquel se déroule une série de cycles étroitement liés.

Ainsi peut être considéré comme écosystème, toute portion de nature qui comprend des organismes vivants et des substances inertes interagissant de telle manière qu'il se produit un échange de matériaux entre les parties vivantes et non vivantes.

Le **Biotope** est le substrat inorganique occupant une surface ou un volume variable et soumis à des conditions physiques et chimiques dont les dominantes sont homogènes à une échelle d'observation donnée. Le biotope est caractérisé par un ensemble de facteurs abiotiques de nature physique ou chimique dépendant de sa localisation géographique: vent, température, hygrométrie, courant et pression hydrostatique (en milieu aquatique), concentration en éléments minéraux fondamentaux (eau, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, Ca, NO<sub>3</sub>, PO<sub>4</sub>, etc.).

Chaque biotope constitue le support physique d'une biocénose spécifiquement définie.

La **Biocénose** (terme créé par Möbius 1877) est la communauté d'organismes spécifiques à un biotope. Elle présente un haut degré d'organisation dans les relations réciproques entre les diverses espèces, populations et individus, qui la composent.

**Tout écosystème est le siège d'interactions entre quatre constituants fondamentaux :**

1) **Les substances abiotiques**: ensemble des éléments minéraux et des composés organiques dont la disponibilité est influencée par les conditions de milieu (facteurs climatiques, édaphiques, etc.)

2) **Les producteurs**: organismes autotrophes, c'est-à-dire les végétaux capables, grâce à la présence de pigments (chlorophylle et autres), de transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique de liaison et de produire de la matière organique à partir des éléments minéraux (photosynthèse).

3) **Les consommateurs ou phagotrophes** \* appelés hétérotrophes car incapables d'utiliser directement comme source de nourriture les éléments minéraux. Ce sont les animaux qui ingèrent d'autres organismes (herbivores, carnivores) ou des particules de matière organique (détritivores).

4) **Les décomposeurs ou saprotrophes** \* également hétérotrophes (principalement des bactéries et des micro-champignons), organismes qui décomposent la matière organique morte, absorbent certains des produits de cette décomposition et libèrent des matériaux nutritifs simples inorganiques utilisables par les producteurs.

Dans certains écosystèmes, appelés écosystèmes mineurs, les trois catégories biotiques ne sont pas représentées. Ils sont dépourvus de producteurs primaires (végétaux chlorophylliens) et dépendent plus ou moins des écosystèmes voisins (exemple : écosystème cavernicole, lac souterrain).

L'interaction continue qui s'exerce entre facteurs abiotiques et organismes vivants d'un écosystème s'accompagne d'une circulation ininterrompue de matière entre biotope et biocénose sous forme de substances alternativement minérales et organiques.

C'est l'existence dans chaque communauté de groupes d'êtres vivants, dont le métabolisme, donc les besoins nutritifs, sont en grande partie complémentaires (producteurs-consommateurs-décomposeurs), qui permet un recyclage permanent des principaux éléments indispensables aux cellules vivantes. Il existe donc dans chaque écosystème une circulation cyclique de la matière qui résulte de cette complémentarité écophysologique entre autotrophes et hétérotrophes.

Les organismes vivants sont des systèmes biologiques ouverts qui entretiennent des échanges constants de matière et d'énergie avec le milieu.

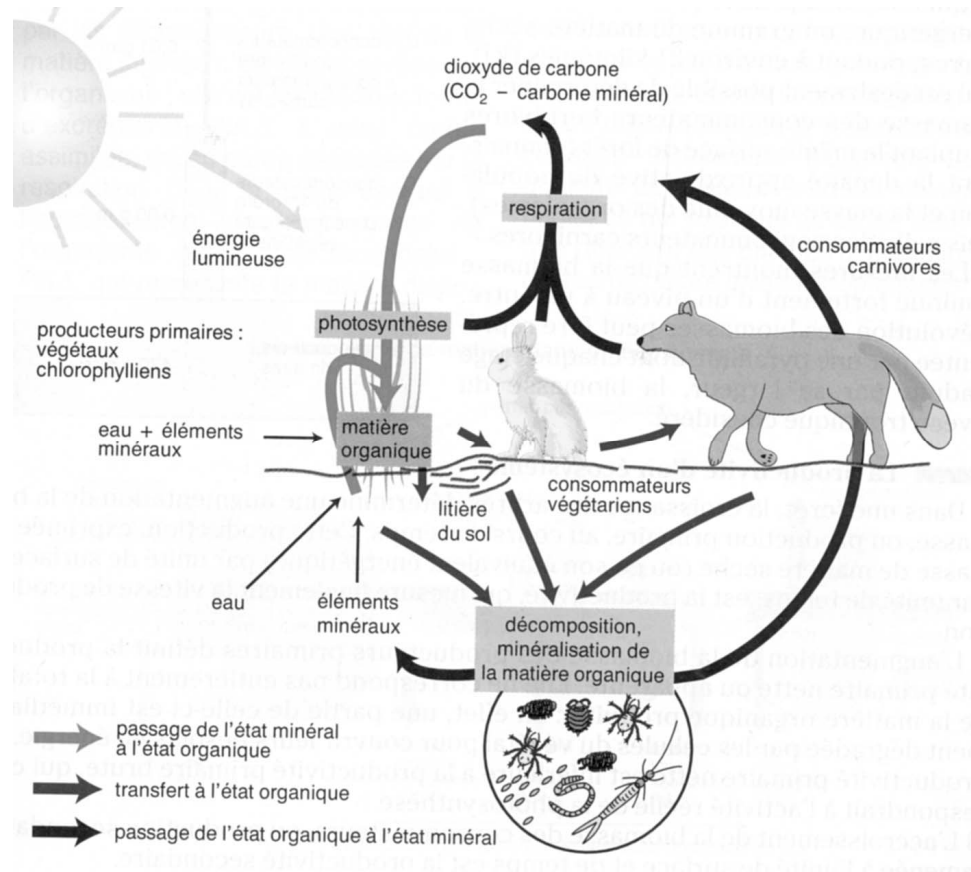
*Les constituants entrant sont :*

- l'énergie
- l'eau
- les éléments minéraux
- l'oxygène (végétaux et animaux)

---

\* phago : ingérer

\* sapro : décomposer



**FIG. 2 Flux de l'énergie et de la matière (Beaux, 1999).**

*Les constituants sortant sont :*

- la chaleur
- le gaz carbonique
- l'oxygène (végétaux)
- les divers autres gaz
- les déchets organiques
- etc.

L'écosystème constitue l'unité structurale de base de la biosphère. Chaque écosystème occupe un volume terrestre ou aquatique dans lequel règnent dans conditions homogènes à un niveau d'observation donné, quelle que soit son étendue. La surface ou le volume qu'il occupe, ou biotope, est une étendue plus ou moins bien délimitée, renfermant des ressources suffisantes pour assurer le maintien de la vie. Ses dimensions peuvent se chiffrer en mètres carrés ou en milliers de kilomètres carrés, - en épaisseur, ils peuvent occuper quelques centimètres (sols désertiques), des dizaines de mètres (forêts tropicales), voire des centaines de mètres (lacs) ou des kilomètres (milieu océanique).

Il n'est donc pas facile de définir avec rigueur la notion d'écosystème car des entités en apparence assez différentes peuvent être rangées sous ce vocable.

- Soit l'écosystème s'étend sur de vastes surfaces et se présente, malgré une certaine hétérogénéité, comme un ensemble relativement régulier. Son étendue est telle qu'il est difficile à délimiter (ex : forêt, savane) ; il présente cependant une structure répétitive dans l'espace et peut ainsi, à une certaine échelle, être considéré comme homogène.

Dans la pratique, la définition d'une biocénose - et donc d'un écosystème - doit se faire par étapes.

Un premier examen permet une reconnaissance préliminaire s'appuyant essentiellement sur les organismes les plus visibles et les plus abondants, c'est-à-dire pratiquement les végétaux supérieurs dans le cas des milieux terrestres.

Les botanistes ont été ainsi les premiers à établir les règles qui permettent de délimiter et de définir des groupements homogènes : les "associations végétales".

La reconnaissance et la définition de la fraction animale - la zoocénose -, en revanche, ne peuvent que très rarement être faites à priori; elles se dégagent *a posteriori* d'un ensemble de prélèvements nécessairement plus ou moins aveugles puisque la plupart des animaux ne sont généralement pas visibles et que leur étude implique des techniques particulières d'observation et de capture. L'analyse des relevés faits au sein des groupements ainsi reconnus conduit ensuite à préciser les limites et les caractéristiques des communautés: c'est l'entité biologique structurale ou architecturale.

- Soit l'écosystème est un ensemble irrégulier mais bien délimité dans l'espace. C'est le cas, si souvent pris comme exemple, des communautés biologiques qui changent en direction du centre du centre d'un étang ou d'un lac en fonction de la profondeur. Les rives y diffèrent les unes des autres, mais il s'agit au total d'une entité biologique fonctionnelle dont les divers organismes constituants ont, entre eux, des relations innombrables et forment un peuplement stable et relativement autonome.

Dans le même sens d'un ensemble bien délimité, on pourrait aussi considérer comme écosystèmes des communautés plus réduites telles que le peuplement d'un arbre mort ou celui d'un cadavre en décomposition. Des communautés aussi restreintes n'ont toutefois qu'une autonomie et une persistance très limitées. C'est pourquoi, on les considère plutôt comme des fragments d'écosystèmes plus vastes auxquels on donne le nom de **synusies**.

Inversement, le fait qu'un écosystème est nécessairement hétérogène permet d'y assimiler des ensembles plus ou moins vastes, même si la diversité y est évidente. Considérée comme une entité fonctionnelle, la notion d'écosystème s'oppose nullement à une telle assimilation.

Un écosystème est donc une portion de la biosphère que l'on peut considérer comme une entité relativement autonome par rapport aux écosystèmes voisins et dont il est possible - c'est là l'intérêt essentiel du concept - d'*analyser la structure, le fonctionnement et l'évolution*. Ainsi, La plupart des écosystèmes sont le résultat d'une longue évolution et la conséquence de lents processus d'adaptation des espèces à leur milieu. Les écosystèmes sont doués d'auto-régulation et capables de

résister, au moins dans certaines limites, à des perturbations allogènes plus ou moins importantes.

### **3.2. Principaux types d'écosystèmes:**

Bien que l'on puisse appliquer le concept d'écosystème à des portions de territoire de taille variable, on réserve généralement ce terme aux milieux suivants :

#### ***Ecosystèmes terrestres***

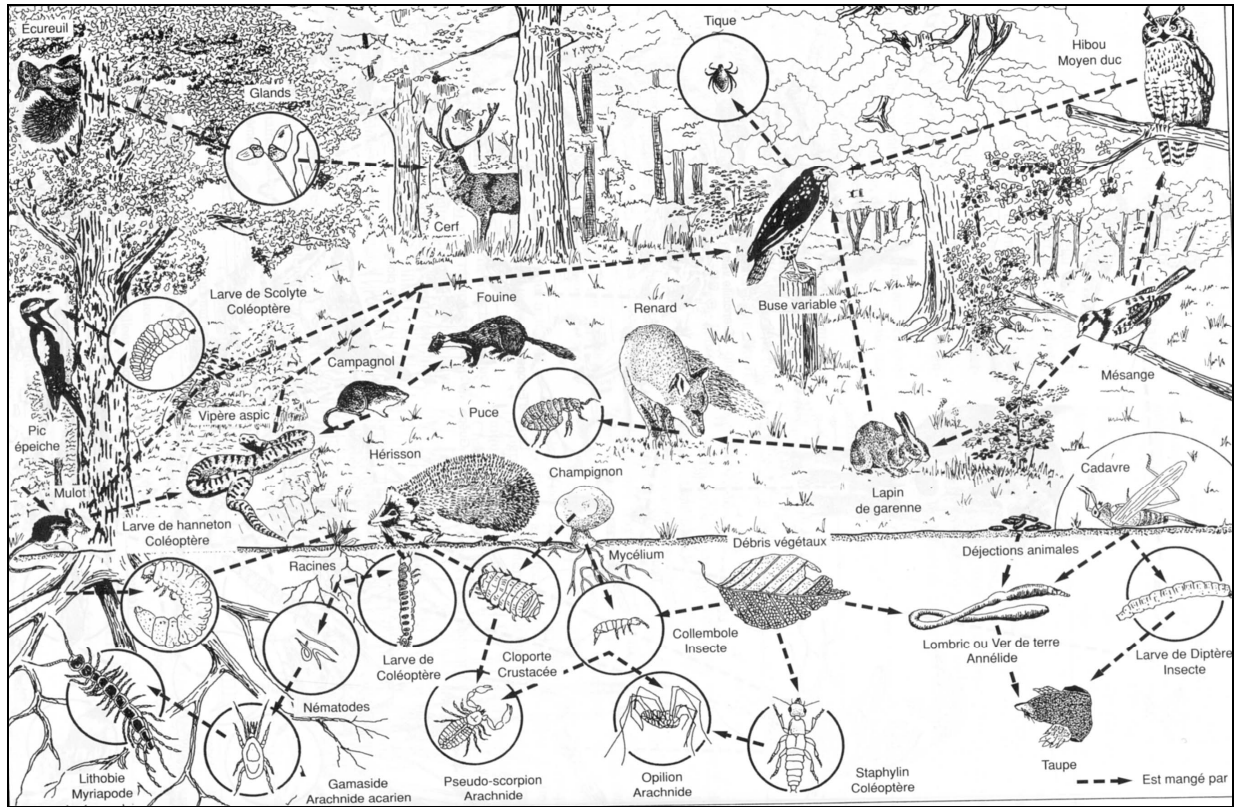
- Forêts, bois, bosquets, haies
- Prairies
- Agro-écosystèmes
- Ecosystèmes urbains

#### ***Ecosystèmes palustres***

- *Marais*
- *Tourbières*
- *Estuaires*

#### ***Ecosystèmes aquatiques***

- Lacs
- Etangs
- Mers
- Océans
- Rivières



**FIG. 3** Ecosystème forestier : réseaux trophiques multiples (forêt, haie, sol), d'après Faurie et al. (2003).



### 3.3. EVOLUTION DE L'ECOSYSTEME : LES SUCCESSIONS ECOLOGIQUES

Une caractéristique fondamentale des systèmes écologiques est leur dynamisme. Une observation même superficielle nous montre qu'un sol nu se couvre peu à peu de végétation et qu'un champ abandonné est progressivement envahi par des herbes vivaces, puis par des arbustes et enfin par des arbres.

Ce phénomène de colonisation d'un milieu par les êtres vivants et de changement de flore et de faune au cours du temps est désigné sous le nom de "*succession écologique*". On appelle « *série* » l'ensemble des stades d'évolution entre un sol nu et le stade climacique (climax), stade ultime d'évolution de l'écosystème.

Ainsi, lorsque le point de départ est une surface nue, les espèces qui colonisent celle-ci forment une première communauté qui constitue un stade initial ou *stade pionnier*. Puis, par le jeu de multiples facteurs, se succèdent des communautés de durée plus ou moins longues jusqu'à ce qu'un équilibre s'établisse entre les populations d'organismes constituant la biocénose et entre celle-ci et son environnement.

C'est alors le stade terminal de l'évolution que l'on a appelé depuis Clément (1916) *stade climacique* ou *climax*.

Il s'agit donc d'une évolution ordonnée et prévisible, véritable "développement" de l'écosystème vers un stade terminal, d'une évolution directionnelle des écosystèmes vers un stade autorégulé d'équilibre sol/végétation/climat.

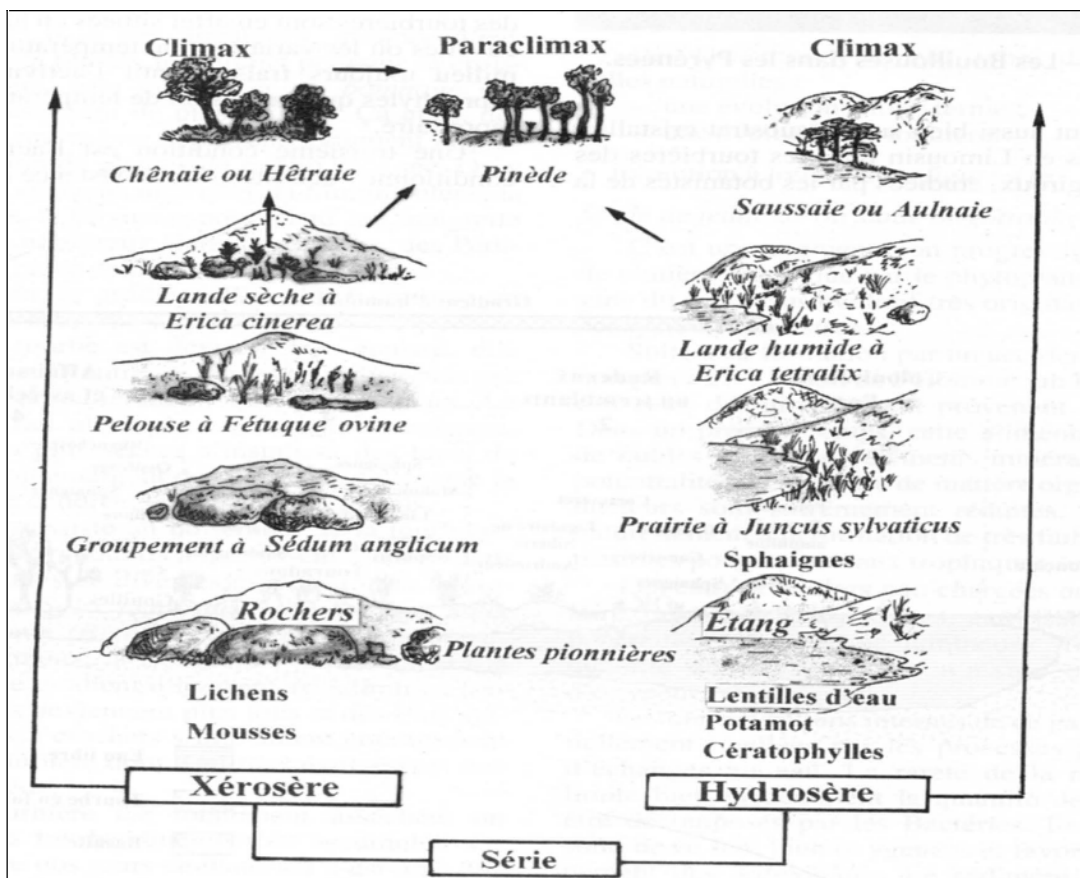
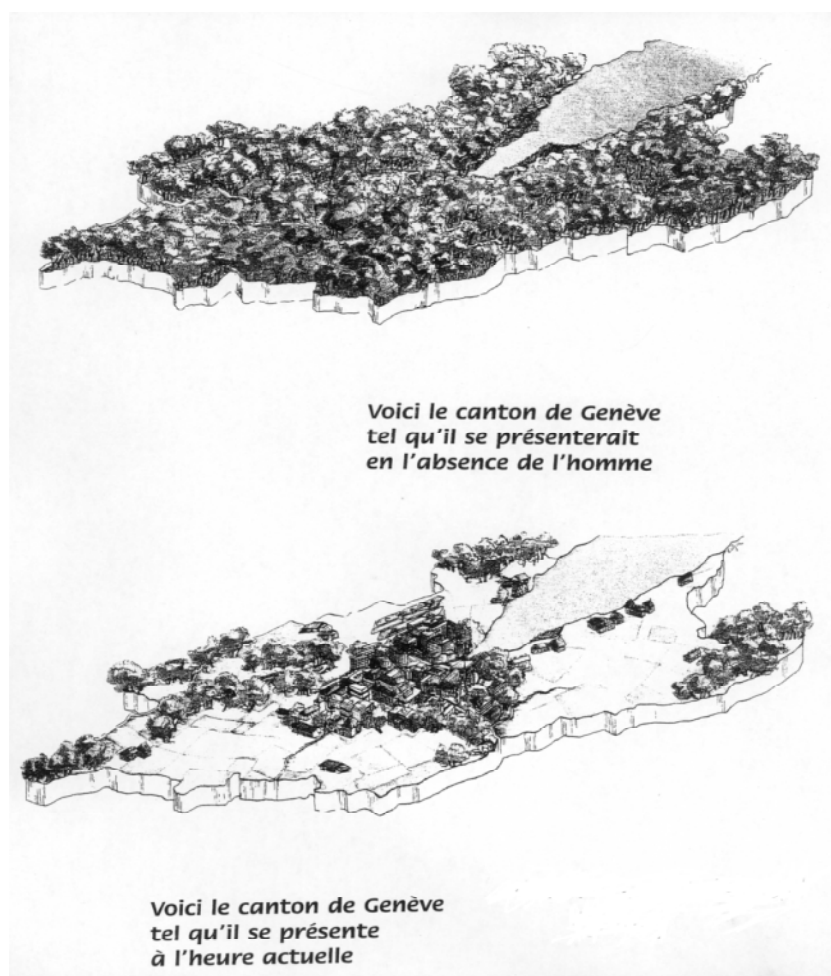


FIG. 11 Successions écologiques (Faurie et al. 2003)

Dans nos régions (*plaine et moyenne altitude*), à quelques exceptions près, le stade climax des successions serait presque partout une forêt.

Par exemple, sans intervention humaine, le territoire du canton de Genève serait pratiquement entièrement recouvert d'une forêt de chêne à charme, groupement forestier dominant à cette altitude compte tenu du climat et des caractéristiques du sol. Aujourd'hui, les 282 km<sup>2</sup> du territoire cantonal sont couverts par l'agriculture (47%), les constructions (29%), le lac et les cours d'eau (14%) et les forêts (10%).



**FIG. 12** Etat potentiel et effectif du couvert végétal du canton de Genève. Werdenberg et Hainard 2000.

En milieu d'eau stagnante (lac et étangs), la stagnation des eaux favorisent la sédimentation des particules en suspension et engendre le comblement progressif de l'écosystème. Ainsi, le stade ultime d'évolution d'un lac est un écosystème terrestre (forêt ou prairie selon les conditions générales du milieu).

### 3.3.1 Séries évolutives

On distingue les successions ou *séries*

- *progressives* qui tendent vers le climax,
- *régressives* qui s'en éloignent sous l'influence de dégradations.

Le climax est un stade ultime d'évolution caractérisé par la présence de communautés terminales de successions végétales qui sont en équilibre avec le climat et les divers facteurs écologiques des biotopes et, de ce fait, non susceptibles d'une évolution ultérieure en l'absence de toute perturbation.

#### 3.3.1.1. Les successions progressives

Les successions progressives sont qualifiées de

- **primaires** si elles n'ont pas été précédées d'une régression,
- **secondaire** dans le cas contraire

Les transformations évoquées touchent évidemment l'ensemble des peuplements, la végétation, mais aussi les communautés d'invertébrés, de vertébrés, la microflore du sol, donc la biocénose toute entière.

#### 3.3.1.2 Les successions régressives

**L'évolution régressive** est provoquée principalement par l'action de l'homme, y compris celle des animaux domestiques ou des engins mécaniques (*débroussaillage, arrachage de mauvaises herbes, pâturages, exploitations forestières excessives, incendies...*). Il s'agit d'une dégradation dont le terme ultime peut être le sol nu, voir le sol érodé ou un désert. Comme le soulignait fort justement Chateaubriand, "*Les forêts précèdent les hommes, les déserts les suivent*". L'évolution régressive peut également être provoquée par des phénomènes naturels (*éboulement, feu, inondation*).

## -OUVRAGES DE REFERENCE-

- Barbault, R.** (1990). Ecologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. Masson, Editeur. Paris.
- Beedy, A.** (1993). Applying Ecology. London, Chapman & Hall.
- Begon, M. and M. Mortimer** (1986). Population Ecology. A unified study of animals and plants. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Begon, M., J. L. Harper, et al.** (1990). Ecology. Boston, Blackwell Scientific Publications.
- Burel, F. and J. Baudry** (1999). Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. Paris, Tec & Doc.
- Campbell, N. A.** (1995). Biologie. Bruxelles.
- Cox, G. W.** (1997). Conservation Biology - concepts and applications. Dubuque, USA, Wm. C. Brown Publishers.
- Deléage, J.-P.** (1992). Histoire de l'écologie : une science de l'homme et de la nature (Histoire des sciences). Paris.
- Dreux, P.** (1986). Précis d'écologie. Paris, Presses Universitaires de France.
- Duvigneaud, P.** (1980). La synthèse écologique. Populations, communautés, écosystèmes, biosphère, noosphère. Paris, Doin.
- Faurie, C., C. Ferra, et al.** (1998). "Ecologie - Approche scientifique et pratique." 4ème édition.
- Fischesser, B. and M.-F. Dupuis-Tate** (1996). Le guide illustré de l'écologie.
- Florent, J. and E. Mathivet** (1995). Encyclopédie des sciences de la nature. Larousse. Paris.
- Frontier, S. and S. Pichod-Viale** (1991). Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. Paris, Masson / Collection d'écologie 21.
- Heinrich, D. and M. Hergt** (1993). Atlas de l'Ecologie, La Pochothèque.
- Kikkawa, J. and D. J. Anderson** (1986). Community Ecology: Pattern and process. Carlton Victoria / Australia, Blackwell Scientific Publications.
- Lebreton, P.** (1978). Eco-logique : initiation aux disciplines de l'environnement. Paris.
- Molinier, R.** (1971). Ecologie et Biocénique - les êtres vivants, leurs milieux, leurs communautés, l'environnement. Neuchâtel, Delachaux et Niestlé.
- Odum, E.** (1983). Basic Ecology. Georgia.
- Odum, E. P.** (1976). Ecology: The link between the Natural and the Social Sciences. London, Holt Rinehart and Winston.
- Primack, R. B.** (1998). Essentials of Conservation Biology. Sunderland, MA 01375, USA, Sinauer Associates, Inc.
- Ramade, F.** (1981). Ecologie des ressources naturelles. Paris, Masson.
- Ramade, F.** (1989). Eléments d'écologie. Ecologie appliquée. Paris, Mc-Graw Hill.
- Ramade, F.** (1993). Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Paris, Ediscience International.
- Ramade, F.** (1994). Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale. 2ème édition, Ediscience international.