

HISTOIRE DU CONCEPT D'ÉCOSYSTÈME

Patrick Matagne

Le mot écosystème, créé en 1935, est devenu un concept central en écologie au début des années 1950. "Écosystème" arrive encore en tête, avant "succession écologique" et "flux d'énergie", selon un inventaire des principaux concepts écologiques, réalisé en 1988 à l'occasion du 75^e anniversaire de la British Ecological Society¹. Cependant, il fait désormais l'objet de critiques. Certaines sont motivées par la quête d'une entité qui représenterait un niveau d'intégration supérieur. D'autres, portées par l'écologie des paysages, cherchent à définir des niveaux d'organisations qui correspondent mieux à leurs problématiques². Pour donner une perspective historique à ces questions, cet article propose une sorte d'histoire à rebours du concept d'écosystème, en présentant d'abord le contexte de sa création jusqu'à la constitution du paradigme systémique, pour ensuite remonter au début du XIX^e siècle, afin d'évoquer les travaux qui ont contribué à concevoir des entités écologiques de plus en plus intégratrices.

HISTÓRIA DO CONCEITO DE ECOSISTEMA

A palavra ecossistema, criada em 1935, tornou-se conceito central em ecologia no início dos anos 1950. "Ecosistema" encabeça a lista antes mesmo de "sucessão ecológica" e "fluxo de energia", segundo um inventário dos principais termos ecológicos, realizado em 1988 por ocasião do 75^o aniversário da British Ecological Society¹. Entretanto, o referido conceito é hoje objeto de críticas. Algumas são motivadas pela busca de uma entidade que representaria um nível de integração superior. Outras, conduzidas pela ecologia das paisagens, procuram definir níveis de organizações que melhor correspondem às problemáticas de que se ocupam.² No intuito de conferir uma perspectiva histórica a tais questões, este artigo propõe uma espécie de história ao contrário do conceito de ecossistema, apresentando primeiramente o contexto de sua criação até a constituição do paradigma sistêmico, para em seguida remontar ao começo do século XIX, a fim de evocar os trabalhos que contribuíram para conceber entidades ecológicas cada vez mais integradoras.

Un climat de controverse

¹ Enquête réalisée auprès de 645 écologues du Royaume Uni (71%), d'Amérique du Nord (12%), d'Europe non anglophone (8%), d'Océanie (6%). Écosystème (447), succession écologique (347), flux d'énergie (274).

CHERRET, J. M. (ed.). "Ecological concepts". *The contribution of Ecology to an understanding of the natural world*. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1989. p. 1-16.
 PETERS, R. H. *A critique for ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 75.
 Cités par FRONTIER, S.; LEPRÊTRE, A. Développements récents en théorie des écosystèmes. *Annales de l'Institut océanographique*, 74(1):50-51, 1998.

² Cf. article sur les critiques récentes et perspectives actuelles de la théorie.

³ COWLES, H. C. The Ecological Relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette*, 27:95-117; 167-202; 281-308; 361-388, 1899.

⁴ CLEMENTS, F. E. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington*, 242:1-512, 1916.

⁵ CLEMENTS, F. E. Plant succession... *Op. cit.*, p. 124-125. ("As an organism, the formation arises, grows, matures and dies [...] The climax formation is the adult organism").

⁶ CLEMENTS, F. E.; VORHIES, C. T. & TAYLOR, W. P. *Principles and methods of bio-ecology*. Washington: Carnegie Institute of Washington Year Book, 1923.

⁷ SHELFORD, V. E. Some concepts of bioecology. *Ecology*, 12(3):456, 1931. Présenté devant Ecological Society of America en décembre 1929.

⁸ DROUIN, J.-M. Contribution à l'histoire du holisme: la philosophie de Jan Christian Smuts. In: LARRÈRE, C. & LARRÈRE, R. (dir.). *La crise environnementale*.

En 1935, le botaniste anglais Arthur George Tansley (1871-1955) propose le mot écosystème (*ecosystem*) à partir du syntagme système écologique (*ecological system*), dans un article polémique qui a pour cible les défenseurs d'une approche organiciste des communautés vivantes.

L'écologie des années 1920-1930, marquée par les travaux des botanistes, est agitée par une controverse qui met en jeu deux conceptions des communautés. La première, défendue notamment par les écologues de l'école de Chicago Frederic Edward Clements (1874-1945) et Victor Elmer Shelford (1877-1968), par le spécialiste de l'Afrique du Sud John Frederick Vickers Phillips (1899-1988), conduit à considérer une communauté de plantes comme un organisme complexe.

S'appuyant sur les recherches de Henry Chandler Cowles (1869-1939) sur les successions végétales des dunes du Lac Michigan³, Clements propose en 1916 de voir la communauté de plantes comme passant par plusieurs stades dont l'ensemble constitue une succession aboutissant, hors perturbation, à une phase nommée climax, sorte d'état d'équilibre entre la communauté et son milieu⁴. "Comme un organisme, une formation naît, grandit, mûrit et meurt [...]. La formation climacique est l'organisme adulte"⁵. Clements intègre ensuite les animaux afin d'étudier, au sein des communautés biotiques vues comme des superorganismes, leurs relations avec les végétaux. Il introduit le concept de biome, unité biogéographique comprenant une formation végétale et la formation animale qui lui est inféodée, et pose les bases de la bio-écologie⁶.

Shelford, qui travaille depuis les années 1910 sur les communautés animales, propose de retenir le biome comme unité fondamentale de l'écologie. Il va jusqu'à comparer un biome à "un organisme amiboïde"⁷.

Enfin, le botaniste et écologue John Phillips, s'appuyant sur les idées de son ami l'homme d'Etat africain Jan Christian Smuts (1870-1950), auteur du néologisme *holism*⁸, discute la notion de communauté biotique et défend les métaphores organicistes de Clements dans trois articles parus en 1934 et 1935, qui provoquent les foudres de Tansley⁹.

La seconde conception relative aux communautés vivantes est défendue notamment par Henry Allan Gleason (1882-1975) et William Skinner Cooper (1884-1978). Le premier rejette l'identification de la communauté végétale à un organisme. Pour lui, "l'hétérogénéité dans la structure

Paris: INRA, 13-15 janvier 1994, p. 193-203. Sur J. Phillips: ANKER, P. *Imperial ecology: environmental order in the British Empire, 1895-1945*. Cambridge (Massachusetts, USA): Harvard University Press, 2001. 352 p.

⁹ PHILLIPS, John. Succession, development, the *climax* and the complex organism: an analysis of concept. *The Journal of ecology*, 22: Part I, 554-571; 23: Part II, 210-246; 23: Part III, 488-508, 1934.

¹⁰ GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53 (1):19, 1926. ("The heterogeneity in the structure of an association may be explained by the accidents of seed dispersal and by the lack of time for complete establishment").

¹¹ GLEASON, H. A. *Op. cit.*, p. 26. ("The behavior of the plant offers in itself no reason at all for the segregation of definite communities").

¹² COOPER, W. S. Fundamental of vegetational change. *Ecology*, 7:391-413, 1926.

¹³ ELTON, C. *Animal Ecology*. Oxford, 1927. Rééd. Londres, Methuen, Science Paperbacks, 1966. Rééd., With new introductory material by Matthew A. Leibold and Timothy J. Wootton, 2001. 296 p.

¹⁴ ELTON, C. *Op. cit.*, p. 50. ("the animal's place in its community").

¹⁵ LOTKA, A. J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1924. 460 p. Rééd., *Elements of mathematical biology*. New-York: Dover, 1956. VOLTERRA, V. & D'ANCONA, N. *Les associations biologiques au point de vue mathématique*. Paris: Hermann, 1935. 97p.

¹⁶ TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16:296, 1935. ("A certain amount of scepticism of the soundness of the conception

d'une association peut être expliquée par des accidents dans la dispersion des graines et par le manque de temps pour leur installation complète"¹⁰. Son article de 1926 se termine par le constat suivant: le comportement des plantes ne justifie en rien la distinction de communautés définies¹¹. Ainsi, les groupements d'individus sont la résultante d'exigences analogues, satisfaites par un même milieu. Les communautés n'ont de réalité que dans les esprits qui les ont conçues: ce ne sont que des foules d'individus. Quant à Cooper, il rejette la notion de climax comme un aboutissement finalisé. En fait, les changements peuvent avoir des causes multiples, et pas seulement ceux que l'on attend pour parvenir au climax. L'évolution de la végétation est parfois si lente qu'elle peut donner l'illusion de la stabilité, mais il n'en n'est rien à l'échelle de l'histoire des plantes¹².

Il faut évoquer aussi l'écologue anglais Charles Sutherland Elton (1900-1991) qui, dans *Animal Ecology* (1927)¹³, adapte les concepts élaborés en écologie végétale à la communauté animale (chapitre 5), structurée sur la base des concepts de chaîne trophique (*food-chain*), de pyramide des nombres (*Pyramid of Numbers*) et de niche écologique ("la place d'un animal dans sa communauté")¹⁴. L'Américain Alfred Lotka (1880-1949) et l'Italien Vito Volterra (1860-1940), de manière indépendante, proposent dans les années 1925-1935 une modélisation mathématique de la dynamique des populations animales¹⁵. Volterra, encore souvent cité, tente d'appliquer aux associations biologiques des méthodes d'études mathématiques.

C'est dans ce contexte scientifique que Tansley exprime "une certaine dose de scepticisme sur la validité de la conception de communauté biotique"¹⁶.

Dans son article de 1935 il vise, à travers son "jeune ami le professeur Phillips", les positions organicistes de son "vieil ami le docteur Clements". Volontairement direct et provocateur, Tansley écrit que

*les articles de Phillips rappellent irrésistiblement l'exposé d'une profession de foi – l'exposé du système clos d'un dogme religieux ou philosophique. Clements apparaît comme le grand prophète et Phillips comme le chef des apôtres, il ne manque pas même la vraie ferveur apostolique*¹⁷.

Au dogme organiciste Tansley oppose une approche systémique. Il rejette l'expression communauté biotique car elle implique qu'il y ait des membres, ce qui n'a pas de sens s'agissant de plantes ou d'animaux. D'une façon générale le terme d'organisme (qui renvoie à un individu), l'ex-

of the biotic community”). Traduit par J.-M. Drouin, *La naissance du concept d'écosystème*, Thèse pour le doctorat de 3^e cycle de Philosophie, Université Paris I, 1984. p. 127.

¹⁷ TANSLEY, A. G. The Use and Abuse, *Op. cit.*, p. 285 (“my old friend Dr Clements and my young friend professor Phillips; “Phillips’ articles remind one irresistibly of the exposition of a creed – of a close system of religious or philosophical dogma. Clements appears like the major prophet and Phillips as the chief apostle, with the true apostolic fervour in abundant measure”). Trad. par J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 107.

¹⁸ TANSLEY, A. G. *Op. cit.*, p. 297. (“This refusal is however far from meaning that I do not realise that various ‘biomes’, the whole webs of like adjusted to particular complexes of environmental factors, are real ‘wholes’, often highly integrated wholes, which are the living nuclei of systems in the sense of the physicist”). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 129.

¹⁹ TANSLEY, A. G. *Op. cit.*, p. 306. (“The fundamental concept appropriate to the biome considered together with all the effective inorganic factors of its environment is the ecosystem [...]. In an ecosystem the organisms and the inorganic factors alike as *components* which are in relatively stable dynamic equilibrium.”). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 148.

²⁰ BERGANDI, D. & BLANDIN, P. Holism vs reductionism: do ecosystem ecology and landscape ecology clarify the debate? *Acta Biotheoretica*, 46(3):185-206, September 1998.

²¹ JØRGENSEN, S. E. *Integration of ecosystem theories: a pattern*, third edition, (first ed. 1992). Kluwer Academic

pression organisme complexe (organismes supérieurs pour les biologistes), sont inadéquats. Il préfère parler de “quasi-organisme” (*quasi organism*), une entité qui ne possède que certaines caractéristiques de l’organisme (notamment celle d’interrelation). Tansley précise:

*ce refus est cependant loin de signifier que je ne sois pas conscient de ce que les différents ‘biomes’, les réseaux vivants dans leur totalité adaptés aux combinaisons de facteurs environnementaux, sont de véritables ‘totalités’, souvent des totalités hautement intégrées, qui sont les noyaux vivants de systèmes dans le sens où le physicien emploie ce mot*¹⁸.

Il critique aussi l’approche finaliste qui fait de la succession un processus aboutissant nécessairement à un seul type de climax par région climatique. Avec Cooper, il considère que ce processus n’est qu’un cas particulier d’une évolution qui se produit à des échelles temporelles beaucoup plus longues. En conséquence:

*le concept fondamental qui convient au biome considéré avec tous les facteurs inorganiques à l’œuvre dans son milieu est l’écosystème [...]. Dans un écosystème les facteurs organiques aussi bien qu’inorganiques sont des composants qui sont en équilibre dynamique relativement stable*¹⁹.

L’introduction de la problématique des facteurs du milieu n’est pas novatrice, ils sont pris en compte depuis plus d’un siècle. La nouveauté tient dans leur intégration dans une entité nouvelle. Les facteurs biotiques (représentés par le biome) et les facteurs abiotiques (conditions physico-chimiques) forment désormais un système. De plus, les activités humaines constituent un facteur biotique intégrable à l’écosystème.

Le débat théorique holisme/réductionnisme concerne d’autres domaines (physique, sociologie, biologie). Cependant, en écologie, la nécessité d’une approche holistique a souvent été réaffirmée et, paradoxalement, le concept d’écosystème a ultérieurement souvent été utilisé pour conforter celle-ci. La volonté de construire l’écologie en opposition aux disciplines réductionnistes par excellence que sont la génétique ou la biologie moléculaire n’y est pas étrangère²⁰.

Les deux approches qui s’affrontent dans les années 1930-1940, la première réductionniste/analytique (qui distingue et sépare), la seconde holistique/intégratrice, peuvent être (ré)conciliées. “Analyse et synthèse pourraient être considérées comme les deux côtés d’une même pièce”²¹.

Publishers, 2002. p. 9. ("Analysis and synthesis should be considered as the two sides of the same coin").

L'attitude systémique consisterait alors à passer des parties au tout, en rendant compte des propriétés du niveau supérieur par l'intégration des phénomènes du niveau inférieur.

La théorie générale des systèmes

On attribue à Lindeman la création du concept moderne d'écosystème car il intègre les approches trophiques et énergétiques, jusque là cantonnées à des disciplines appliquées. L'écosystème rencontre alors la théorie générale des systèmes, sorte d'extension de la thermodynamique, qui s'applique à de nombreux domaines.

Le biologiste américain Raymond Lindeman (1916-1942), s'appuyant notamment sur les apports de son professeur, Georg Evelyn Hutchinson (1903-1991), interprète les données qu'il a lui-même recueillies à l'occasion d'une étude d'un lac du Minnesota²². Dépassant l'alternative relative à l'étude des groupements végétaux: description (statique) ou succession (dynamique), il propose de se centrer sur "le lien entre, d'une part, les relations trophiques, ou relations d'utilisation de l'énergie à l'intérieur de l'unité formée par la communauté, et, d'autre part, le processus de succession"²³. Le concept d'écosystème et l'approche biogéochimique de Vernadsky²⁴ fournissent un cadre théorique à son étude qualitative et quantitative (les masses sont converties en valeurs calorimétriques) des cycles trophiques. Les méthodes sont importées de la physique et de la chimie, les références à la thermodynamique sont implicites (son approche est réductionniste), les possibilités d'application économique sont ouvertes. Et surtout: "les analyses des cycles de relations trophiques indiquent qu'une communauté biotique ne peut être clairement différenciée de son environnement abiotique: l'écosystème doit être dès lors considéré comme l'unité écologique fondamentale"²⁵.

Il s'agit véritablement d'un acte fondateur de la théorie écosystémique, une théorie qui permet de penser l'écosystème comme une totalité, et pas seulement comme un ensemble intégrant une biocénose et un biotope, de penser les relations trophiques comme des transferts d'énergie.

Le contexte de la Deuxième guerre mondiale explique en partie le fait que son œuvre novatrice ne soit valorisée que dans les années 1950. D'autres facteurs ont pesé: la disparition précoce de Lindeman, la nécessité d'une approche pluridisciplinaire qui se heurte aux cloisons disciplinaires, la difficulté à s'approprier un système qui intègre le vivant et le milieu en une seule entité, un réductionnisme choquant pour les biologistes qui peinent à accepter de

²² LINDEMAN, R. L. Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. *The American Midland Naturalist*, 26:637-638, 1940.

HUTCHINSON, G. E. Studies on Connecticut lake sediments. II. Chemical analyses of a core from Linsley Pond, North Branford. *Amer. J. Sci.*, 238:493-517, 1940.

HUTCHINSON, G. E. Limnological studies in Connecticut. IV. Mechanism of intermediary metabolism in stratified lakes. *Ecol. Monogr.*, 11:21-60, 1941.

²³ LINDEMAN, R. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23:399-418, 1942. Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, 164-215.

²⁴ Le géologue Vladimir Ivanovitch Vernadsky (1863-1945) est le créateur du concept de biosphère (1926), le terme a été proposé en 1875 par le géologue autrichien Edouard Suess (1831-1914).

²⁵ LINDEMAN, R. The trophic-dynamic... *Op. cit.*, p. 415. Dans les années 1940, écosystème est en concurrence avec biogéocénose, introduit par l'écologue soviétique V. N. Sukatchev.

rendre compte du fonctionnement d'un lac par le seul formalisme mathématique²⁶.

Le silence relatif de la décennie 1940-50²⁷ sur Lindeman est rompu par la publication en 1953 de *Fundamentals of ecology* d'Eugène Pleasants Odum (1913-2002), devenu une référence pour tous les écologues²⁸. Il est centré sur la théorie de Lindeman et profondément marqué par les apports du jeune frère de l'auteur, Howard Tresor Odum (1924-), spécialiste de chimie nucléaire.

Aux principes classiques de la thermodynamique, E. P. Odum propose d'ajouter celui "du maximum de puissance", attribué à Lotka, qui explique la dynamique des systèmes écologiques par leur capacité à utiliser les flux énergétiques d'une manière particulière.

Plusieurs concepts intégrateurs ont précédé celui d'écosystème, notamment ceux de formation, d'association et de biocénose. Le premier a été développé dans le domaine de la géographie botanique. Le second a été proposé par un zoologue, indépendamment des travaux conduits en écologie végétale. De plus, on verra que si Lindeman a pu construire sa théorie à partir du modèle du lac, c'est parce que la limnologie a été constituée par des auteurs du XIX^e siècle.

La fécondité conceptuelle de la géographie botanique écologique

Au début du XIX^e siècle, le grand naturaliste voyageur Alexander von Humboldt (1769-1859) définit ainsi la géographie botanique et dessine son programme:

C'est cette science qui considère les végétaux sous les rapports de leur association locale dans les différents climats. Vaste comme l'objet qu'elle embrasse, elle peint à grands traits l'immense étendue qu'occupent les plantes, depuis la région des neiges perpétuelles jusqu'au fond des océans, et jusque dans l'intérieur du globe, où végètent, dans des grottes obscures, des cryptogames aussi peu connues que les insectes qu'elles nourrissent. [...].

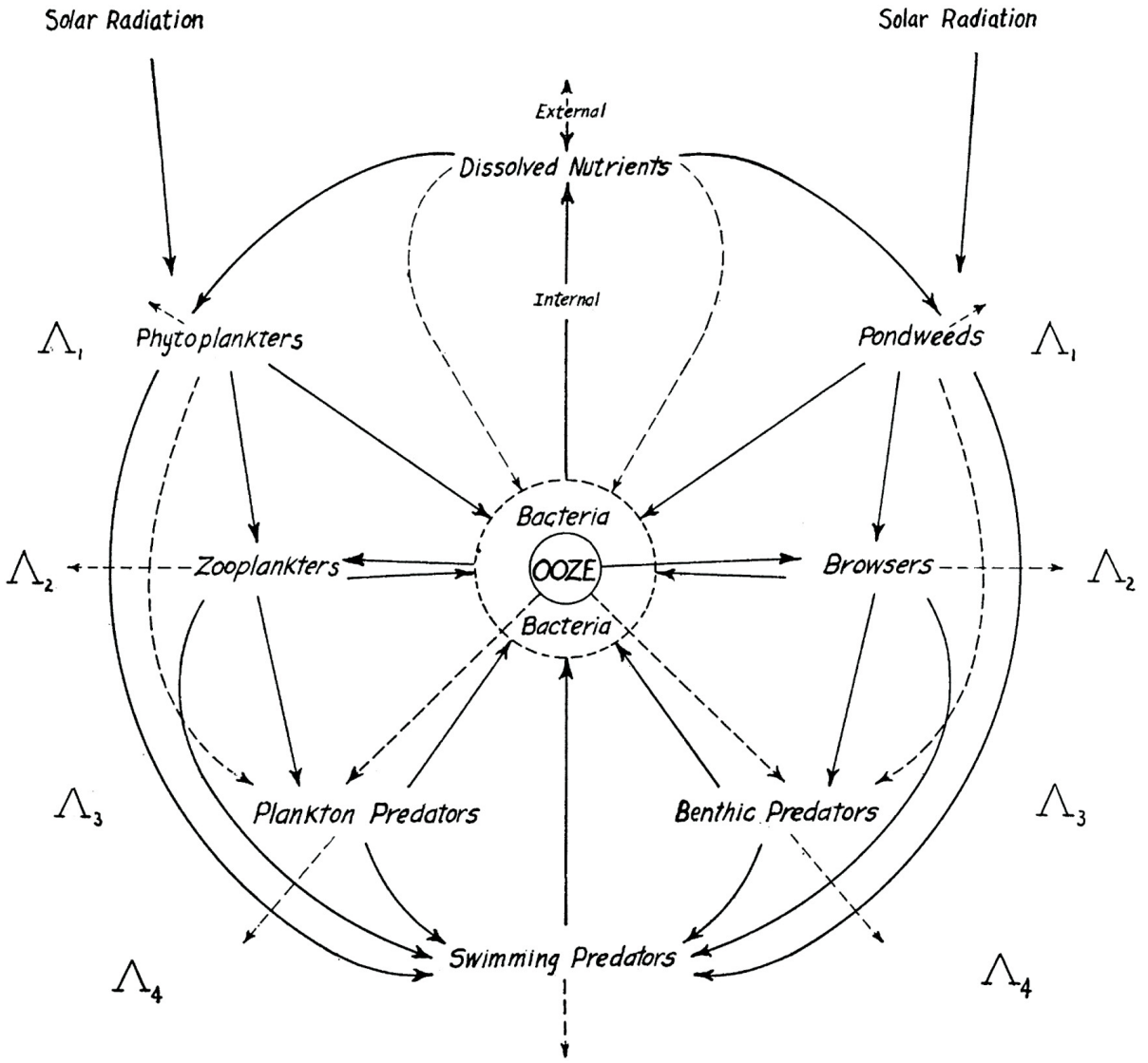
La géographie des plantes ne range pas seulement les végétaux selon les zones et les hauteurs différentes auxquelles ils se trouvent; elle ne se contente pas de les considérer selon les degrés de pression atmosphérique, de température, d'humidité et de tension électrique, sous lesquels ils vivent: elle distingue parmi eux, comme parmi les animaux, deux classes qui ont une manière de vivre et, si l'on ose le dire, des habitudes très-différentes. Les uns croissent isolés et épars [...]. D'autres plantes, réunies en société comme les fourmis et les abeilles, couvrent des terrains immenses, dont elles excluent toute espèce hétérogène²⁹.

²⁶ Ludwig von Bertalanffy aussi a vécu cette période de résistance à la fin des années 1930, face à sa théorie des systèmes ouverts. Le contexte est plus favorable après la Guerre, comme le montre la réception des travaux de Norbert Wiener sur la cybernétique (1948), de ceux de Claude E Shannon (1916-2001 et Warren Weaver (1894-1978) sur la théorie de l'information (1949), de John von Neumann (1903-1957) et Oskar Morgenstein (1902-1977) sur la théorie des jeux (1947).

²⁷ On peut retenir A. Mac Fadyen, The meaning of productivity in biological systems, *The Journal of Animal Ecology*, 17(1): 1948. Ainsi que des recherches qui mobilisent la notion de niveau trophique.

²⁸ ODUM, E. P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphie: W.-B. Saunders Company, 1953.

²⁹ HUMBOLDT, A. de. *Essai sur la géographie des plantes*. Paris: Schoell et Tübingue, Cotta, 1807, p. 14-15. Rééd. Nanterre: Éditions Européennes Érasme, 1990.



Reproduction du modèle proposé par Raymond Lindeman pour décrire les relations trophiques en écosystème lacustre. "The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology". *Ecology*, 23(4):399-418, octobre 1942.

Ainsi, en quelques lignes, Humboldt propose une première définition de l'association et trace les lignes d'un programme de recherche développé au cours du XIX^e siècle. Il est à l'origine de deux traditions de la géobotanique, physionomique et floristique.

Les grandes formations végétales du monde: forêts tropicales humides et sèches, savanes, déserts, forêts méditerranéennes et de feuillus, steppes, taïgas et toundras ont des physionomies caractéristiques, déterminées par les climats (latitude, altitude) et les types de végétation qui dominent. L'identification des espèces ou des taxons dominants, qui marquent le plus le paysage par le nombre d'individus et par leur impact visuel, conduit Humboldt à distinguer

quelques formes générales auxquelles se réduisent la plupart des autres, et qui présentent autant de familles ou groupes plus ou moins analogues entre eux. Je me borne à nommer quinze de ces groupes, dont la physionomie offre une étude importante au peintre paysagiste: 1° la forme des scitaminées (musa, heliconia, strelitria); 2° celle des palmiers; 3° les fougères arborescentes; 4° la forme des arum, des pothos et des dracontium; 5° celle des sapins (taxus, pinus); 6° tous les folia acerosa; 7° celle des tamarins (mimosa, gleditsia, porlieria); 8° la forme des malvacées (sterculia, hibiscus, ochroma, cavanillesia); 9° celle des lianes (vitis, paullinia), 10° celle des orchidées (epidendrum, serapias); 11° celle des raquettes (cactus); 12° celle des casuarines, les equisetum; 13° celle des graminées; 14° celle des mousses; 15° enfin, celle des lichens.

*Ces divisions physionomiques n'ont presque rien de commun avec celles que les botanistes ont faites jusqu'à ce jour selon des principes très-différens; il ne s'agit ici que des grands contours qui déterminent la physionomie de la végétation*³⁰.

³⁰ HUMBOLDT, A. de. *Op. cit.*, p. 31-32.

On peut s'arrêter sur une importante question posée en 1838 par le botaniste de Göttingen (Basse Saxe) August Heinrich Rudolf Grisebach (1814-1879): "la question qui doit nous préoccuper ici est de savoir s'il est possible d'établir les critères climatiques des flores naturelles ou si l'on doit se contenter de critères botaniques pour les délimiter". Il répond en créant le concept de "formation phytogéographique" (*pflanzengeographische formation*).

Un groupe de plantes présentant un caractère physionomique défini, comme une prairie, une forêt etc. Elle est tantôt constituée par une seule espèce, tantôt par un complexe d'espèces dominantes appartenant à une même famille, tantôt enfin par un agrégat d'espèces qui, bien

*que différentes, présentent dans leur organisation quelque particularité commune*³¹.

³¹ GRISEBACH, A. H. R. Über den Einfluss des Klima auf die Begränzung der Natürlichen Floren. *Linnaea*, 12, 1838, publié par D. F. L. Schlechtendal, 1838. p. 160 et p. 166.

Il s'agit d'une définition physionomique, avec une dose de floristique. Grisebach crée 54 puis 60 formes de végétation regroupées dans un système physionomique élaboré à partir de l'analyse comparative de la morphologie des végétaux (troncs, branches, feuilles). "Les formes végétales et leurs rapports avec les formations botaniques se présentent comme dépendant du climat"³².

³² GRISEBACH, A. H. R. *La végétation du globe d'après sa disposition suivant les climats*. Paris: J. B. Baillière et Fils, 1875. p. 12. 1^{er} éd. Allemande: *Die Vegetation der Erde*. 2 Vol. Leipzig: Engelmann, 1872. 2nd éd. Allemande, 1884.

D'autres phytogéographes créent leur propre système: Carl Georg Oscar Drude (1852-1933) identifie 14 formations pour les seules forêts allemandes (1890)³³. Les systèmes proposés par Ernest H. Ludwig Krause (1839-1903), par Roscoe Pound (1870-1964) et F. E. Clements, proches de celui de Drude, rangent les plantes dans 7 grands groupes contenant 34 sous groupes³⁴. Le danois Christen Christiansen Raunkiaer (1860-1938) retient les modalités d'adaptation pendant la saison défavorable (hivernale, sèche) qui déterminent cinq grands types biologiques pour les plantes à fleurs³⁵.

³³ DRUDE, O. *Manuel de Géographie botanique*. trad. G. Poirault. Paris: Klincksieck, 1897. 1^{ère} éd., *Handbuch der Pflanzengeographie*. Stuttgart: L. Engelhorn, 1890.

³⁴ KRAUSE, E. H. L. Die Einteilung der Pflanzen nach ihrer Dauer. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 1891. p. ix. POUND, R. & CLEMENTS, F. E. *The Phytogeography of nebraska. I. General Survey*. Lincoln, Nebraska, 1898.

Cependant, la multiplication des systèmes et l'atomisation du concept initial noient la tradition physionomique dans une sorte d'inflation sémantique nuisible à son usage.

³⁵ RAUNKIAER, C. Types biologiques pour la géographie botanique. *Bulletin de l'Académie des sciences et lettres du Danemark*, 1905. – The life forms of plants and statistical plant geography, 1934. *Coll. Papers*. Oxford.

Les représentants de la seconde grande tradition de la géographie botanique cherchent à identifier les groupements végétaux par leur composition floristique. Humboldt en est aussi à la source. Il décrit des associations composées de plusieurs espèces, comme l'"association de l'*Erica vulgaris*, de l'*Erica tetralix*, des *Lichen icmadophila* et *hoematomma*". Ces espèces caractéristiques sont les plus régulièrement représentées dans l'association de bruyères (*Erica*) considérée ici.

*Quoique le phénomène des plantes sociales paraisse appartenir principalement aux zones tempérées, les tropiques en offrent cependant plusieurs exemples. Sur le dos de la longue chaîne des Andes, à trois mille mètres de hauteur, s'étendent la brathis juniperina, le jarava (genre de graminées voisin du papporophorum), l'escallonia myrtilloides, plusieurs espèces de molina, et surtout tourrettia, dont la moelle donne une nourriture que l'Indien indigent se dispute quelquefois avec les ours. Dans les plaines qui séparent la rivière des Amazones et le Chinchipe, on trouve ensemble le croton argenteum, le bougainvillea et le godoya; comme dans les Savanes de l'Orénoque, le palmier mauritia, des sensibles herbacées et des kyllingia*³⁶.

³⁶ HUMBOLDT, A. de *Op. cit.*, p. 18-19.

Il évoque ici les apports de son voyage de cinq ans en "Amérique équinoxiale" de 1799 à 1804.

Le botaniste suisse Augustin Pyramus de Candolle (1778-1841) développe un programme de recherche qui s'inscrit dans le cadre de cette approche. Il propose d'identifier les communautés végétales sur la base de la comparaison d'inventaires aussi exhaustifs que possible, afin de repérer les espèces caractéristiques d'associations, statistiquement les plus présentes dans un même milieu, même si elles impactent peu la physionomie du paysage³⁷. C'est le cas par exemple de *Scilla lilio-hyacinthus* (*Scille lys-jacinthe*), caractéristique d'association de la hêtraie sapinière submontagnarde d'Auvergne, présente autour du lac Pavin. Les hêtres et les sapins déterminent la physionomie du paysage, alors que l'herbacée, même si elle peut atteindre un mètre, ne fleurit le sous-bois qu'en avril-mai.

D'autres auteurs enrichissent la tradition floristique, tel le botaniste danois Jean-François Schouw (1789-1852) qui introduit des innovations comme la définition du type de végétation, en accord avec la composition floristique³⁸. Le nom des associations se termine par *etum*. Par exemple, une association dont l'espèce dominante est le Hêtre (*Fagus sylvatica*) sera appelée *Fagetum*.

La réalité de l'association est posée. La reconnaissance ou non de ces découpages et de leur répétitivité sur le terrain est une question épistémologique fondamentale en écologie, débattue jusqu'à nos jours comme on l'a vu.

Alphonse de Candolle (1806-1893), qui suit les traces de son père, pose de nouvelles questions, comme celle de la détermination historique de la distribution des plantes, ou les problèmes d'échelle pour distinguer les influences climatiques. Il est intrigué par le fait que "les plantes n'ont une habitation conforme au climat que dans certaines circonstances, dans certains pays". Depuis peu,

*les progrès de la géologie ont fait luire sur les sciences naturelles un jour nouveau [...]. Ainsi, lorsque la distribution actuelle des espèces paraît bizarre, lorsqu'elle n'est pas conforme aux conditions modernes des climats, c'est probablement parce que les circonstances géologiques et physiques précédentes ont influé sur elles*³⁹.

En 1874 il va plus loin en proposant une classification des "groupes physiologiques" sur la base de deux facteurs: l'humidité et la chaleur. Ce faisant, les "groupes physiologiques" deviennent des entités identifiées par leur mode de vie. Par exemple, la végétation "japonico-virgino-maderensi-méditerranéenne" est "mésotherme" (elle exige une cha-

³⁷ CANDOLLE, A.-P. de. "Géographie botanique". In: CUVIER, Frédérique (ed.). *Dictionnaire des sciences naturelles*. vol. 18. Paris et Strasbourg: Levrault, 1820. p. 359-422.

³⁸ SCHOUW, J. F. *Grundtraek til almindelig Plantegeografie*. København, 1822. Trad. *Grundzüge der allemeinen Pflanzengeographie*. Berlin, 1823.

³⁹ CANDOLLE, A. de. *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes à l'époque actuelle*. 2 vol., 1855. p. XI et p. XII.

⁴⁰ CANDOLLE, A. de. Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne. *Archives des sciences de la Bibliothèque universelle*, 1874. p. 9.

leur et une humidité modérées)⁴⁰. Il crée ainsi le groupe des végétations “mégathermes” (qui exigent une forte chaleur et beaucoup d’humidité), “xérophiles” (qui exigent chaleur et sécheresse), “mésothermes”, “Hekistothermes” (arctiques et antarctiques). L’écologie est en train de conquérir son autonomie par rapport à la géographie.

Des orientations critiques sont apportées par le botaniste autrichien Anton Joseph Ritter Kerner von Marilaün (1831-1898). Il explore la voie ouverte par Grisebach afin de résoudre les contradictions contenues dans la définition originelle de la formation, qui emprunte aux deux traditions de la phytogéographie. Von Marilaün s’appuie aussi sur les travaux de son compatriote Siegfried Reissek (1819-1871) qui, en 1856, a étudié les phénomènes de succession sur les îles du Danube.

Certes, comme ses prédécesseurs, von Marilaün étudie les relations des formations végétales avec le climat et le sol, leur développement dans le temps. Cependant, il amorce ici une véritable révolution: pour définir les groupes végétaux, il ne part pas de l’étude de leur environnement comme le veut la tradition phytogéographique depuis le début du XIX^e siècle, mais des discontinuités naturelles, intrinsèques de la végétation. Les résultats de cette approche originale ouvrent la voie à la phytosociologie⁴¹.

⁴¹ KERNER VON MARILAÜN, A. J. R. *Das Pflanzenleben der Donauländer*. Innsbruck: Wagner, 1863. 2^e éd., 1929. Trad. H. S. Conard, *The background of plant ecology. The plants of the Danube basin*. Iowa State University Press Ames, 1951. Rééd., New York: Arno Press, 1977.

Entre la fin du XIX^e siècle et le début du XX^e siècle un botaniste danois, Eugen Warming (1841-1924), réalise une synthèse des travaux de géobotanique et propose un programme de recherche écologique centré sur la problématique des communautés végétales (*Plantensamfund*), dans le premier traité qui utilise le terme écologie dans son titre⁴².

⁴² WARMING, E. *Plantensamfund Grundtræk af den Ækologiske Plantegeografi*. København: P. G. Philipsen, 1895. 335 p. Trad. Emil Knoblauch, *Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie. Eine Einführung in die Kenntniss der Pflanzenvereine*. Berlin, 412 p. Ed. augmentée, avec VAHL, M. *Oecology of Plants. An Introduction to the Study of Plant-Communities*. Oxford: Clarendon Press, 1909. 422 p.

Dans l’introduction, Warming distingue la géographie botanique floristique de la géographie botanique écologique.

La géographie botanique écologique poursuit des objectifs complètement différents [de ceux de la géographie botanique floristique]. Elle nous enseigne comment les plantes ou les communautés végétales ajustent leurs formes et leurs comportements aux facteurs effectivement agissants, tels que les quantités d’eau, de chaleur, de lumière, de nourriture, etc. qui se trouvent disponibles. [Warming renvoie ici à une note infrapaginale dans laquelle il rappelle que le terme écologie est dû à Haeckel].

Un coup d’œil au hasard montre que les espèces, en aucune façon, disposent leurs individus uniformément sur l’ensemble de l’aire sur laquelle elles se trouvent, mais se groupent en communautés à la physionomie très variée. La première tâche, aisée, consiste à trouver quelles espèces

sont couramment associées dans des habitats semblables (stations). Cette tâche facile implique seulement de déterminer ou de décrire une série de faits. Une autre opération, qui ne présente pas de grande difficulté non plus, consiste à décrire la physionomie de la végétation et du paysage.

La tâche la plus urgente et la plus difficile consiste à répondre à la question suivante: pourquoi chaque espèce a ses propres habitudes et habitats, pourquoi les espèces se rassemblent-elles pour former des communautés définies possédant une physionomie caractéristique? Ces problèmes conduisent à étudier l'économie des plantes, leurs exigences vis-à-vis de leur milieu et les moyens qu'elles emploient pour utiliser les conditions qui les entourent, pour adapter leurs structures externes et internes, et leur physionomie, c'est-à-dire finalement à prendre en considération les formes de croissance des plantes⁴³.

⁴³ WARMING, E. *Lehrbuch*. Op. cit., Introduction, 1896. p. 2-3.

Warming, sur la base des associations végétales, crée la catégorie des "groupes d'associations" (*Vereinsklassen* ou *Formationsklasse*), afin de regrouper plusieurs associations. C'est là une innovation importante, car il prend en compte un niveau d'intégration supérieur⁴⁴.

⁴⁴ WARMING, E. *Lehrbuch*, 1896. Chapitre 4, p. 10. *Oecology of Plants*, 1909. p. 131.

Cependant, le nombre de "groupes d'association" étant élevé, l'auteur est conduit à d'autres regroupements basés sur le facteur humidité. Il propose alors la communauté des hydrophytes (*hydrophytenvereine*, dans les milieux aquatiques), celle des xérophytes (*xerophytenvereine*, qui supportent des conditions de sécheresse extrêmes), celle des halophytes (*halophytenvereine*, sur les sols salés), celle des mésophytes (*mesophytenvereine*, dans des régions aux précipitations modérées). Il reprend ainsi des termes connus, mais leur donne un autre contenu. Évidemment, chaque communauté est composée de beaucoup d'espèces, de plusieurs "groupes d'associations" et représente donc une combinaison de "formes de croissance"⁴⁵.

⁴⁵ WARMING, E. *Lehrbuch*. Cinquième Section, 1896. p. 291-292, p. 299 et suiv. Sixième Section, p. 311 et suiv.

Dans l'édition anglaise de 1909, Warming ajoute la communauté des héliophytes (plantes des marais), des oxylophytes (formations sur sol acide), des lithophytes (formations sur rochers), des psychophytes (formations sur sols froids), des psammophytes (formations sur sables et graviers), des éremophytes (formations sur déserts et steppes), des chersophytes (formations sur terres incultes), des psilophytes (formations de savane), des formations sclérophylles (comprenant la garrigue et le maquis), des formations de conifères.

Il en résulte une classification plus fine, que l'auteur considère comme entièrement nouvelle.

Finale­ment, Warming considère plusieurs niveaux d'intégration: plante, association de plantes, groupe d'asso­ciations, communautés. De la combinaison de "formes de croissance" émerge un faciès caractéristique d'une commu­nauté donnée. Cette combinaison est déterminée par le fait que les espèces qui composent la communauté ont des besoins semblables (nourriture, lumière, humidité, etc.), ou bien que certaines sont dépendantes d'autres espèces (dans le cas des saprophytes par exemple). Dans son sys­tème, les "formes de croissances" sont appelées à devenir de véritables entités avec des "caractères biologiques" propres, inscrivant l'écologie dans une perspective organiciste.

Le XIX^e siècle a donc produit de nombreux travaux et réflexions qui nourrissent les débats et controverses du XX^e siècle, relatifs à la recherche d'entités intégratrices permettant de rendre la nature plus lisible dans les modes de répartition, de regroupement et de relation des êtres vivants avec le milieu.

D'autres recherches se développent en dehors du champ de la botanique et de la géographie botanique. Elles visent aussi à identifier des unités qui seront intégrées par le concept d'écosystème.

Biocénose et microcosme

En 1869 le zoologiste allemand Karl August Möbius (1825-1908) est envoyé en mission pour étudier l'ostréicul­ture. En Prusse comme en France, l'épuisement des bancs d'huîtres compromet l'avenir d'une activité littorale naissante.

Dans un livre publié en 1877, il tire les conclusions de son voyage d'étude sur la côte atlantique:

l'histoire de l'appauvrissement des bancs d'huîtres français est très instructive. Quand les bancs de Cancale ont été presque privés de leurs huîtres, en raison de la pêche excessive, sans aucune protection, les coques (Cardium edule) s'installèrent et occupèrent la place des huîtres; et de vastes hordes de moules (Mytilus edulis) dans des circonstances semblables apparurent sur les bancs épuisés près de Rochefort, Marennes et sur l'île d'Oléron. Le territoire d'un banc d'huîtres n'est pas seulement habité par des huîtres mais aussi par d'autres animaux. [...] La science ne possède pas, jusqu'à présent, de mot par lequel une telle communauté de vie puisse être désignée; de mot désignant une communauté dans laquelle la somme des espèces et des individus, étant mutuellement limitée et sélectionnée par les conditions extérieures moyennes de vie, a par voie de reproduction, continué à occuper un territoire défini. Je propose le

⁴⁶ MÖBIUS, K. *Die Auster und die Austernwirtschafts*. Berlin: Verlag Von Wiegandt, Hempel et Parey, 1877. p. 1-126 avec 9 gravures. Traduction anglaise par H. J. Rice, *Report of the U.S. Commission of Fish & Fisheries (1880)*. Washington, 1883. p. 683-751. (Citations p. 721 et p. 723).

⁴⁷ FOREL, Alphonse F. *Le Léman*: monographie limnologique. Lausanne: Rouge, 3 vol., 1892-1895. Réimpression 1998, Slatkine Genève. Tome 1: 543 p, tome 2: 651 p, tome 3: 715 p.

⁴⁸ FORBES, S. A. The lake as a microcosm, lu le 25 février 1887 devant l'Association scientifique de Peoria; version imprimée dans *Bulletin of the Scientific Association (Peoria, IL)*, 77-87, 1887. Version imprimée in et reproduit dans *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 15: 537-550, 1925. Trad. par Jean-Marc Drouin, *La naissance du concept d'écosystème*. Thèse pour le doctorat de 3^e cycle de Philosophie, Université Paris I, 1984. p. 70-90. Reproduit dans *Ecological Investigations of Stephen Alfred Forbes*. New York: Arno Press, 1977.

⁴⁹ FORBES, S. A. The lake as a microcosm. *Op. cit.*, p. 77. ("A lake is to the naturalist a chapter out of the history of a primeval time, for the conditions of life there are primitive, – the forms of life are, as a whole, relatively low and ancient, and the system of organic interactions by which they influence and control each other has remained substantially unchanged from a remote geological period". Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 71.

⁵⁰ FORBES, S. A. *Op. cit.*, p. 79. ("the system of natural interactions by which this mere collocation of plants and animals has been organized as a settled and prosperous community"; "It forms a little world within itself, – a microcosm"). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 76.

⁵¹ FORBES, S. A. *Op. cit.*, p. 87. ("A general community of interests"; "the beneficent power of natural selection"). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 89.

⁵² Après avoir été en concurrence avec biosystème (association de biocénose et de biotype).

terme biocénose (de bios, vie, et koïnoïn, avoir quelque chose en commun) pour une telle communauté. Toute modification d'un des facteurs déterminants d'une biocénose produit des modifications d'autres facteurs de celle-ci. Si l'une quelconque des conditions extérieures de vie s'écartait pendant longtemps de sa moyenne précédente, c'est toute la biocénose, ou communauté, qui serait transformée. Elle serait également transformée, si le nombre d'individus d'une espèce donnée augmentait ou diminuait à cause de l'intervention de l'homme, si une nouvelle espèce disparaissait complètement, ou si une nouvelle espèce entrait dans la communauté⁴⁶.

Ainsi, une modification d'un facteur entraîne, comme dans une réaction en chaîne, des modifications d'autres facteurs. Si ces modifications perdurent, toute la biocénose est affectée.

Tandis que Möbius est en mission, François Alphonse Forel (1841-1912), un jeune médecin suisse professeur d'anatomie et de physiologie, se lance dans une longue étude du lac Léman. Son programme de recherche prévoit l'analyse des relations entre les espèces vivantes et celle des facteurs physiques et chimiques de l'environnement du lac. La *monographie limnologique* qu'il publie entre 1892 et 1895 propose le terme limnologie défini comme "l'océanographie des lacs"⁴⁷. Il reprend les concepts de communauté de vie et de biocénose de Möbius, il est aussi marqué par les travaux de l'entomologiste officiel de l'Etat de l'Illinois Edward Forbes (1844-1930) et par ceux de l'inventeur du terme plancton, Victor Hansen.

Enfin, sous le titre *The lake as a microcosm*, Forbes présente en 1887 un petit texte qui analyse la vie lacustre dans l'Illinois⁴⁸. L'auteur choisit ce type de milieu car:

un lac est pour le naturaliste une page détachée de l'histoire des premiers âges, les conditions de vie y sont en effet primitives et les formes de vie y sont, dans l'ensemble, relativement inférieures et archaïques et le système des interactions organiques par lesquelles elles s'influencent et se contrôlent mutuellement n'a pas changé pour l'essentiel depuis une période géologique éloignée⁴⁹.

Selon l'auteur, "cet îlot constitue un petit monde en lui-même – un microcosme", c'est-à-dire "une totalité organique" isolée, que l'esprit humain est capable d'appréhender. Ainsi, l'inventaire de la faune et de la flore semble pouvoir être exhaustif. Il est le préalable à l'étude du "système des interactions naturelles [notamment trophiques] qui ont organisé cette simple réunion de plantes et d'animaux en une communauté stable et prospère"⁵⁰, dont l'or-

⁵³ BLANDIN, P. & LAMOTTE, M. Recherche d'une identité écologique correspondant à l'étude des paysages: la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'écologie*, 19(4): 547-555, 1988.

Bibliographie

ACOT, P. *Histoire de l'écologie*. Paris: Presses Universitaires de France, 1988.

BERGANDI, D. Les métamorphoses de l'organicisme en écologie: de la communauté végétale aux écosystèmes. *Revue d'Histoire des Sciences*, 52(1):5-31, 1999.

DELÉAGE, J.-P. *Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature*. Paris: La Découverte, 1991. Republié sous le titre: *Une histoire de l'écologie*. Paris: Seuil, 2000.

DROUIN, J.-M. *La naissance du concept d'écosystème*. Thèse pour le doctorat de 3^e cycle de philosophie, 1984.

DROUIN, J.-M. *Réinventer la nature, l'écologie et son histoire*. Paris: Desclée de Brouwer, 1991. Republié sous le titre: *L'écologie et son histoire*. Paris: Flammarion, 1993.

DURY, P. Étude comparative et diachronique des concepts écosystème et écosystème. *Meta: journal des traducteurs/Meta: Translators' Journal*, 44(3):485-499, 1999.

MATAGNE, P. *La naissance de l'écologie*. Paris: Ellipse, coll. LMD, 2009.

Patrick Matagne est maître de conférences en épistémologie et histoire des sciences à l'IUFM du Nord/Pas-de-Calais. Il est titulaire d'un DEA d'Épistémologie et d'Histoire des Sciences et des Institutions Scientifiques des Universités Paris 7 et Paris 13 et d'une Thèse d'Histoire des Sciences et des Techniques (Université Paris 7). Ses travaux de recherche sont orientés vers la compréhension des évolutions et des enjeux écologiques et environnementaux actuels par une mise en perspective historique et épistémologique.

patrick.matagne@lille.iufm.fr

dre est produit par une "communauté générale d'intérêt" et par le "pouvoir bénéfique de la sélection naturelle"⁵¹.

Le néologisme biocénose, avec ses équivalents anglais (*biotic community*) et allemand (*Lebensgemeinschaft*) entre dans le langage des scientifiques au début du XX^e siècle. Tansley précise dans son article de 1935 que les européens préfèrent le terme biocénose à celui de biome. Cependant, si le petit livre de Möbius connaît un grand succès, le concept de biocénose s'impose seulement à partir des travaux de Forbes.

Aujourd'hui, la biocénose est définie comme l'ensemble des êtres vivants (virus, champignon, bactéries, végétaux, animaux) coexistants dans un milieu donné. Ainsi, la biocénose est composée de trois grands groupes écologiques: les producteurs (végétaux), les consommateurs (animaux) et les décomposeurs (bactéries, champignons), qui tissent un réseau trophique complexe. On distingue quelquefois la phytocénose (communauté végétale) et la zoocénose (communauté animale).

Cependant, l'écologie n'est pas réductible à la biocénotique. Dès le début du XX^e siècle, elle comprend la synécologie, assimilable à la biocénotique, mais aussi l'autoécologie, centrée sur l'étude de l'organisme en relation avec son milieu.

Conclusion

L'écologie, au cours de son histoire, est devenue de plus en plus intégratrice: individu, population (monospécifique), métapopulation (distribution discontinue à cause de sa fragmentation géographique), communauté, écosystème, biosphère, entrent désormais dans son champ.

Le XIX^e siècle et le début du XX^e siècle ont apporté notamment: association, formation, communauté, communauté biotique, biocénose, biome, superorganisme, quasi organisme. De ce foisonnement terminologique et conceptuel est sorti écosystème, qui s'est progressivement imposé⁵².

Il a été conçu dans le cadre d'une approche dynamique de l'écologie, comme une entité relativement homogène, et s'est inscrit en rupture avec les conceptions organicistes alors dominantes.

Aujourd'hui, d'autres propositions sont en débat, comme l'écocomplexe⁵³, qui intègre des systèmes d'écosystèmes. Le statut de l'écosystème est également interrogé à l'aune du paysage, une entité hétérogène délimitant un territoire perçu par les populations, et résultant à la fois de l'interaction de facteurs naturels et humains.