

## EXTINCTION ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

---

*Julien Delord*

Cet article constitue une remise en perspective épistémologique des théories actuelles sur les extinctions d'espèces en relation avec le fonctionnement des écosystèmes. Le sujet est en vogue à l'heure où les écosystèmes sont victimes de dégradations environnementales d'une ampleur et d'une systématité inégalées dans l'histoire humaine. Mais surtout, il s'agit d'un sujet aux enjeux scientifiques multiples: prédire plus précisément les risques d'extinction des espèces dans des écosystèmes perturbés, mieux comprendre l'impact des extinctions d'espèces et de manière globale définir des principes qui permettent de construire des ponts entre l'écologie des populations et l'écologie écosystémique. Après un rappel succinct des termes de la problématique, et en particulier de la difficile évaluation de l'influence de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, nous présenterons les trois grands courants épistémologiques que sont le probabilisme, le mécanisme et enfin l'organicisme, qui marquent de leur empreinte les hypothèses et les théories avancées pour rendre compte des effets des extinctions sur les processus écosystémiques. Cette analyse mettant en évidence l'ambiguïté des notions de "fonction" et de "fonctionnement" écosystémique, nous proposerons de favoriser une approche en termes de "traits écologiques".

## EXTINÇÃO E FUNCIONAMENTO DOS ECOSSISTEMAS

---

Este artigo constitui uma retomada epistemológica das teorias atuais sobre as extinções das espécies em relação ao funcionamento dos ecossistemas. O assunto está em voga, num momento em que os ecossistemas são vítimas de degradações ambientais de amplitude e sistematicidade inusitadas na história humana. Trata-se principalmente, porém, de um tema que implica múltiplos desafios científicos: prever com precisão os riscos de extinção das espécies em ecossistemas perturbados, compreender melhor o impacto das extinções de espécies e, de maneira global, definir princípios que permitam construir pontes entre a ecologia das populações e a ecologia ecossistêmica. Após sucinta revisão dos termos dessa problemática e, em particular, de uma difícil avaliação da influência da biodiversidade sobre o funcionamento dos ecossistemas, apresentamos as três grandes correntes epistemológicas, que são: o probabilismo, o mecanicismo e, enfim, o organicismo, correntes que imprimem suas respectivas marcas nas hipóteses e teorias avançadas que visam compreender os efeitos das extinções sobre os processos ecossistêmicos. Nesta análise, que coloca em evidência a ambiguidade das noções de "função" e de "funcionamento" ecossistêmicos, optamos por uma abordagem em termos de "traços ecológicos".

## Les théories de l'extinction

Le préalable à toute analyse des rapports entre extinction et fonctionnement écosystémique est de resituer les théories de l'extinction dans leur contexte écologique et évolutif. Le premier éclaircissement à apporter concerne la pertinence du terme extinction en matière d'écologie écosystémique. Dans un contexte évolutif, ce terme désigne la disparition d'une espèce, que celle-ci s'éteigne définitivement ou qu'elle se transforme en une autre espèce. Dans un contexte écologique au sens large, c'est avant tout l'extinction démographique qui importe, lorsque l'espèce disparaît complètement sans laisser d'espèce-fille.<sup>1</sup> Mais au niveau circonscrit de l'écosystème, c'est l'extinction locale de l'espèce qui compte. Elle peut ne concerner qu'une population particulière de l'espèce parmi d'autres, et prendre éventuellement la forme d'une simple disparition pour cause d'émigration.

Identifier les causes et les effets des extinctions d'espèces dans un cadre écosystémique s'inscrit dans ce que Scherer-Lorenzen<sup>2</sup> qualifie au sens large de *Biodiversity-Ecosystem Function Paradigm*, que l'on devrait plus modestement requalifier en *programme de recherche* sur les rapports biodiversité-fonctionnement écosystémique<sup>3</sup>. Dans ce contexte, mesurer l'effet des extinctions sur le destin fonctionnel des écosystèmes possède à la fois une valeur théorique, en tant que révélateur essentiel des fonctions cachées d'une espèce<sup>4</sup>, ainsi qu'une valeur pragmatique et appliquée relative à la préservation des espèces et des services écosystémiques<sup>5</sup>. Allant de pair avec une volonté de conservation de la biodiversité à l'échelle globale comme en témoigne la Convention sur la Diversité Biologique signée à Rio en 1992, il paraît tout à fait légitime de vouloir mieux cerner les interrelations entre le fonctionnement des écosystèmes et l'état de la biodiversité.

En effet, les écologistes et les biologistes de la conservation ont constaté que l'accroissement des connaissances relatives aux causes et aux mécanismes des extinctions en écologie des populations n'était pas suffisant pour enrayer la crise de la biodiversité et attirer l'attention de la société sur un sujet qui, pour beaucoup, ne la touche pas directement. Sans doute fallait-il également la convaincre de la réalité et de la gravité de ce qui n'était alors qu'un pré-supposé: les conséquences tragiques de la perte de la biodiversité pour les écosystèmes, et plus particulièrement pour les besoins humains et sociaux.

<sup>1</sup> DELORD, J. The Nature of Extinction. *Studies in the History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 38:656-667, 2007.

<sup>2</sup> SCHERER-LORENZEN, M. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. In: BARTHLOTT, W.; LINSENMAIR, K. E. & POREMBSKI, S. (eds.). *Biodiversity: Structure and Function*, in *Encyclopedia Of Life Support Systems (EOLSS)*. Oxford: EOLSS Publisher, 2005. (<http://www.eolss.net/>).

<sup>3</sup> Par souci de concision, nous utiliserons tout au long de l'article les diminutifs suivants: le programme de recherche Biodiversité-Fonctionnement Écosystémique (B-FE) et le Fonctionnement Écosystémique (FE).

<sup>4</sup> DÍAZ, S.; SYMSTAD, A. J.; CHAPIN, I. S.; WARDLE, F. D. A. & HUENNEKE, L. F. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:140-146, 2003.

<sup>5</sup> La notion de "service écosystémique", aujourd'hui largement répandu parmi les conservationnistes et les écologistes recouvre l'ensemble des processus écosystémiques directement ou indirectement utile à la survie et au bien-être de l'espèce humaine. De par son caractère clairement normatif et anthropocentré cette notion devrait être utilisée avec prudence dans les recherches scientifiques théoriques. MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Ecosystems and Human Well-Being: A Framework for Assessment*. Washington D. C., Covelo: Island Press, 2003.

- <sup>6</sup> SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H. (eds.). *Biodiversity and ecosystem function. Ecological Studies* (Analysis and Synthesis, 99). Berlin: Springer, 1993.
- <sup>7</sup> NAEEM, S.; THOMPSON, L. J.; LAWLER, S. P.; LAWTON, J. H. & WOODFIN, R. M. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368: 734-737, 1994.
- <sup>8</sup> TILMAN, D.; WEDIN, D. & KNOPS, J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379: 718-720, 1996.
- <sup>9</sup> TILMAN, D. & DOWNING, J. A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367:363-5, 1994.
- <sup>10</sup> McCANN, K. S. The diversity-stability debate. *Nature*, 405:228-233, 2000.
- <sup>11</sup> GILLER, P. S. & DONOVAN, G. O. Biodiversity and ecosystem function: do species matter?. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 102B(3):129-139, 2002.
- <sup>12</sup> TILMAN, D.; WEDIN, D. & KNOPS, J. *Op. cit.*
- <sup>13</sup> NAEEM, S. *et al.* *Op. cit.*
- <sup>14</sup> HECTOR, A. *et al.* Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286 (5442):1123-1127, 1999.
- <sup>15</sup> LOREAU, M. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82:600-602, 1998.
- <sup>16</sup> JONSSON, M. Biodiversity loss and the functioning of ecosystems. *Ecology.info*, 30, 2009.
- <sup>17</sup> TILMAN, D. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, 80:185, 1997.
- <sup>18</sup> BALVANERA, P.; PFISTERER, A. B.; BUCHMANN, N. *et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9:1146-1156, 2006.

A partir d'un colloque qui s'est tenu à Bayreuth au début des années 90<sup>6</sup>, de nombreux écologistes ont commencé à explorer systématiquement les liens entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. La recherche s'est notamment focalisée sur l'impact de la perte de biodiversité sur les FE – entre autres, la consommation de CO<sub>2</sub> et la productivité primaire<sup>7</sup>, la couverture foliaire, la diminution du taux de nitrates ainsi que la rétention des nutriments dans le sol<sup>8</sup>, la résistance à la sécheresse<sup>9</sup> ou encore la stabilité des écosystèmes<sup>10</sup>.

Les relations entre extinctions et fonctionnement des écosystèmes sont toutefois loin de montrer des relations causales ou du moins des corrélations évidentes. On constate même que le fonctionnement de l'écosystème est parfois négativement corrélé avec la biodiversité (par exemple, l'augmentation de la diversité végétationnelle et microbienne réduit la matière inorganique du sol). Dans de nombreux autres cas, il reste difficile de rejeter l'hypothèse nulle, à savoir une totale indépendance entre biodiversité et FE<sup>11</sup>.

Lorsque le nombre d'espèces a été jugé pertinent pour expliquer les variations dans FE, aussi bien en conditions contrôlées – sur des parcelles expérimentales<sup>12</sup> ou en écotrons<sup>13</sup> – que dans des conditions semi-naturelles, avec par exemple le programme européen BIODEPTH<sup>14</sup>, plusieurs hypothèses explicatives ont été avancées, sans faire consensus jusqu'aujourd'hui. Les deux plus communément discutées sont l'"effet de complémentarité"<sup>15</sup>, selon lequel la complémentarité des traits fonctionnels, et l'effet de facilitation entre espèces induit, conduiraient à une meilleure exploitation des ressources limitées; inversement, la modification du fonctionnement de l'écosystème confronté à une perte d'espèces résulterait de la compétition accrue entre espèces pour les niches laissées vacantes<sup>16</sup>. La seconde hypothèse, dite d'"effet de sélection", que l'on peut éventuellement assimiler à un biais expérimental, postule qu'en augmentant la biodiversité, on augmente aussi la probabilité d'avoir une espèce avec un effet majeur sur le processus écosystémique étudié<sup>17</sup>.

Une des raisons de ce débat est sans conteste à rechercher dans la nature trop frustrante du concept de biodiversité. Est-on certain de savoir exactement de quelle biodiversité on discute? Les résultats expérimentaux sont parfois contradictoires selon les écosystèmes étudiés, sans compter que de subtiles différences dans la définition des propriétés étudiées conduisent parfois à des interprétations divergentes.<sup>18</sup> D'aucuns ont affirmé que l'écologie était

encore loin d'avoir atteint la maturité scientifique à cause de l'approximation généralisée de ses concepts<sup>19</sup>. Dans ce contexte, comment aborder plus en détail les relations entre extinctions et FE? Nous souhaitons montrer que ces débats récents sur le programme B-FE relèvent de paradigmes ancrés depuis longtemps dans les sciences écologiques et évolutives. Ces trois paradigmes, que nous qualifions de probabiliste, de mécaniciste et enfin d'organiciste correspondent respectivement à trois conceptions différentes de l'écosystème: ouverte, semi-fermée, fermée et à trois conceptions populationnelles liées: démographique (non-adaptative), fonctionnaliste (adaptative), co-évolutive (hyperadaptative).

### Probabilisme

Le premier paradigme examiné, le probabilisme, n'est sûrement pas le plus ancien. On pourrait faire remonter ses racines à James Lotka pour la biologie des populations<sup>20</sup> et à Henry Gleason pour sa caractérisation en termes individualistes et statistiques des communautés écologiques<sup>21</sup>. Cette approche explicative des phénomènes écologiques, largement inspirée par la physique statistique, affirme que les structures et le fonctionnement des entités écologiques (populations, communautés, écosystèmes) n'obéissent pas à un déterminisme propre, mais résultent des interactions stochastiques entre les éléments qui les composent. Outre le fait qu'il est très difficile d'identifier de véritables lois écologiques<sup>22</sup>, deux arguments majeurs appuient la pertinence de cette approche pour étudier les systèmes écologiques: le fait que l'indéterminisme se traduise en certaines circonstances par un comportement de type "chaos faible"<sup>23</sup> et, d'autre part, que la complexité et la quantité d'interactions qui régissent un système écologique soient telles qu'une part d'ignorance apparaît fondamentalement irréductible.

Pour ce qui est des interactions entre baisse de la biodiversité et FE, et plus généralement entre écologie biotique et abiotique, le paradigme probabiliste étudie les dynamiques d'extinctions comme résultant des propriétés stochastiques des populations ou des individus subordonnées aux contraintes physiques des écosystèmes (surface, énergie, nutriments, etc.). Les modèles probabilistes, qui visent à mettre au jour des invariants des systèmes étudiés, ne s'embarassent guère de typologies raffinées. Pour le dire plus techniquement, l'espace des états est en général

<sup>19</sup> PETERS, R. *A Critique for Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

<sup>20</sup> LOTKA, A. J. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.

<sup>21</sup> GLEASON, H. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 43:463-481, 1926.

<sup>22</sup> COOPER, G. J. *The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

<sup>23</sup> MAY, R. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, 1974.

<sup>24</sup> O'NEILL, R. V. Is it time to bury the ecosystem concept?. *Ecology*, 82:3275-3284, 2001.

<sup>25</sup> EHRlich, P. & EHRlich, A. *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. New York: Random House, 1981.

<sup>26</sup> SOLÉ, R. V.; MANRUBIA, S. C.; BENTON, M. & BAK, P. Self-Similarity of Extinction Statistics in the Fossils Record. *Nature*, 388: 764-767, 1997.

<sup>27</sup> O'NEILL, R. V. *Op. cit.*

assez frustré, les individus, les espèces ou les unités écosystémiques étant généralement tenus pour identiques. Les écosystèmes sont présentés comme des systèmes physiques ouverts, loin de l'équilibre et évolutifs, dont les patrons tiennent lieu d'attracteurs. Les écosystèmes relèvent dès lors plus de la construction théorique, sans organisation essentielle et sans frontière déterminée (ce que l'on nomme aussi "écotone"), ou alors purement contingente<sup>24</sup>. Le pendant biotique et évolutif de cette représentation réduit la biodiversité à une somme d'espèces largement indifférenciées, assimilées selon une parabole rendue célèbre par Paul et Anne Ehrlich à des "rivets"<sup>25</sup>. Le terme de rivet provient d'une analogie entre le fonctionnement des avions et celui des écosystèmes. Un avion peut continuer à voler, même s'il lui manque un rivet, ou deux, ou trois, etc. Mais il arrive fatalement un moment où la suppression d'un rivet supplémentaire finit par causer la désintégration de l'avion en vol. Selon les Ehrlich, il en serait de même avec l'extinction des espèces dans les écosystèmes. Si la disparition de quelques espèces passe inaperçue, il se pourrait qu'à un moment donné tout l'écosystème s'effondre. Ce qui n'était alors qu'une intuition a été depuis modélisé de manière formelle en s'appuyant sur la théorie des systèmes critiques auto-organisés. Celle-ci a permis d'établir que les événements d'extinction du passé obéissent à une dynamique chaotique, ce qui signifie qu'une seule extinction peut en théorie déclencher une cascade d'extinctions en masse<sup>26</sup>. De plus, il faut considérer que les extinctions en chaîne, malgré leur caractère soudain aux échelles de temps écologiques, prennent de nombreuses générations en pratique. Nous vivrions ainsi en état avancé de "dette écologique" d'extinction<sup>27</sup>, sans même en être conscient. La parabole des rivets d'Ehrlich dénonce de manière remarquable une erreur de logique trop répandue, le "paralogisme inductif", lequel suppose que la non-occurrence d'une catastrophe de très faible probabilité jusqu'à la période présente constituerait un indice valide de ses très faibles chances de se produire dans le futur. Or, dans la mesure où les occurrences d'extinctions d'espèces ne sont pas indépendantes, chaque nouvelle extinction augmente, bien que légèrement, la probabilité que la prochaine déclenche une réaction en chaîne écologique dramatique.

Certains écologistes interprètent toutefois la parabole des rivets de manière littérale en supposant que si toutes les espèces sont supposées identiques, leurs effets fonctionnels le sont aussi et leur impact sur l'écosystème pure-

<sup>28</sup> GILLER, P. S. & DONOVAN, G. O. *Op. cit.*

<sup>29</sup> KIRCHNER, J. W. & WEILL, A. No Fractals in Fossil Extinction Statistics. *Nature*, 395:337-38, 1998.

<sup>30</sup> ZAVALETA, E. *et al.* Ecosystem responses to community disassembly. *The Year in Ecology and Conservation Biology 2009; Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162:311-333, 2009.

ment additif, conduisant à une relation B-FE linéaire<sup>28</sup>. Si cette représentation linéaire illustre à l'extrême par son simplisme le présupposé physicaliste de ce paradigme, les modèles stochastiques sous contrainte de type chaos organisé n'ont pas moins été critiqués pour leur manque de réalisme au niveau des cascades d'extinctions<sup>29</sup>, et sur le fait que les extinctions ne se produisent pas au hasard<sup>30</sup>.

Pourtant, l'approche probabiliste des liens entre espèces et écosystèmes connaît un succès certain de par son insensibilité d'échelle: on peut en effet trouver son équivalent au niveau des paysages (ensemble d'écosystèmes en interaction) où ce sont des dynamiques de "patches" qui sont modélisées en tenant compte des effets du hasard.

Les interrelations flexibles entre écosystèmes et espèces, où le hasard garde une place importante, participent d'une vision générale de la nature de type héraclitéenne où l'accent est mis sur les flux et le mouvant. A la rigueur, si l'homme perturbe les flux "naturels" et déstructure temporairement les écosystèmes, le hasard auto-organisateur augmentera sans aucun doute par la suite les phénomènes de spéciation et de diversification. Mais cette approche, bien que structurante, apparaît par trop globalisante car peu prédictive aux niveaux intermédiaires. On sait qu'une diminution de la biodiversité va augmenter la probabilité de perturbation écosystémique: mais ne peut-on espérer déterminer quel type d'espèces seront affectés? Selon quelles modalités? Il faut pour répondre à ces interrogations un cadre d'intellection résolument plus déterministe.

## Mécanicisme

Si le paradigme probabiliste envisage les espèces comme les molécules d'un gaz ou comme les intersections transitoires d'un réseau auto-organisé, un second paradigme, le mécanicisme, les envisage comme les pièces morphologiquement et fonctionnellement différenciées d'une machine auto-entretenu. Nous postulons d'emblée que ce paradigme comme le suivant, l'organicisme, sont tous deux de nature cybernétique. Mais à la différence de l'organicisme, il n'y a pas ici de communication active entre les éléments du système, c'est-à-dire pas de fonction de contrôle, mais seulement des ajustements et des rétroactions physiques ou chimiques que l'on peut assimiler à des informations passives<sup>31</sup>.

Selon ce paradigme, les écosystèmes sont des systèmes intégrés, dans la tradition odumienne<sup>32</sup>, exhibant des propriétés irréductibles, mais non clos fonctionnellement.

<sup>31</sup> ENGELBERG, J. & BOYARSKY, L. L. The non-cybernetic nature of ecosystems. *American naturalist*, 114:317-324, 1979.

BLANDIN, P. L'écosystème existe-t-il? Le tout et la partie en écologie. In: MARTIN, T. (ed.). *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*. Paris: Vuibert, 2007. p. 21-46.

<sup>32</sup> ODUM, E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1953.



<sup>33</sup> BLANDIN, P. L'écosystème existe-t-il? Le tout et la partie en écologie. In: MARTIN, T. (ed.). *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*. Paris: Vuibert, 2007. p. 21-46.

<sup>34</sup> ELTON, C. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 1927.

<sup>35</sup> ODLING-SMEE, J.; LALAND, K. & FELDMAN, M. *Niche Construction, The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.

<sup>36</sup> SCHERER-LORENZEN, M. *Op. cit.*

<sup>37</sup> DÍAZ, S. *et al. Op. cit.*

<sup>38</sup> PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100:65-75, 1966.

Autrement dit, l'écosystème perdure grâce aux fonctions accomplies par ses éléments, mais sans fin prédéfinie<sup>33</sup>. Les espèces sont déterminées par le rôle qu'elles jouent dans l'écosystème grâce aux caractéristiques de leurs niches respectives. Mais, il ne s'agit pas tant de la niche "potentielle" et de ses variables biotiques et abiotiques qui permettent la survie de l'espèce, que de la niche "réalisée" et de ses effets; c'est-à-dire, la niche au sens d'Elton, comme la fonction qu'occupe une espèce dans l'économie de la nature<sup>34</sup>, ou encore, la niche au sens que lui donne récemment Odling-Smee, comme environnement physique modifié ou "construit" par l'espèce et se transmettant aux générations ultérieures<sup>35</sup>.

Selon les tenants de cette vision mécaniciste du rapport extinction-écosystème, parmi lesquels nous pouvons compter la plupart des écologistes cités précédemment travaillant sur le programme B-FE (Naeem, Tilman, Loreau, etc.), les espèces doivent être associées à des groupes fonctionnels, lesquels affectent les processus écosystémiques et répondent aux changements de manière similaire<sup>36</sup>. Les groupes fonctionnels sont définis par rapport au niveau trophique de l'espèce (par exemple producteurs primaires, décomposeurs ou prédateur ultime), à ses caractéristiques biochimiques (par exemple les fabacées qui fixent l'azote atmosphérique) ou encore à ses effets sur l'environnement (par exemple les espèces fouisseuses). Ce paradigme suppose de surcroît la substituabilité potentielle de toutes les espèces au sein d'un même groupe fonctionnel; ainsi, en cas d'extinctions répétées, seule la disparition de la dernière espèce d'un groupe fonctionnel conduirait à une perturbation fonctionnelle d'ampleur.

La baisse de biodiversité, qui peut être soit naturelle, soit le fait d'expériences de suppressions d'espèces<sup>37</sup>, s'accompagne d'effets parfois violents sur le fonctionnement des écosystèmes que l'on peut expliquer en termes de redondance, de complémentarité ou au contraire d'unicité fonctionnelle. Les espèces n'étant pas réduites à des "rivets" identiques, il est possible de leur attribuer des propriétés génériques par rapport aux fonctions qu'elles exercent dans l'écosystème. Par exemple, un concept qui a connu un grand succès, est celui d'espèce-clé (*keystone species*)<sup>38</sup>. Définie à l'origine comme une espèce avec un impact disproportionné sur le fonctionnement de l'écosystème relativement à sa biomasse, le concept d'espèce-clé a ensuite été étendu et redéfini de nombreuses fois en fonction de la nature des études et des intérêts des chercheurs

- <sup>39</sup> POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A.; MENGE, B. A.; BOND, W. J.; MILLS, L. S.; DAILY, G.; CASTILLA, J. C.; LUBCHENCO, J. & PAINE, R. T. Challenges in the quest for keystones. *Bio-science*, 46:609-620, 1996.
- <sup>40</sup> MILLS, L. S.; SOULÉ, M. E. & DOAK, D. F. The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43:219-224, 1993.

- <sup>41</sup> SCHERER-LORENZEN, M. *Op. cit.*  
PAYTON, I. J.; FENNER, M. & LEE, W. G. Keystone species: the concept and its relevance for conservation management in New Zealand. *Science for Conservation*, 203, 2002. 29 p.

- <sup>42</sup> PETERS, R. *Op. cit.*

qui ont mobilisé ce concept<sup>39</sup>. Cette tendance a été critiquée dans la mesure où elle brouille aussi bien la définition que l'usage théorique qui peut être fait de ce concept<sup>40</sup>. Ainsi, sans doute a-t-il été trop vite assimilé à "espèce prioritaire" dans une perspective conservationniste. Par ailleurs, d'autres tentatives ont été proposées de hiérarchisation et de définition fonctionnelle des groupes d'espèces au sein des processus écosystémiques. Mais plus encore que pour le concept d'espèce-clé, ces concepts (espèce parapluie, sensible, ingénieur, facilitatrice, redondante, etc.) manquent d'assise théorique et dépendent fortement du type d'écosystème étudié. Plus critiquable encore est le caractère contextuel de ces catégories. Une même espèce située dans des communautés différentes verra sa situation écologique et par conséquent sa catégorisation varier<sup>41</sup>. Ce point est même au cœur de l'hypothèse de complémentarité évoquée précédemment pour expliquer les résultats du programme B-FE. Le paradoxe est que cette hypothèse, issue d'un paradigme fonctionnaliste, remet en cause la cohérence des classifications sur lesquelles est fondé le paradigme mécaniciste-fonctionnaliste de par la nature émergente de son effet! Enfin, les classifications fonctionnelles qui servent de pré-supposé à ces catégories sont elles-mêmes sujettes à caution: les niveaux trophiques par exemple ne sont pas toujours clairement définis dans la mesure où un prédateur carnivore peut changer de régime en cas de nécessité, où un herbivore peut consommer de nombreux insectes et micro-organismes du sol, etc.<sup>42</sup>. Les flux de matière et d'énergie ne sont pas aussi nettement déterminés par la position fonctionnelle d'une espèce qu'une idéalisation du fonctionnement écosystémique ne le laisse supposer.

## Organicisme

Une manière de dépasser ces critiques consiste à se tourner vers un paradigme qui considère l'écosystème comme une entité bien plus intégrée, le paradigme organiciste. Il s'agit sans aucun doute du paradigme le plus ancien: on le trouve déjà exprimé dans le *Timée* de Platon, et dans le domaine écologique, il fut largement soutenu par Clements avec sa théorie des successions végétales<sup>43</sup>. Malgré les déconvenues de la théorie clementsienne, éclipsée par les théories systémiques, une forme écosystémique d'organicisme a vu le jour en s'appuyant sur l'existence de processus co-évolutifs et co-adaptatifs extrêmement poussés dans certains cas: "L'écosystème peut être considéré com-

- <sup>43</sup> CLEMENTS, F. E. *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation*. Washington: Carnegie Institution, 1916.



me consistant de composants biologiques et abiotiques qui changent et évoluent ensemble, et le terme écosystème implique une unité de co-évolution”<sup>44</sup>.

Là où dans le paradigme mécaniciste, il n’est pas fait mention d’information, dans ce paradigme au contraire, selon Patrick Blandin qui défend une version “transactionnelle” de l’organicisme, “les processus ne peuvent se produire dans l’écosystème que par des transactions entre mémoires co-adaptées [qui] constituent les propriétés émergentes de l’écosystème”<sup>45</sup>. Bien que Blandin cherche à se démarquer de la notion d’équilibre, peu adéquate et trop galvaudée dans le contexte écologique, il n’en appelle pas moins à travers son argumentation en faveur de “trajectoires” de changement intégrées à une forme d’homéostasie dynamique dans laquelle, pour reprendre Hills<sup>46</sup> “les concepts traditionnels de cause et d’effet ne peuvent s’appliquer aux relations entre les parties d’un écosystème”. Il est frappant de constater que cette question revient régulièrement dans le débat sur les effets réciproques entre biodiversité et fonctionnement écosystémique. Caspersen et Pacala<sup>47</sup>, ont par exemple démontré l’existence d’une augmentation asymptotique de la croissance de la canopée avec la diversité des arbres aux USA. Si la conclusion la plus attendue est qu’un niveau plus élevé de biodiversité favorise la productivité à cause de l’hypothèse de complémentarité entre niches conduisant à une meilleure exploitation des ressources, rien ne permet d’exclure une causalité inverse, à savoir qu’une parcelle plus productive permet la coexistence d’une plus grande diversité d’espèces<sup>48</sup>. Résoudre les questions du sens de la causalité nécessite des études plus détaillées, contrefactuelles, et sans doute de renoncer en partie à une causalité linéaire pour une causalité en boucle<sup>49</sup>.

Pour ce qui est de son versant biotique, ce paradigme impose plusieurs conditions aux espèces: qu’elles soient plus que les outils grossiers d’une machine imparfaite, mais bien les “organes” d’un système intégré et adapté et qu’elles évoluent en permanence pour optimiser leur adaptation à l’environnement; que toute niche écologique soit unique et reflète ainsi un haut degré d’adaptation; que chaque espèce se distingue au moins des autres par une variable environnementale (principe d’exclusion compétitive) et que par conséquent la redondance fonctionnelle soit théoriquement impossible entre deux espèces distinctes.

Il en résulte que toute extinction modifie nécessairement le fonctionnement de l’écosystème de par sa nature intégrée. L’écosystème s’engage ainsi sur une nouvelle tra-

<sup>44</sup> Cité et traduit par BLANDIN, P. (*Op. cit.*) qui défend une opinion très proche.

PATTEN, B. C. Ecosystem as a co-evolutionary unit: a theme for teaching ecology. In: INNIS, G. S. (ed.). *New directions in the analysis of ecological systems*. Part. 1. La Jolla: Society for Computer Simulation, 1975. p. 1-8.

<sup>45</sup> BLANDIN, P. *Op. cit.*

<sup>46</sup> HILLS, G. A. A philosophical approach to landscape planning. *Landscape Planning*, 1:339-371, 1974.

<sup>47</sup> CASPERSEN, J. P. & PACALA, S. W. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 16:895-903, 2001.

<sup>48</sup> SCHERER-LORENZEN, M. *Op. cit.*

<sup>49</sup> MORIN, E. *La méthode*. Paris: Seuil, 2008.

jectoire, unique; et même en cas d'identité apparente, on ne peut mettre de côté l'existence de changements invisibles ou de modifications fonctionnelles après une phase de latence. Si l'écosystème est plein ou saturé, l'extinction d'une espèce qui occupait une niche nécessairement particulière ne peut rester sans effet car chaque partie rétroagit avec le tout. L'holisme rejoint ainsi la très ancienne croyance d'origine théologique en la plénitude de la nature. Et même en cas de résilience et de retour à l'état antérieur après une perturbation, on ne peut manquer d'appliquer à l'écosystème (doté d'une mémoire évolutive selon Blandin) la maxime de Canguilhem<sup>50</sup> à propos des pathologies humaines: "la guérison n'est pas le retour à l'innocence biologique". Il s'agit nécessairement d'un écosystème autre ou du moins engagé sur une trajectoire nouvelle.

Ce paradigme change fondamentalement le regard que l'on peut porter sur les rapports B-FE par rapport au précédent. Si chaque écosystème se situe sur une trajectoire unique, en fonction de la mémoire adaptative portée par les espèces qui le constituent, il n'est guère surprenant que la réduction de la biodiversité, suivant les espèces qui sont éliminées, se traduise par des réponses idiosyncrasiques et parfois inattendues<sup>51</sup>.

Toutefois, il est clair que le degré de co-adaptation que présuppose ce paradigme implique que les effets de la biodiversité sur FE dépassent les seules hypothèses de la complémentarité ou de l'assurance<sup>52</sup> pour en faire des propriétés réellement émergentes du système.

Par conséquent, la seule méthodologie à même de saisir la nature et les effets de ces propriétés est de procéder du particulier vers le général, de manière inductive. Si chaque écosystème est unique, on ne pourra saisir de régularité générale que par une large collecte de données sur les différents écosystèmes et sur leurs réponses aux perturbations, ainsi qu'en déduisant ultérieurement des régularités générales. Les propriétés fonctionnelles déduites du paradigme mécaniciste sont trop frustrées pour expliquer plus en détail le comportement des écosystèmes en fonction des extinctions. Des espèces apparaissent comme redondantes, mais est-ce que le fait de savoir qu'un rein ou un poumon sont redondants nous aide à comprendre la physiologie du corps humain? Cela n'est guère utile que dans des conditions pathologiques ou lors d'interventions chirurgicales artificielles. Il en serait de même pour les écosystèmes où la collecte des preuves, tout comme en médecine, nécessite autant d'art que de science!

<sup>50</sup> CANGUILHEM, G. *Le normal et le pathologique*. Paris: Presses Universitaires de France, 1966.

<sup>51</sup> GILLER, P. S. & DONOVAN, G. O. *Op. cit.*

<sup>52</sup> YATCHI, S. & LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment. The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96:1463-1468, 1999.

Cependant, le paradigme organiciste n'est pas sans faiblesses. La première (qui s'applique à un degré moindre au paradigme mécaniciste) consiste en son cadre d'analyse extrêmement fonctionnaliste, voire normativiste, reposant sur une notion de fonction qui a été forgée dans le champ biologique et non écologique.

La notion de "fonctionnement" écosystémique ne devrait pas présupposer l'existence d'une normativité voire d'une téléologie inhérente à ce type de système, mais s'employer dans son acception la plus faible, comme simple enchaînement mécanique de causes et d'effets. Le fonctionnement ne consiste pas ici en la réalisation d'une fonction au sens fort, soumise à une fin en vertu de laquelle elle fait sens.

La seconde faiblesse tient au fait que la plupart des études sur les liens B-FE concernent avant tout les propriétés secondaires du fonctionnement écosystémique, des dynamiques qui sont déduites d'un fonctionnement perturbé et qui recouvrent notamment les notions de stabilité, de résilience, de résistance, de robustesse, etc. Or, il est difficile de démontrer que ces caractéristiques sont des fonctions de l'écosystème dans la mesure où elles dérivent de manière contingente de l'organisation de l'écosystème et de la nature des espèces qui le composent.

La "fonction" d'une espèce dans le fonctionnement des écosystèmes est un problème auquel il est fait référence le plus souvent de manière trop allusive et rarement satisfaisante. Il y a au moins deux explications indépendantes à cet état de fait:

La première a trait à la nature ambiguë du concept de niche, ressortissant à ses aspects aussi bien évolutifs qu'écologiques. Or, aucune nécessité n'indique que la réponse de l'espèce à une pression évolutive donnée se traduise par un effet écologique adapté au fonctionnement "normal" de l'écosystème. L'adéquation entre les différents rôles que joue une espèce dans un écosystème (en fonction des différentes dimensions de sa niche) et les processus écosystémiques reste relativement contingente et flexible, comme en témoignent les possibilités d'invasions d'espèces.

Par ailleurs, il est difficile d'attribuer une finalité aux écosystèmes comme on peut le faire pour les organismes (survivre et se reproduire, ou au moins transmettre "ses" gènes), finalité supérieure qui donne sens, *in fine*, à toute fonction (ou dysfonction) organique<sup>53</sup>. La seule norme qui se puisse défendre à l'échelle de l'écosystème est celle de sa persistance<sup>54</sup>, laquelle passe effectivement par des capa-

<sup>53</sup> MOSSIO, M.; SABORIDO, C. & MORENO, A. Fonctions: Normativité, Téléologie et Organisation. In: RICQLÈS, A. & GAYON, J. (eds.). *Epistémologie de la catégorie de fonction: des sciences de la vie à la technologie*. Paris: Presses Universitaires de France, 2009.

<sup>54</sup> BOUCHARD, F. Evolution d'écosystèmes sans réduction à la fitness des parties. In: MARTIN, T. (ed.). *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*. Paris: Vuibert, 2007. p. 57-64.

cités de stabilité ou de résilience, mais qui ne constituent pas des fonctions, simplement des propriétés potentielles ou effectives d'une structure ou d'un processus.

## Vers une typologie des traits écologiques

Peut-on dès lors concilier l'inconciliable en matière écosystémique: garder une place au hasard dans les dynamiques biotiques et abiotiques, considérer le fonctionnement global de l'écosystème selon le modèle cybernétique mécaniste en évitant d'attribuer une valence fonctionnelle aux espèces et être plus exigeant en termes descriptifs et prédictifs?

Afin de dépasser les apories du débat B-FE et de mieux appréhender l'impact des extinctions sur les écosystèmes, nous faisons l'hypothèse qu'un dépassement du concept général de biodiversité, et plus spécifiquement de diversité spécifique, devient nécessaire. Le paradoxe étant que pour mieux comprendre (et défendre) le rôle de toutes les espèces dans les écosystèmes, il faut sans doute laisser de côté les explications des processus écosystémiques en termes d'espèces (Nous ne faisons là que suivre la proposition d'O'Neill<sup>55</sup> en matière d'écologie écosystémique: "minimiser le rôle des 'noms latins'"). Nous proposons de raisonner à partir de la notion de "trait écologique", que nous définissons comme toute variable mesurable d'un individu, nécessaire à sa survie et à celle de ses descendants, et lié, en tant qu'effet ou que cause, à un déterminisme environnemental. Il s'agit d'une définition inspirée (et certainement pas complètement indépendante) de celle de "trait d'histoire de vie" qui dépend des modalités temporelles et évolutives des variables déterminant le succès en termes de survie et de reproduction des individus et de leur descendance – par exemple l'âge à la maturité<sup>56</sup>.

Les traits écologiques sont de deux types: les traits de vulnérabilité – *response traits* – (la résistance au stress hydrique pour une plante ou à la disette pour un animal) et les traits d'effet – *effect traits* – (la production de biomasse aérienne ou le fouissage d'un terrier)<sup>57</sup>. Dès lors, une communauté d'espèces peut s'analyser non pas en termes de diversité spécifique ou fonctionnelle, mais en termes de diversité de traits écologiques. Ainsi, l'impact final d'une extinction sur le fonctionnement de l'écosystème doit d'abord passer par une évaluation des effets et des réponses des traits écologiques. Cette approche possède en théorie trois intérêts majeurs: les traits sont pertinents fonctionnellement, au sens fort, car sous la juridiction des normes

<sup>55</sup> O'NEILL, R. V. Is it time to bury the ecosystem concept? *Ecology*, 82:3275-3284, 2001.

<sup>56</sup> STEARNS, S. C. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press, 1992.

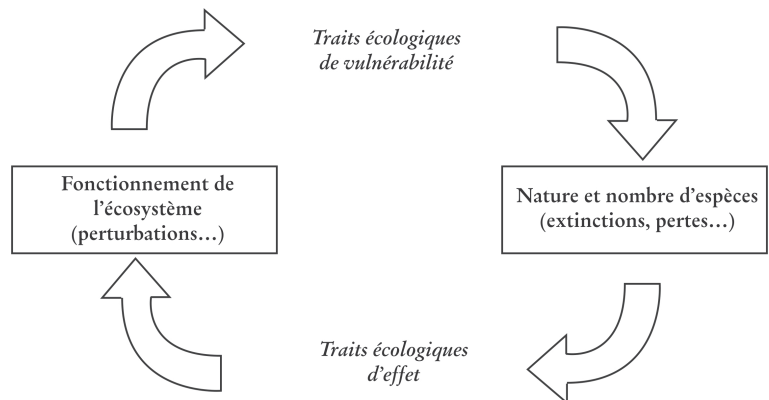
<sup>57</sup> LAVOREL, S. & GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5):545-556, 2002.

vitales individuelles ou populationnelles. Ils ne ressortissent ainsi à aucun paradigme écosystémique particulier. D'autre part, ces traits, qui sont pertinents écologiquement, sont aussi façonnés par l'évolution et permettent ainsi de ne pas négliger cette dimension essentielle de tout écosystème comme le relève le paradigme organiciste. Enfin, pour ce qui est du sujet qui nous concerne, la diminution de la biodiversité, ils permettent d'explicitier les deux sens de l'interrelation entre espèces et écosystèmes.

En effet, les "response" traits sont associés à des facteurs de vulnérabilité qui permettent de prédire plus précisément les dynamiques de déclin et d'extinction de groupes d'espèces donnés. Par une approche systématique, il serait ainsi possible de déterminer des règles de désassemblage des communautés qui dépassent les simples risques statistiques définis par des processus stochastiques. Des données empiriques plaident en ce sens, en montrant que les extinctions naturelles ne se font pas au hasard et, de plus, qu'extinctions au hasard et extinctions naturelles ne sont pas équivalentes en termes d'impacts écosystémiques<sup>58</sup>. Ce phénomène est l'équivalent inverse de l'assemblage des communautés, qui lui-même ne se fait pas au hasard, mais selon des règles extensivement discutées par la communauté des écologues<sup>59</sup>.

Pour autant, les règles de "désassemblage" des communautés ne sont pas le miroir des règles d'assemblage. Par exemple, une espèce facilitatrice peut tout à fait avoir un rôle clé lors de la mise en place de la communauté, mais n'avoir aucun impact si elle disparaît.

Grâce à l'appui de la modélisation, on devrait parvenir à anticiper les pertes d'espèces selon le schéma cyclique suivant par une approche fonctionnaliste des enchaînements d'extinctions ainsi que des extinctions multiples:



<sup>58</sup> RAFFAELLI, D. How Extinction Patterns Affect Ecosystems. *Science*, 306:1141, 2004.

ZAVALETA, E. S. & HULVEY, K. B. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 306:1175-1177, 2004.

ZAVALETA, E. *et al.* *Op. cit.*

<sup>59</sup> DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge (Ma): Harvard University Press, 1975. p. 342-444.

WEIHER, E. & KEDDY, P. (eds.). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

Un modèle de ce type a été proposé pour comprendre l'évolution d'un écosystème benthique touché par une perte de biodiversité, écosystème dans lequel la turbidité de l'eau joue un rôle majeur aussi bien sur les traits d'effet que de réponse<sup>60</sup>.

<sup>60</sup> SOLAN, M. *et al.* Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science*, 306:1177-1180, 2004.

Ce schéma est essentiel dans le but de prioriser les actions de conservation et de cibler les espèces ou groupes d'espèces les plus importants, à la fois en termes de vulnérabilité et d'importance fonctionnelle dans une perspective de préservation et de stabilisation des FE<sup>61</sup>.

<sup>61</sup> ZAVALETA, E. *et al.* *Op. cit.*

Mais ce schéma d'analyse pose également les fondations d'une conceptualisation solide des catégories d'importance écologique des espèces qui pour l'instant sont des plus floues et largement *ad hoc*. Nombre d'écologistes cités dans cet article insistent sur des caractéristiques propres à certaines espèces qu'ils jugent importantes sans jamais fournir une critériologie argumentée et cohérente.

<sup>62</sup> LAVOREL, S. & GARNIER, E. *Op. cit.*

Entre une démarche de théorisation très généralisante, cherchant à établir les corrélations phénoménologiques du rapport B-FE, et une démarche plus au cas par cas, individuant les espèces mais ne pouvant s'abstraire du particulier pour parvenir au général, il semble que la voie médiane, basée sur la recherche de régularités entre les traits écologiques des espèces et FE soit la plus prometteuse pour comprendre l'impact des extinctions sur les écosystèmes. Il reste néanmoins à analyser plus en détail les régularités qui déterminent les liens au sein d'une espèce et d'un écosystème entre traits écologiques d'effet et traits écologiques de réponse, ainsi que la réponse de ces traits écologiques à un ensemble varié de forces sélectives<sup>62</sup>. Enfin, on ne peut passer sous silence la poursuite nécessaire des réflexions sur la dimension normative du fonctionnement des écosystèmes, laquelle doit aborder la question du bouclage des flux de matière dans un réseau de traits écologiques en interrelations complexes. Peut-être que la conservation de la diversité des espèces à tout à gagner à éviter de parler directement des espèces: non seulement pour parfaire notre connaissance des processus écosystémiques, mais aussi pour ne pas orienter les recherches en cours selon des biais émotionnels et éthiques trop marqués.

**Julien Delord** est ATER (assistant professor) à l'Ecole Normale Supérieure (Paris-Ulm) au Département Environnement (CÉRES-ERTI). Après des études d'ingénieur agronome spécialisé en écologie, il s'est tourné vers l'histoire et la philosophie des sciences et a soutenu en 2003 une thèse sur l'histoire du concept d'extinction d'espèce. Ses sujets de recherche vont de la philosophie de l'écologie à l'éthique environnementale en passant par la critique des discours sur la "soutenabilité" environnementale.

julien.delord@caramail.com