

30 28
27

RÉFLEXIONS SUR LA NOTION D'ÉCOSYSTÈME : LE CONCEPT DE STRATÉGIE CÉNOTIQUE

par P. BLANDIN, R. BARBAULT et C. LECORDIER

« Structure et bioénergétique des écosystèmes continentaux »
Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 258, Ecole normale supérieure,
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

RÉSUMÉ

L'écologie biocénétique est parvenue à un point où il faut tenter de préciser une nouvelle définition du concept d'écosystème, puis en dégager les conséquences au plan méthodologique. Par les hypothèses qui sont discutées ici, il est proposé d'ouvrir le débat.

Comme tous les systèmes biologiques, les écosystèmes sont confrontés à des problèmes de survie. Ils possèdent des mécanismes fonctionnels propres qui conditionnent la façon dont ils peuvent se maintenir tout en se transformant. De tels mécanismes adaptatifs relèvent de ce que l'on appellera globalement, dans une perspective évolutionniste, une « stratégie cénotique ».

Selon l'organisation de l'écosystème considéré, deux types au moins de stratégie cénotique pourraient être distingués. Le maintien des écosystèmes pauvres en espèces et à diversité spécifique faible dépendrait directement de la survie de toutes les espèces qui en font partie. On émet l'hypothèse que les chances de survie d'un tel système sont d'autant plus grandes que les populations essentielles du système sont davan-

tage capables d'adopter des stratégies démographiques de type « r » et de produire rapidement des individus génétiquement nouveaux. Il est proposé de désigner ce type de stratégie cénotique par la lettre « i », première lettre du mot individu.

Les écosystèmes à richesse et diversité spécifiques élevées comprennent probablement, à de nombreux niveaux de leur organisation, des espèces fonctionnellement équivalentes, mais à potentialités évolutives variées. Le maintien de tels écosystèmes pourrait donc dépendre d'une modification de structure spécifique, rendue possible grâce à l'interchangeabilité de certaines espèces qui pourraient remplir indifféremment une même fonction essentielle. Il est donc proposé de désigner ce type de stratégie cénotique par la lettre « s », première lettre du mot *species*.

Ces deux types de stratégie cénotique sont discutés, dans une perspective évolutionniste, par rapport aux caractéristiques structuro-fonctionnelles des écosystèmes. Les conséquences en sont tirées pour l'orientation des recherches futures.

SUMMARY

*Comments on the idea of ecosystem:
the concept of cenotic strategy*

Biotic communities ecology appears to have reached a point where further progress needs thorough examination of the ecosystem concept. By the hypothesis presented here in a rather schematic form, the authors only intend to open a debate they hope to be useful.

Like all biological systems, ecosystems are challenged with survivorship problems: they have their own functional mechanisms allowing them to persist in changing environmental conditions. Such adaptive mechanisms belong to that will be called, from an evolutionary

point of view, "cenotic strategies".

At least two kinds of "cenotic strategies" should be distinguished, depending on ecosystem organization. Persistence of ecosystems with few species and low specific diversity should directly depend on the survivorship of all species belonging to them. For such an ecosystem, the hypothesis is that more able are its main populations to exhibit a *r*-strategy and to produce quickly genetically new individuals, higher are its survival chances. This cenotic strategy will be then designed by the letter "i" the first of the word *individual*.

Ecosystems with high specific richness and diversity

probably include, at several organization levels, functionally similar species showing nevertheless diversified evolutive potentialities. Then, persistence of such ecosystems should depend on changes in taxonomic structure by permutability in the same niche of various species. It is thus proposed to design this cenotic strategy by the letter "s", the first of the word *species*.

The two kinds of cenotic strategies are discussed from an evolutionary point of view, in relation with the structural and functional characteristics of ecosystems. Consequences for orientation of future research are pointed out.

INTRODUCTION

Le concept d'écosystème justifie, sur le plan théorique, les recherches synécologiques. Tel qu'il est habituellement défini, il est intellectuellement très satisfaisant dans la mesure où il trouve une place logique dans les classements hiérarchiques des systèmes biologiques, entre le niveau des populations et celui de la biosphère.

BOURLIÈRE et LAMOTTE (1967) ont donné de la notion de biocénose — la communauté d'organismes constitutive d'un écosystème — une définition qui mérite d'être reproduite *in extenso*: « Toute biocénose stable repose sur un réseau d'interactions, entre ses divers constituants d'une part, entre ceux-ci et le milieu inorganique dans lequel elle se maintient, d'autre part. C'est ce qui la différencie d'une simple collection temporaire d'espèces ou d'individus réunis par le seul hasard des circonstances. C'est aussi ce qui lui impose une certaine structure et, partant, une physiologie particulière. A ce titre une biocénose constitue une sorte de super-organisme, en grande partie indépendant des autres communautés biologiques qui peuvent occuper des milieux géographiques voisins ».

Il ressort de ce texte qu'une biocénose et par conséquent un écosystème, possède un certain caractère d'individualité et doit se présenter comme une

entité concrète pouvant être distinguée des autres entités de même nature. Caractérisé par une structure et un fonctionnement qui lui sont propres, un écosystème est ainsi conçu comme un tout, ce dont témoigne l'expression « super-organisme ».

Face à ce concept d'apparence solide et largement vulgarisé, les chercheurs qui ont eu l'occasion de participer à des recherches synécologiques ressentent un certain malaise. Ils perçoivent en effet une certaine inadéquation entre la notion d'écosystème telle qu'elle est généralement comprise et les réalités qu'elle est censée recouvrir.

La définition de Bourlière et Lamotte implique qu'une étude d'écosystème soit en quelque sorte à la fois anatomique et physiologique: on analyserait ainsi des « individus écosystèmes » afin de dégager les lois de leur organisation et de leur fonctionnement. Cette orientation est en soi fondamentalement bonne, mais en fait « la synécologie se heurte (...) d'emblée à une difficulté fondamentale: ce qu'elle doit étudier ne s'offre pas à elle comme une donnée objective au sens où l'animal en est une pour le physiologiste. On ne met pas une biocénose en cage; on peut à la rigueur circuler dedans, mais à certains moments il peut être bien difficile de savoir si l'on s'y trouve encore ou si l'on en est déjà sorti » (BLANDIN, 1975).

Les écosystèmes, en effet, ne sont pas nécessairement des individus clairement perceptibles, aisés-

ment délimitables dans l'espace. D'entrée de jeu, les recherches biocénologiques se trouvent le plus souvent confrontées au double problème de la définition de ce qu'elles veulent embrasser et de la délimitation précise de l'emplacement de leur objet.

Il y a là comme un paradoxe qu'illustre cette réflexion de von Bertalanffy dans son introduction à la Théorie générale des Systèmes : « un système écologique (...) est assez réel, comme nous pouvons désagréablement le constater par exemple, quand le système écologique est perturbé par la pollution (...). Néanmoins, il ne s'agit pas d'objets soumis à la perception ou l'observation directe; ce sont des constructions intellectuelles ». (VON BERTALANFFY, 1973).

Ces « constructions intellectuelles » doivent en tout cas être représentatives des réalités objet des recherches synécologiques et il faut donc définir des critères qui permettent d'en apprécier la validité (BLANDIN, 1975).

Il est certain que la démarche classiquement suivie dans toute étude d'écosystème vise à déterminer un ensemble de grandeurs considérées *a priori* comme caractéristiques, puis, toutes valeurs mesurées ou estimées, à reconstruire un modèle fonctionnel dont il est admis qu'il représente l'écosystème, ou un écosystème moyen pris comme image du système écologique concret étudié.

Une telle démarche a sans doute été la seule possible pendant un temps, mais à la lumière de l'expérience, il nous paraît évident que cette image ne peut être qu'une représentation tronquée: on ne saurait s'en contenter sans risquer de perdre de vue des problèmes de biologie des écosystèmes d'un grand intérêt.

Les recherches sont guidées par les concepts qui sont, à leur tour, modifiés par les découvertes : c'est un enchaînement ! L'écologie biocénologique est arrivée au moment où il faut tenter de redéfinir le concept d'écosystème, puis dégager de cette tentative les conséquences au plan méthodologique. *Une telle tentative doit faire l'objet d'un débat: c'est précisément pourquoi nous n'avons pas hésité à donner à nos réflexions un caractère très largement spéculatif.*

I. — QUELQUES GÉNÉRALITÉS
SUR LE CONCEPT DE SYSTÈME :
NOTIONS DE « STABILITÉ »
ET DE « STRATÉGIE DE SURVIE »

VON BERTALANFFY (1973) définit très simplement un système comme « un complexe d'éléments en interaction » et indique que son étude doit prendre en considération le nombre et l'espèce de ses éléments et les relations qui existent entre eux.

Une telle définition est volontairement large, pour pouvoir s'appliquer à des systèmes de toute nature. Ce que l'on sait du fonctionnement des systèmes biologiques permet d'élaborer une définition plus précise indiquant déjà la nature de certaines interactions. Un système biologique, quel que soit son niveau — cellule, organisme pluri-cellulaire, population... — peut être en effet défini comme un « arrangement d'éléments fonctionnels jouant chacun son rôle en coordination avec les autres, grâce aux régulations assurées plus spécialement par certains d'entre eux, de sorte que par ce réglage interne l'intégrité de l'ensemble est maintenue et la possibilité de remplir sa fonction dans un système d'ordre supérieur (...) assurée ». (BLANDIN, 1972).

Une définition de ce genre est en fait essentiellement descriptive, mais elle permet de dégager quelques notions importantes. En premier lieu il n'y a de système, c'est évident, que comme ensemble d'éléments : sa structure implique *pluralité* de constituants, donc éventuellement *hétérogénéité*. En second lieu ces éléments interagissent de telle sorte que l'intégrité de l'ensemble est maintenue, du moins dans le cas des systèmes biologiques; cela signifie très précisément permanence dans la durée, donc *autoconservation* : composition, structure et fonctionnement doivent en conséquence être étudiés avec l'idée impérative de comprendre comment ils assurent la conservation du système.

Ces considérations trouvent leur pleine signification lorsque l'on pose le problème de l'existence des systèmes biologiques sous l'angle thermodynamique. Il

ne s'agit plus de savoir seulement comment ils sont faits et comment ils fonctionnent de l'intérieur, mais aussi de comprendre ce qui, de l'extérieur, les rend possibles.

On sait que le paradoxe des systèmes biologiques qui paraissent enfreindre le deuxième principe de la Thermodynamique (*) n'est qu'apparent, depuis que les thermodynamiciens, en particulier I. Prigogine, ont développé la théorie des systèmes irréversibles. Celle-ci prévoit en effet l'existence de systèmes matériels capables de se maintenir dans un état éloigné de l'équilibre au sens du deuxième principe, à condition qu'ils soient constamment traversés par un flux d'énergie (systèmes ouverts dynamiques) : on dit alors que de tels systèmes sont en « état stationnaire entretenu ». La théorie prévoit également qu'au sein d'un tel système une structure spatiale peut apparaître (c'est-à-dire une hétérogénéité de la répartition des constituants) et enfin qu'il s'instaure au moins un processus cyclique à l'intérieur du système (MOROWITZ, 1968).

Ces résultats théoriques sont extrêmement importants pour la compréhension des systèmes biologiques; Morowitz les condense élégamment en écrivant : « the energy flow through a system acts to organize that system » (MOROWITZ, 1968, p. 2). Les systèmes biologiques ne sont ainsi que des cas particuliers d'une catégorie de systèmes parfaitement définis — donc possibles — au plan thermodynamique. Ils sont particuliers en ce sens qu'ils sont formés de certains éléments chimiques et organisés en composés qui leur sont propres, en ce sens aussi qu'ils présentent des configurations qui auraient pu être tout autres, mais sont ce qu'elles sont parce qu'ils ont eu une certaine histoire.

A ce niveau très général, la compréhension des systèmes biologiques n'est possible que si l'on détermine à la fois les mécanismes qui en font des systèmes en état stationnaire entretenu et les processus historiques qui ont conduit à l'établissement de ces mécanismes.

(*) Un système isolé, c'est-à-dire n'échangeant ni matière ni énergie avec l'environnement et éloigné de l'état d'équilibre, évolue de telle sorte que son entropie augmente.

La notion d'état stationnaire entretenu est évidemment indissociable de la notion de durée. Dans un environnement concret toujours susceptible de variations un système stationnaire ne peut exister, donc durer, que s'il est capable de retrouver un budget énergétique en équilibre lorsque ce dernier a été troublé par une quelconque perturbation extérieure : on dit alors qu'un tel système est stable. Il est important de bien voir que la stabilité est moins un état qu'une propriété fonctionnelle : la capacité du système à revenir à un certain état d'équilibre après en avoir été éloigné. En conséquence deux systèmes peuvent être en parfait état stationnaire entretenu, mais ne pas avoir la même stabilité; si l'un des systèmes possède des moyens de retour à l'équilibre moins efficaces que l'autre, il peut en effet être détruit plus facilement.

Ces quelques réflexions montrent que le concept de stabilité est particulièrement intéressant dans une optique comparative. Concrètement, l'étude de la stabilité d'un système passe par l'inventaire de ses moyens de stabilisation ou *propriétés homéostatiques*. Si l'on néglige toute préoccupation évolutive, on s'interrogera donc sur la façon dont un système peut revenir à son état stationnaire entretenu initial après en avoir été écarté, ce qui implique que cet état puisse être défini, par exemple par la mesure de quelques « grandeurs d'état » bien choisies.

En ce qui concerne les systèmes biologiques une telle vision se révèle rapidement trop limitative : parce qu'ils ont une dimension historique, il faut que celle-ci soit prise en compte pour que même leurs propriétés d'un moment puissent être correctement comprises. Il en résulte une transformation notable de la notion de stabilité car les « moyens de stabilisation » sont à comparer entre des systèmes pour lesquels le temps est orienté. En d'autres termes, la comparaison des systèmes biologiques au plan de leur stabilité se pose dès maintenant en termes de « survie » : à supposer que ces systèmes soient soumis à des conditions qui non seulement fluctuent, mais se modifient, il s'agit de savoir quels sont les moyens grâce auxquels ils résistent aux perturbations nées de ces modifications.

Il est clair que si la stabilité n'est pour un système que le moyen de revenir à son état initial, elle pourra ne pas suffire à assurer la survie du système si les changements de l'environnement impliquent un état stationnaire entretenu différent du précédent. Dans ces conditions, un système ne peut survivre en tant que système que s'il change. La capacité de durer tout en se transformant constitue donc une propriété essentielle, distincte de la stabilité, qu'un auteur anglo-saxon a proposé de désigner par le terme de *résilience* (HOLLING, 1973). Selon Holling en effet, la résilience serait la capacité d'un système à persister en tant que tel, donc en tant qu'ensemble de relations entre constituants, lors de changements de facteurs du milieu entraînant des changements de ses variables d'état.

Ainsi, plus la « résilience » d'un système serait grande, plus celui-ci aurait de chances de survivre, quitte à devenir différent. Cette paradoxale « conservation par le changement » pourrait sans doute être plus rigoureusement décrite en disant que, lors de changements de l'environnement, le maintien d'un système en état stationnaire entretenu est d'autant plus probable que le système est davantage capable de modifier ses caractéristiques initiales pour réaliser un équilibre compatible avec les nouvelles conditions de milieu.

Nous proposons de désigner par l'expression « *stratégie de survie* », l'ensemble des moyens permettant à un système biologique, quel qu'il soit, d'assurer sa survie dans un environnement susceptible de se transformer.

Un individu, par exemple, possède des moyens, variables selon son espèce et selon son patrimoine génétique, de s'adapter aux modifications de son milieu; ces moyens, physiologiques et comportementaux, constituent une stratégie que nous pouvons appeler *stratégie éthophysologique*.

Si le système considéré est une population, ses moyens de survie sont relatifs à la manière dont sont renouvelés les individus qui la composent, d'où l'expression maintenant couramment employée de *stratégie démographique* (cf. BARBAULT, 1976).

Dans le même ordre d'idées, nous pensons qu'un

écosystème, système biologique, est également confronté à des problèmes de survie et que cette survie n'est pas nécessairement la simple somme des survies des populations qui le composent. L'écosystème, nous y reviendrons, possède ses propres mécanismes fonctionnels qui conditionnent la façon dont il peut éventuellement se maintenir tout en se transformant. Nous considérons donc qu'au niveau des écosystèmes en tant que tels existent des mécanismes leur permettant de s'adapter aux transformations du milieu, mécanismes que nous proposons de désigner globalement par l'expression « *stratégie cénotique* ».

Une telle notion recouvre probablement des phénomènes très variés, mais il nous paraît possible de définir dès maintenant deux types fondamentaux de stratégies cénotiques dont on devrait pouvoir déceler l'existence. Après les avoir caractérisés de façon purement théorique, nous allons en effet montrer qu'ils doivent être nécessairement associés à des propriétés structurales et fonctionnelles précises. Mettre ces propriétés en évidence devrait ainsi permettre de définir les types stratégiques des écosystèmes analysés, à condition évidemment que les études biocénologiques soient conduites selon des méthodes adaptées à cette nouvelle problématique.

II. — LES DEUX TYPES FONDAMENTAUX DE STRATÉGIES CÉNOTIQUES

Toutes les représentations classiques soulignent la structure compartimentée des écosystèmes actuels; constituants chimiques et énergie passent de compartiment en compartiment, l'énergie étant finalement dissipée en chaleur tandis que les éléments chimiques sont recyclés, après un séjour dans l'environnement, sous forme de composés minéraux; ce passage obligatoire fait qu'une biocénose n'est jamais à proprement parler un système « en soi » avec des cycles exclusivement internes. Au plan thermodynamique c'est l'ensemble biocénose et environnement physico-chimique qui forme un système fonctionnel. Encore faut-il souligner que certains cycles ne se réalisent qu'à l'échelle du globe terrestre (cycles atmosphéri-

ques et océaniques, cycle de l'eau) : reconnaître un écosystème local ce n'est pas repérer une entité rigoureusement autonome, c'est-à-dire dont tous les cycles entretenus par le flux d'énergie seraient rigoureusement internes, c'est simplement reconnaître que la Biosphère présente localement un type particulier d'organisation.

Les différences entre écosystèmes ne portent pas sur la nature des compartiments généraux désignés par les termes « producteurs primaires », « consommateurs », « décomposeurs », mais sur la nature et le nombre des populations distinctes qui entrent dans ces différents compartiments ainsi que sur la quantité d'individus de chacune de ces populations effectivement présente dans le système à un moment donné.

Un écosystème doit donc être caractérisé par sa *richesse spécifique*, nombre des espèces différentes constituant le système, par sa *diversité*, indice qui rend compte de l'abondance relative de ces espèces et, bien entendu, par la *densité* de ses peuplements. L'indice de diversité le plus couramment utilisé est l'indice de Shannon ($D = -\sum p_i \log_2 p_i$). Pour un nombre d'espèces donné, la diversité est maximale lorsqu'elles sont toutes représentées par des populations de même effectif.

Retenons pour l'instant que deux écosystèmes peuvent avoir même richesse spécifique (avec éventuellement la même composition spécifique) et même densité tout en ayant des diversités très différentes, ce qui traduit très probablement l'existence d'organisations fonctionnelles distinctes : les voies majeures de transfert de matière et d'énergie sont peu nombreuses dans un écosystème à faible diversité spécifique, au contraire de ce qui se passe sans doute dans un écosystème à diversité élevée.

Nonobstant la densité de peuplement, il existe donc deux types extrêmes d'écosystèmes, le premier caractérisé à la fois par une grande richesse spécifique et une diversité élevée, éventuellement maximale, le second par une grande pauvreté spécifique et une diversité très faible. A la limite on pourrait imaginer un écosystème où chaque compartiment fonctionnel indispensable ne serait occupé que par une population d'une seule espèce. Une telle voie de

réflexion, bien que totalement spéculative, permettrait de poser en termes clairs le problème de ce que furent les premiers états de la Biosphère. Ce qu'il importe de voir ici, c'est que la survie de ces deux types d'écosystèmes peut être assurée par des moyens très différents.

Les écosystèmes réels se rapprochent plus ou moins de l'un de ces deux types cependant que, bien entendu, tous les cas intermédiaires doivent être possibles *a priori*. Il convient de remarquer que les écosystèmes se rapprochant du premier type se rencontrent dans les régions où la quantité annuelle d'énergie par unité de surface est grande et le flux d'énergie assez constant, tandis que ceux qui appartiennent plutôt au second se trouvent dans les régions recevant au total moins d'énergie par unité de surface, le flux d'énergie présentant lui-même de grandes variations au cours du temps. Les systèmes du deuxième type peuvent aussi exister, semble-t-il, dès que certaines caractéristiques de l'environnement présentent des valeurs extrêmes ou des variations rapides de grande amplitude.

A) Stratégie cénotique de type « i ».

Considérons pour commencer le cas d'un écosystème pauvre en espèces et à très faible diversité : ses compartiments fonctionnels fondamentaux sont occupés par un petit nombre d'espèces différentes parmi lesquelles l'une prédomine très nettement. Les voies majeures de circulation de matière et d'énergie sont par conséquent très simples et ne concernent pratiquement qu'une espèce à chaque étape. Nous pouvons même imaginer, comme nous le faisons plus haut, qu'il n'y ait qu'une espèce par compartiment fonctionnel.

Le milieu peut se modifier au point de dépasser les simples moyens de stabilisation de l'écosystème : si l'une quelconque des espèces principales ne peut se transformer suffisamment et survivre, c'est tout l'écosystème qui risque de s'effondrer. En fait, la survie d'un tel écosystème dépend *directement* de la survie de *toutes* les espèces qui en font partie, donc essentiellement de leurs stratégies démographiques.

La perpétuation d'un écosystème dans ce type de conditions est liée à l'existence d'espèces capables de transformation éventuellement rapide qui, donc, puissent se reproduire abondamment de façon à augmenter les chances de fabrication de génotypes individuels nouveaux. On peut ainsi penser que les chances de survie d'un écosystème à faible diversité spécifique sont d'autant plus grandes que les populations essentielles du système sont davantage capables d'adopter des stratégies démographiques de type *r*. En d'autres termes, la survie du système est directement liée à la capacité de ces populations à produire des *individus génétiquement nouveaux* susceptibles de se reproduire dans de nouvelles conditions de milieu et d'assurer la pérennité de la lignée initiale. C'est pourquoi nous proposons de désigner ce type de stratégie cénotique par la lettre *i*, première lettre du mot *individu*.

Il reste évident qu'un écosystème de ce type peut comprendre des populations à stratégies démographiques de type *K* et ce d'autant plus que son environnement sera plus longtemps resté le même. Ces populations auront toutefois des chances de survie réduites en cas de modifications importantes du milieu, à moins qu'elles ne puissent modifier rapidement leurs stratégies démographiques ou qu'elles aient acquis des stratégies étho-physiologiques suffisamment élaborées pour permettre aux individus de survivre dans des conditions extrêmes sinon nouvelles (cf. BARBAULT, 1975; GRENOT, 1975).

B) *Stratégie cénotique de type « s ».*

Nous venons d'envisager le cas d'écosystèmes où chaque fonction de base est remplie par une seule espèce : ces écosystèmes ne peuvent changer que si ces espèces le peuvent également, car ils ne disposent pas d'espèces « de rechange » susceptibles de remplacer les espèces fondamentales dans de nouvelles conditions de milieu.

Postuler l'existence possible d'espèces *de rechange* ne va pas sans difficultés. On admet en effet bien souvent qu'à une espèce donnée correspond une

« niche » particulière, donc une fonction précise dans un écosystème. La coexistence dans un écosystème de deux espèces remplissant exactement la même fonction paraît par là difficile à concevoir. Sans aller jusque là, nous admettons qu'il peut y avoir, jusqu'à un certain degré, recouvrement des fonctions remplies par deux espèces (CODY, 1974; PIANKA, 1974). Plus précisément nous pensons que lorsque deux espèces sont capables de remplir une même fonction dans un écosystème, leur coexistence n'est possible que si cette fonction, à un moment donné, n'est accomplie que par l'une des deux, l'autre se cantonnant alors dans un rôle différent. A supposer que, pour une quelconque raison, la première vienne à disparaître, la seconde pourra dès lors la remplacer, dans l'accomplissement de sa fonction (de tels cas de « séparation écologique » sont bien connus chez les Oiseaux : cf. LACK, 1968; DIAMOND, 1973). Nous reviendrons plus loin sur les conséquences éventuelles d'un tel phénomène, notamment au plan structural.

Ce que nous voulons faire ressortir pour le moment, c'est l'existence possible, au sein d'un écosystème, d'une certaine *redondance fonctionnelle*. Cela nous paraît en effet possible à condition d'admettre le caractère *potentiel* de cette redondance : s'il y a dans le système deux espèces capables de remplir une même fonction, celle-ci, à un moment et en un lieu donnés, n'est remplie que par une seule d'entre elles. Une telle « souplesse fonctionnelle » de certaines espèces face au problème de la concurrence interspécifique est une propriété fondamentale : elle change de façon radicale les conclusions habituellement tirées de schémas « mécanistes » d'interactions compétitives qui ont conduit au concept d'exclusion compétitive, « concept de laboratoire ».

Si l'on retient cette notion, on voit qu'un écosystème à redondance potentielle très faible ou, à la limite, nulle présente nécessairement une stratégie cénotique de type « *i* ».

Considérons alors un écosystème à richesse et diversité spécifique élevées et supposons que cela témoigne de l'existence d'une redondance potentielle forte. Au cas où l'environnement viendrait à se trans-

former considérablement, le maintien d'un système fonctionnel serait possible même si des espèces importantes étaient appelées à disparaître, pour peu qu'il existe des espèces de rechange capables de survivre dans de nouvelles conditions, soit qu'elles s'y révèlent préadaptées, soit qu'elles puissent se modifier en augmentant leurs moyens de produire des individus génétiquement nouveaux comme dans le cas précédent. Ce qu'il convient de remarquer, c'est que cette dernière solution ne présente pas le caractère de nécessité qu'elle avait dans le cas d'une stratégie cénotique de type « i ». La liaison entre survie de l'écosystème et comportements démographiques précis des espèces n'est plus directe : la survie de l'écosystème est possible parce qu'il contient des espèces capables de jouer en son sein des rôles équivalents du fait de leurs capacités adaptatives différentes.

Dans le cas d'une stratégie cénotique de type « i », la survie du système est liée directement à la richesse génétique existante et à la capacité de diversification génétique des populations qui le composent; dans le deuxième cas, elle ne dépend directement que de la redondance potentielle du système qui s'exprime au travers de sa richesse spécifique. Nous proposons donc de désigner ce type de stratégie cénotique par la lettre « s », première lettre du mot *species*.

III. — TYPES DE STRATÉGIES CÉNOTIQUES ET CARACTÉRISTIQUES

STRUCTURO-FONCTIONNELLES DES ÉCOSYSTÈMES

Un écosystème à stratégie cénotique de type « i » possède, nous l'avons dit, une redondance potentielle très faible : les espèces indispensables à son fonctionnement doivent être présentes ensemble partout où il existe. Par conséquent un tel système doit présenter une grande *uniformité*. Nous entendons par là que dans toute son étendue, le système se présente en principe avec la même composition spécifique, le même arrangement spatial et temporel des popu-

lations, des différences locales n'étant dues qu'à des modifications, elles aussi locales ou épisodiques, de l'environnement, c'est-à-dire à des *causes extrinsèques*.

Nous préférons le terme d'*uniformité* à celui d'*homogénéité*, qui est malheureusement trop couramment employé; ce dernier a en effet une signification thermodynamique précise et est utilisé pour définir l'état atteint par un système matériel isolé évoluant selon le deuxième principe. Par définition, un système biologique maintenu loin de l'état d'équilibre au sens de ce principe, ne peut être homogène : il possède une certaine organisation, dont peut rendre compte le concept de forme.

Il faut souligner que l'uniformité d'un système à stratégie de type « i » doit être comprise comme une propriété intrinsèque qui ne peut s'exprimer parfaitement que si le contexte abiotique est lui-même parfaitement uniforme. Une telle condition n'étant réalisée que très rarement, les écosystèmes de ce type présentent le plus souvent une certaine variabilité structurale due à des causes extrinsèques, liées par exemple à la nature du sous-sol et à la topographie. Cette remarque est importante, car nous allons voir que les écosystèmes à stratégie de type « s » doivent présenter également une certaine diversité structurale, mais cette fois pour des causes intrinsèques.

Nous avons vu que de tels écosystèmes se caractérisent par l'existence d'une certaine redondance fonctionnelle, c'est-à-dire par le fait qu'ils comportent des espèces capables de remplir les mêmes fonctions, situation qui n'est possible que si cette redondance est seulement potentielle, c'est-à-dire si ces espèces n'entrent pas en compétition effective (dans la mesure où l'on admettrait que la compétition entraîne nécessairement l'exclusion).

Deux solutions peuvent être envisagées. Dans un premier cas deux espèces potentiellement redondantes coexistent dans l'espace et dans le temps; nous avons vu plus haut qu'elles doivent nécessairement se cantonner dans des fonctions distinctes correspondant aux parties non chevauchantes de leurs potentialités fonctionnelles (spécialisation alimen-

taire par exemple) (*). Dans un second cas la coexistence est évitée, soit spatialement, soit temporellement; à l'échelle de l'écosystème tout entier, cela doit se traduire par une *organisation en mosaïque spatiotemporelle*. S'il en est ainsi, un écosystème à stratégie de type « s » devrait se présenter comme un ensemble de sous-systèmes à organisation générale analogue, mais où une même fonction écologique serait remplie par des espèces distinctes.

En fait, il est possible que les deux types de solution soient utilisés conjointement: en considérant deux espèces A et B partiellement redondantes, on rencontrera certains éléments de la mosaïque où A sera dominante, mais où B se trouvera également en plus petit nombre et remplira une fonction accessoire, tandis que ce sera le contraire dans d'autres éléments de la mosaïque. Si nous considérons non plus deux, mais plusieurs espèces formant une série que l'on pourrait dire redondante de proche en proche, nous pouvons concevoir leur coexistence spatio-temporelle à condition qu'elles se distribuent entre fonctions non recouvrantes. Il faut alors concevoir l'existence d'une hiérarchie dans les fonctions, l'une étant essentielle pour le fonctionnement d'ensemble de l'écosystème et les autres de plus en plus accessoires. Cela signifie que la fonction principale correspond à un flux de matière et d'énergie relativement important et les autres à des flux de moins en moins considérables. Pour peu que les différentes espèces considérées soient comparables quant à leurs productions individuelles, ces différences entre flux devraient se refléter au niveau des abondances pour lesquelles on devrait donc observer des hiérarchies non quelconques. Il est possible qu'il y ait là une justification des distributions d'abondances s'ajustant à des lois mathématiques qui ont été décelées dans un certain nombre de cas. Le concept de *nomocénose*, qui a été introduit récemment (DAGET, LECORDIER et LEVÊQUE, 1972), aurait ainsi un fondement véritablement biologique.

(*) En variante de ce cas, il est possible que les espèces potentiellement concurrentes ne soient pas limitées par la ressource commune mais par une autre ressource ou par la prédation ou par le parasitisme (hypothèse de PAINE, 1966; HAIRSTON *et al.*, 1960).

IV. — STRATÉGIES CÉNOTIQUES ET ÉVOLUTION

Nous avons décrit deux types fondamentaux de stratégies cénotiques en nous plaçant dans une optique en quelque sorte prévisionnelle. Nous avons considéré en effet les moyens dont peuvent disposer des écosystèmes pour survivre dans un milieu en transformation, mais il convient de se demander comment ces moyens ont pu être acquis au cours de l'évolution de la Biosphère.

La conception thermodynamique des systèmes biologiques, nous l'avons vu, permet de les considérer comme une classe particulière de systèmes en état stationnaire entretenu. L'évolution biologique est donc le prolongement d'une évolution physique pendant laquelle de tels systèmes ont pu se former, chacun durant autant que le lui permettaient ses capacités homéostatiques. Des processus qualifiables de biologiques ne sont apparus que lorsque certains de ces systèmes ont manifesté des propriétés d'autoreproduction. Le plan des seuls mécanismes homéostatiques a alors été dépassé: auparavant la comparaison des systèmes ne pouvait être faite qu'en termes de « durée différentielle », tandis qu'à partir du moment où certains d'entre eux sont devenus capables d'autoreproduction, c'est véritablement le champ des stratégies démographiques et cénotiques qui s'est ouvert.

Il importe de souligner que l'origine de la vie, pour employer cette expression classique, doit être conçue comme la réalisation, au sein de systèmes stationnaires purement physico-chimiques, d'ensembles simultanément organisés en populations et en écosystèmes selon des processus indissociables. Nous ne spéculerons pas davantage sur ce qu'ont pu être ces premières étapes de la Biosphère, mais nous admettrons simplement que les premiers écosystèmes ne devaient bien évidemment comprendre qu'un très petit nombre d'espèces à fonctions distinctes. Leurs stratégies cénotiques étaient par conséquent directement dépendantes des stratégies démographiques de ces populations, donc de type « i ».

Les stratégies écologiques de type « s » n'ont pu être acquises qu'ultérieurement puisqu'elles impliquent une notable diversification des espèces. Le problème se pose d'ailleurs différemment suivant que l'on considère des populations ayant ou non acquis la reproduction sexuée. Nous ne raisonnerons que sur les cas où cette étape évolutive majeure a été franchie. La constitution d'écosystèmes à stratégie écologique de type « s » se pose alors dans les termes suivants : ou bien la diversification des espèces — la spéciation — s'est faite au sein d'un écosystème qui est ainsi devenu progressivement plus complexe, ou bien les espèces potentiellement redondantes constitutives d'un écosystème à stratégie « s » se sont réalisées indépendamment, donc par fragmentation d'espèces ancestrales et spéciation allopatrique dans des écosystèmes nécessairement distincts.

Ceci montre comment se pose très précisément le problème des mécanismes de la spéciation de type cladogénétique. Si une population qui constituait une seule communauté de reproduction en donne deux, il faut qu'il n'y ait aucun échange génétique entre celles-ci, mais il faut aussi que ces deux populations continuent d'appartenir chacune à un écosystème assurant son entretien. Une chose paraît certaine : deux espèces ne peuvent pas se former à partir d'une seule si un isolement génétique n'est pas assuré ; par conséquent, à un moment ou à un autre, une ségrégation est nécessaire. Une spéciation cladogénétique sympatrique, au sens absolu du terme, est donc impossible. Il reste à savoir si elle est encore impossible en accordant au concept de sympatrie une signification moins rigoureuse : si nous appelons sympatriques les populations vivant dans un même écosystème, celui-ci étant spatialement continu, des sous-populations génétiquement isolées peuvent-elles se former au sein de cet écosystème ?

Dans le cadre d'un écosystème à stratégie de type « i », continu et spatialement uniforme, système structurellement simple, il est évidemment impossible que des sous-populations de même espèce génétiquement isolées puissent se constituer : cela n'est possible que si l'écosystème se fragmente. Cependant, si son étendue est suffisante, il se peut qu'apparaisse une organisation de type clinal intéressant plus ou

moins profondément diverses espèces : aux deux extrémités d'un cline peuvent se former des sous-populations génétiquement différentes si la vitesse de circulation du matériel génétique, de proche en proche, ne permet pas de compenser des divergences dues à des contextes sélectifs différents (ceci s'appliquerait difficilement aux espèces à stratégie démographique de type « r », colonisatrices par excellence, qui possèdent des mécanismes de propagation).

En dehors de ce cas, si les écosystèmes primitifs étaient à stratégie de type « i », la diversification spécifique n'a pu s'installer qu'au sein d'une diversification d'écosystèmes spatialement séparés. Il a pu ainsi se constituer progressivement des populations fonctionnellement homologues, mais formant de purs isolats génétiques, donc des espèces qui, si elles se trouvaient dans un même écosystème, seraient fonctionnellement redondantes, tout en ayant des potentialités adaptatives distinctes.

A tout bien considérer, le processus que nous venons de décrire représente la façon dont la Biosphère, en tant qu'écosystème global, a pu acquérir une stratégie générale analogue au type « s », par diversification des écosystèmes locaux. A une autre échelle, des processus de même nature ont pu permettre la réalisation d'écosystèmes locaux de même type stratégique. En effet la seule vraie question qui sous-tend cette discussion est celle-ci : quelle est la « séparation » minimale devant exister entre deux populations d'une même espèce pour qu'il n'y ait plus d'échanges de matériel génétique entre elles ?

Les processus de spéciation qui ont pu être clairement compris jusqu'ici ont nécessité des barrières géographiques de grande ampleur : bras de mer, glaciers, chaînes de montagnes. En conséquence, les biologistes s'étonnent généralement de la multiplicité des espèces présentes dans des écosystèmes continus comme certaines grandes forêts ombrophiles : la spéciation dans ces régions reste à comprendre. En recherchant des phénomènes qui auraient pu provoquer la fragmentation de ces forêts en systèmes suffisamment éloignés pour permettre la formation d'isolats génétiques, divers auteurs ont développé la notion de « refuges forestiers » dont la formation se-

rait liée à d'importantes variations climatiques (HAFER, 1969; MAYR, 1969; VUILLEUMIER, 1970; BROWN *et al.*, 1974). Nous pensons qu'il y a là une voie de recherche qui déjà s'annonce fructueuse, mais aussi qu'il n'est peut-être pas nécessaire de faire systématiquement appel à des phénomènes d'une telle ampleur pour expliquer l'importante spéciation et les répartitions en mosaïque au sein de tels écosystèmes.

Si les écosystèmes primitifs étaient à stratégie de type « i », des ébauches d'écosystèmes plus complexes n'ont pu se faire que par juxtaposition de tels écosystèmes primitifs : pour les raisons déjà évoquées, la diversification spécifique n'a pu être initialement interne. L'organisation en mosaïque ne nous paraît donc pas être une propriété *progressivement* acquise par certains écosystèmes, mais une condition de leur formation. Toutefois et cela nous semble extrêmement important, il est probable que l'évolution ultérieure ne peut qu'accentuer cette caractéristique structurale. La juxtaposition d'éléments écologiques à structures fonctionnelles analogues met en présence des populations potentiellement redondantes qui, nous l'avons vu, ou bien tendent à s'exclure spatialement (distributions parapatriques), ou bien coexistent en se répartissant des fonctions hiérarchisées. Par conséquent, au moins dans certains cas, un dispositif en mosaïque peut s'instaurer lorsque des écosystèmes, à compositions spécifiques au moins en partie différentes, viennent en contact, à condition qu'ils soient évidemment adaptés de façon équivalente aux facteurs locaux.

Il est clair que la structure en mosaïque peut constituer un « avantage sélectif », si les différents éléments sont formés de populations à potentialités adaptatives variées (cf. DEN BOER, 1970) : le chemin qui conduit à l'adoption d'une stratégie de type « s » est pris.

Considérons, de façon théorique et à la limite caricaturale, un élément de mosaïque que nous pourrions appeler parfait : toutes les fonctions écologiques y sont remplies par des espèces différentes des espèces présentes dans les éléments voisins. Un tel élément fonctionne de façon autonome, en ce sens que l'énergie y pénètre exclusivement sous forme lumi-

neuse et en ressort exclusivement sous forme de chaleur. Ses dimensions étant limitées, les populations qui le constituent seront elles-mêmes d'effectifs limités. Pour les individus d'une espèce à capacités de déplacement réduites, cela signifie que la probabilité d'atteindre un élément de mosaïque identique peut être éventuellement très faible : ils vont donc former une population génétiquement isolée des autres populations de la même espèce. Dans ces conditions, il est logique de penser que la sélection normative peut renforcer les mécanismes évitant la dispersion des individus. Les effectifs étant nécessairement réduits pour des raisons trophiques évidentes, elle peut également, par le jeu de la sélection densité-dépendante, conduire la population vers une stratégie démographique de type « K », conformément à la théorie de MAC ARTHUR (1962) : peu de dépenses énergétiques sont consacrées à la reproduction, mais celle-ci est rendue plus sûre (réduction du « gaspillage », augmentation de l'efficacité — cf. MAC ARTHUR et WILSON, 1967; PIANKA, 1970).

Tout ceci montre que si un ensemble écologique se trouve constitué initialement selon une structure en mosaïque, éventuellement de façon fortuite, celle-ci se trouvera très probablement renforcée progressivement, en particulier du fait des exclusions spatiales par compétition. Pour certaines espèces au moins, l'existence en populations disjointes, dans des éléments de mosaïque éloignés d'une distance supérieure aux capacités de déplacement des individus, pourrait entraîner une diminution de ces capacités et l'adoption d'une stratégie démographique de type « K ». Effectifs réduits et isolement génétique apparaissent ainsi, du moins pour certaines espèces, comme des conséquences normales de l'évolution globale de l'ensemble écologique considéré. Les conditions sont donc réunies pour qu'éventuellement des divergences génétiques rapides s'installent entre populations, ne serait-ce que du fait de la fragmentation rapide en isolats génétiques d'effectifs réduits qui favorise des phénomènes du type « effet fondateur ».

Chaque élément de mosaïque « parfait » de notre hypothèse schématique constituant une unité autonome sur le plan énergétique, son éventuelle survie, en cas de transformation importante de l'environne-

ment représente en quelque sorte un problème interne s'il est largement séparé des autres éléments identiques. Par comparaison avec l'ensemble du système dont elle fait partie, cette unité autonome est à faibles richesses et diversité spécifiques. En conséquence sa stratégie propre est plus probablement de type « i », c'est-à-dire directement dépendante des stratégies démographiques des populations qui la composent. Nous avons vu que, pour certaines d'entre elles au moins, ces stratégies doivent être de type « K ». Ce type de stratégie démographique comporte deux volets : la population ne produit qu'un petit nombre d'individus nouveaux, mais les chances de survie de ceux-ci sont plus élevées; en d'autres termes les stratégies étho-physiologiques individuelles sont plus efficaces, les moyens de stabilisation sont accrus. Ces deux aspects ne sont pas nécessairement liés. L'évolution est « opportuniste » (SIMPSON, 1951); un perfectionnement de la stratégie étho-physiologique peut n'être réalisé que parce que l'espèce est confrontée à un environnement très « perturbant ». En milieu équatorial humide ce n'est pas le cas et il est possible que bon nombre d'espèces n'aient acquis que le premier volet de la stratégie « K », à savoir la reproduction quantitativement faible, pour les raisons déjà évoquées. Il s'agit alors d'espèces peu armées face à d'éventuelles perturbations importantes : les stratégies étho-physiologiques peu affinées rendent les individus fragiles, les effectifs et la reproduction faibles entraînent une médiocre diversité génétique, d'où des chances moindres pour les populations de contenir des variants mieux adaptés aux conditions nouvelles. L'élément de mosaïque, directement dépendant des stratégies de chacune des populations composantes, risque ainsi d'être très fragile.

Il y a donc une contradiction entre la tendance de l'écosystème à s'organiser en une mosaïque diversifiée et le fait que chaque élément de mosaïque risque d'être d'autant plus fragile qu'il est plus différent des autres. Ceci doit avoir deux conséquences. En premier lieu de tels systèmes auront d'autant plus de chances d'exister que leur environnement sera moins variable, cycliquement ou non : c'est le cas des régions équatoriales humides. En second lieu,

la structure réelle de tels écosystèmes doit être plutôt un « compromis ».

Ce compromis peut apparaître à différents niveaux. Il est tout d'abord possible que de nombreuses espèces soient capables de changer de stratégie démographique : utilisant une stratégie de type « K » tant que le milieu reste très constant, elles passeraient très rapidement à une stratégie de type « r » en cas de perturbation. Toutefois, une stratégie « r » ne pourra accroître les chances de survie que si elle permet une rapide diversification par accélération du brassage génétique. Cela risquerait de rester sans effet dans des populations rigoureusement isolées et à effectif initial très faible. Un second niveau de compromis apparaît donc indispensable. Nous avons en effet raisonné sur des éléments de mosaïque parfaits, par souci de clarté. Il est en fait beaucoup plus probable que la plupart des espèces puissent exister dans plusieurs types d'éléments de mosaïque, de sorte que chacun d'eux dispose, à son échelle, d'une certaine redondance potentielle : dans chaque élément on pourra donc trouver plusieurs espèces capables de remplir la même fonction, mais dont la coexistence implique, entre elles, la répartition de fonctions distinctes. Nous rencontrons ainsi de nouveau la notion de groupes d'espèces distribuées selon une hiérarchie de fonctions et nous trouvons ici une interprétation complémentaire de l'existence de ces groupes (nomocénoses).

Dans ces conditions certaines espèces pourront avoir leurs populations en continuité sur d'assez grandes étendues; le brassage génétique concernant alors des effectifs importants pourrait conduire à une diversification plus efficace.

Il ressort de ces considérations que les deux types de stratégies cénotiques que nous avons décrits, correspondent à des solutions évolutives distinctes; celles-ci ne s'excluent pas pour autant et il est probable que la plupart des écosystèmes concrets présentent des stratégies intermédiaires. Nous avons considéré que la stratégie « i » constitue une solution primitive, mais au seul sens de « première dans le temps ». En effet, suivant les caractéristiques générales du flux d'énergie arrivant dans une région donnée, ou bien

une stratégie « i » a été conservée, mais éventuellement perfectionnée, ou bien la voie conduisant à la stratégie « s » a été empruntée et poursuivie.

Il semble que les stratégies « i » soient conservées essentiellement dans les régions du globe où les facteurs du milieu présentent des fluctuations de grande amplitude et particulièrement dans les zones où la quantité annuelle d'énergie solaire reçue est faible. De telles variations des conditions de milieu se rencontrent aussi dans des régions gravement perturbées (pollution, déforestation, etc., cf. ODUM, 1975).

Les transferts trophiques, au sein des écosystèmes, se réalisent au moyen d'un certain nombre d'étapes majeures qui apparaissent dans tous les schémas fonctionnels classiques. On sait que ces transferts se font avec des rendements faibles : en général seule une petite fraction de la biomasse consommée par une espèce est utilisée à un accroissement effectif de sa propre biomasse, que ce soit par production de croissance ou par production de reproduction. Considérons alors la quantité d'énergie reçue par unité de surface et par unité de temps dans un quelconque écosystème : elle peut être partagée en un certain nombre de voies trophiques distinctes, c'est-à-dire comprenant à chaque étape des populations d'espèces différentes. Le nombre de ces voies dépend très certainement de cette quantité d'énergie en ce sens qu'il ne doit pas pouvoir dépasser une valeur maximale. Les rendements des transferts étant très faibles au-delà d'un certain nombre de voies distinctes, la probabilité pour qu'elles fonctionnent d'un bout à l'autre de la chaîne trophique deviendrait très faible. Cela signifie à terme la disparition des espèces en bout de chaîne avec, éventuellement un dérèglement du fonctionnement de l'écosystème.

L'évolution d'un écosystème doit ainsi se faire par le biais d'un compromis entre deux tendances contradictoires : multiplier les voies trophiques, c'est-à-dire acquérir une structure fonctionnelle redondante avec ce que cela comporte d'avantages (stratégie « s ») et, néanmoins, ne pas trop augmenter leur nombre dans la mesure où cela peut conduire à un mauvais fonctionnement.

Le niveau du compromis, c'est-à-dire le nombre de voies distinctes réalisées dépend par conséquent de la quantité d'énergie disponible. Plus celle-ci est grande, plus ce nombre peut être élevé : nous avons ainsi une justification théorique supplémentaire de la grande richesse spécifique de nombreux écosystèmes des zones chaudes. Corrélativement, les écosystèmes fonctionnant à de hautes latitudes ne peuvent avoir qu'un nombre comparativement réduit de voies trophiques distinctes. Leurs espèces réduites à un petit nombre, ces écosystèmes conservent nécessairement une stratégie « i ».

Ces considérations nous conduisent à réfléchir sur la notion de *maturation*, utilisée par exemple par MARGALEF (1963). Ce concept contient l'idée d'une transformation progressive des biocénoses, dont l'aboutissement serait un état en équilibre harmonieux avec l'environnement. Cette transformation impliquerait un accroissement de la complexité structurale, une meilleure efficacité dans l'utilisation des éléments chimiques et de l'énergie, une augmentation des capacités de régulation homéostatique. Ces notions sont évidemment importantes, mais il faut dissiper une certaine confusion qui nous paraît subsister le plus souvent.

Le concept de stratégie cénotique que nous avons utilisé conduit tout naturellement à concevoir que, d'une certaine manière, la sélection joue globalement au niveau des écosystèmes; tel écosystème qui existe ici plutôt qu'ailleurs est le résultat d'une histoire évolutive : essais, erreurs et réussites en ont constitué la trame. Par définition l'écosystème qui reste est celui qui a réussi. Cela signifie que sa stratégie cénotique actuelle est le résultat d'une sélection; elle constitue donc un moyen de survie ayant une bonne probabilité d'être efficace en cas de nouvelles transformations de l'environnement, probablement davantage que les solutions qui ne se sont pas imposées.

Notre interprétation intervenant *a posteriori*, nous pouvons donc décrire ce processus en disant qu'il y a eu perfectionnement, concept qui est probablement recouvert au moins en partie par celui de maturation. Cependant, du fait qu'un grand nombre

de stratégies ont pu être adaptées au cours de l'évolution, depuis le type « i » jusqu'au type « s », il n'est pas possible de définir un processus général de maturation. Tout ce qui précède le montre abondamment.

Si un écosystème conserve une stratégie fondamentalement de type « i », son perfectionnement ne peut être que la résultante directe des perfectionnements acquis au niveau de chaque espèce en ce qui concerne aussi bien les stratégies démographiques que les stratégies étho-physiologiques. La survie de l'écosystème n'est que celle des populations qui le composent et tient donc strictement aux moyens adoptés par chaque espèce pour assurer sa reproduction. Si au contraire un écosystème évolue vers une stratégie de type « s », son perfectionnement peut ne consister qu'en un accroissement des espèces fonctionnellement redondantes; nous avons vu que les conditions sont alors réunies pour que ces espèces aient tendance à présenter des stratégies de type « K ». Les conditions préalables à l'installation d'un tel écosystème étant par définition particulièrement stables, il est clair que des stratégies étho-physiologiques très élaborées ne seront pas nécessairement sélectionnées.

On voit que la notion de maturation recouvre des réalités complexes; elle met en jeu des transformations simultanées, au niveau des stratégies étho-physiologiques, démographiques et cénotiques, qu'il serait important de démêler convenablement dans chaque cas concret.

Si des processus de maturation existent, on doit se demander si des états correspondant à la maturité peuvent être effectivement atteints. MARGALEF (1963) considère que la maturation peut se produire en l'absence de « perturbations majeures », donc éventuellement dans un milieu pratiquement constant dans toutes ses caractéristiques, cycliques ou non. A supposer qu'un tel milieu existe, un système biocénétique qui s'y installe doit effectivement s'organiser progressivement et y réaliser le meilleur ajustement possible, compte tenu des capacités d'adaptation des espèces qui le composent. On retrouverait ici les notions très classiques de série et de climax.

Un processus évolutif en milieu constant est en effet concevable. La transformation d'un système biologique peut être provoquée parce que le milieu où il se trouve change, mais aussi parce qu'il change de milieu.

V. — ORIENTATIONS MÉTHODOLOGIQUES

Au terme de cette analyse, les difficultés aussi bien théoriques que pratiques, liées à l'idée qu'il faut étudier des écosystèmes « homogènes », nous paraissent être des artefacts nés d'une conception trop simple de ce que sont les écosystèmes. On néglige ainsi la structure complexe de ces derniers, dimension importante au plan des stratégies cénotiques. Au surplus, une telle attitude ne peut aboutir à la compréhension du fonctionnement d'un système dont on n'étudie plus qu'une trame initialement dénaturée par un *a priori* (cf. DEN BOER, 1970). Cette position a très certainement constitué une étape nécessaire dans l'évolution de l'écologie biocénétique, mais d'autres degrés doivent maintenant être franchis.

A partir du moment où l'on ne peut espérer *a priori* décrire l'organisation et le fonctionnement d'un écosystème en procédant à l'étude simultanément structurale et fonctionnelle de parcelles désignées au hasard dans une zone prétendument homogène, la démarche première doit être exclusivement structurale: de la détermination des caractéristiques de structure on déduira en effet la démarche à suivre pour l'analyse fonctionnelle.

L'étude d'un système écologique doit donc commencer par la détermination de son degré d'uniformité. Si des hétérogénéités sont repérées, il est indispensable de vérifier si elles sont dues à des causes extrinsèques (géologiques, topographiques,...) ou s'il ne s'agit pas plus probablement d'une véritable organisation en mosaïque.

Le type d'organisation structurale peut être souvent précisé par l'étude de l'organisation horizontale de la végétation, mais il peut être important d'utiliser conjointement une méthodologie fondée sur l'utili-

sation du concept de nomocénose. Les grandes lignes en ont été précisées ailleurs (DAGET, LECORDIER et LEVÉQUE, 1972). Dans la mesure où un certain nombre d'espèces forment une nomocénose, on peut penser que celle-ci est caractéristique au moins d'un sous-système fonctionnel au sein de l'écosystème et que des nomocénoses différentes se trouveraient dans d'autres sous-systèmes. Le repérage des nomocénoses, qui ne présente que peu de difficultés si l'on choisit d'échantillonner un groupe d'espèces faciles à distinguer, peut donc être extrêmement utile pour préciser la nature et les dimensions des éléments de mosaïque dans un écosystème non uniforme (CHRISTOPHE, 1974, LECORDIER, 1975).

Si le système écologique étudié se révèle être extrêmement uniforme, son analyse fonctionnelle est alors simple, toutes proportions gardées : il suffit en effet de décrire ce qui se passe dans un volume-échantillon représentatif de l'ensemble.

A l'opposé, l'étude d'un écosystème en mosaïque devra passer par l'analyse des différents types de sous-systèmes et la détermination de leurs rôles respectifs au regard de l'ensemble. Cela représente évidemment un travail d'une autre ampleur.

Une des orientations majeures de l'écologie a été l'établissement des bilans d'énergie des écosystèmes; elle se justifie pleinement dans une optique d'inventaire des ressources des milieux naturels. Dans le cas d'écosystèmes uniformes, des résultats significatifs peuvent de fait être obtenus à moindre peine, dans la mesure où les voies principales de transferts trophiques sont peu nombreuses et beaucoup plus importantes que les autres. MAC ARTHUR (1955) a proposé un indice analogue à l'indice de diversité de SHANNON : $I_s = - \sum p e_i \log_2 p e_i$, où $p e_i$ représente la fraction décimale du flux total d'énergie qui passe par la voie « i ». I_s est maximal si $p e_1 = p e_2 = \dots = p e_n$ et minimal si une seule voie existe.

En admettant qu'on puisse mesurer I_s , le rapport de cette valeur à la valeur maximale théorique pour le nombre N de voies considérées pourrait être appelé « équitabilité trophique » du système, indice variant de 0 à 1.

Dans le cas où, dans un même écosystème, diversité et équitabilité trophiques sont faibles, un bilan énergétique global peut être relativement facile à établir, car un très petit nombre de voies trophiques sont à prendre en considération. Il n'en est déjà plus ainsi si l'équitabilité est élevée, même si N n'est pas très grand, car cela signifie que plusieurs voies trophiques distinctes sont d'importance équivalente dans le fonctionnement global du système.

Il est clair que dans les écosystèmes à structure en mosaïque le problème est bien plus ardu, dans la mesure où les recherches devraient, en toute rigueur, être faites pour chaque type de sous-système, sauf à admettre que les flux par sous-système sont de même type (ce qui resterait à démontrer), auquel cas les résultats obtenus pour un petit nombre de sous-systèmes pourraient être extrapolés à l'ensemble.

Il reste que les études fonctionnelles ne peuvent être de simples mesures de flux de matière et d'énergie. *Les mécanismes de régulation de ces flux seraient tout aussi importants à connaître.* Dans cette optique le rôle des « espèces-vannes » serait à analyser : nous entendons par là toutes les espèces qui, bien que ne constituant elles-mêmes qu'une voie de transfert trophique tout à fait négligeable, jouent un rôle considérable sur les voies importantes, comme un grand nombre de parasites, par exemple.

Nous rejoignons par là ce qui doit constituer une orientation majeure des recherches synécologiques. La compréhension générale des écosystèmes, tant au plan fonctionnel (fonctionnement trophique et mécanismes de stabilisation) qu'au plan évolutif (stratégies cénotiques) passe par la connaissance du fonctionnement de leurs unités constitutives : les populations (problèmes de la dynamique, de la limitation, de la régulation et de la génétique des populations).

CONCLUSION

Répetons-le : nous avons seulement voulu ouvrir un débat et, pour ce faire, nous n'avons pas hésité à décrire des situations extrêmes, voire caricaturales,

tout en sachant que l'on n'enferme pas facilement les systèmes biologiques dans des schémas. Sans doute les spéculations auxquelles nous nous sommes risqués ne se maintiendront-elles qu'en se transformant. Souhaitons simplement qu'elles remplissent le rôle normal de toute hypothèse : conduire à reconsidérer les faits déjà connus et à rechercher des faits nouveaux.

La plupart de ces spéculations, en tout cas, ne pourront être confirmées ou infirmées qu'à la suite d'études comparées de dynamique de populations. Les comparaisons devraient porter aussi bien sur des espèces analogues appartenant à des écosystèmes différents, éventuellement très espacés, que sur des espèces à redondance fonctionnelle potentielle se trouvant soit à la même place dans des sous-systèmes distincts, soit à des places différentes dans un même sous-système. Nous pensons que cette voie de recherche est non seulement importante pour l'écologie dans son acception classique, mais pour la Biologie tout entière. Le processus évolutif n'est plus à décrire seulement en termes de formation des espèces, mais il est à concevoir aussi à l'échelle synécologique. On a trop souvent oublié que les espèces n'évoluent pas seules, isolément, mais nécessairement ensemble : la spéciation est un processus interne à l'évolution des écosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

Cette bibliographie ne prétend pas être exhaustive : sont cités surtout les ouvrages ou articles récents qui ont particulièrement alimenté notre réflexion, soit directement (références appelées dans le texte), soit indirectement (non mentionnés dans le texte).

- AUSTIN (M.P.), et COOK (B.G.), 1974. — Ecosystem stability: a result from an abstract simulation. *J. Theor. Biol.*, **45**, 435-458.
- BAKER (H.G.), 1970. — Evolution in the tropics. *Biotropica*, **2**, 101-111.
- BARBAULT (R.), 1975. — Dynamique des populations de Lézards. *Bull. Ecol.*, **6**, 1-22.
- BARBAULT (R.), 1976. — La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, **7**, 373-390.
- BERTALANFFY VON (L.), 1973. — Théorie générale des systèmes. Dunod, Paris.
- BIRCH (L.C.), 1970. — The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. 109-128. In Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Pop. (Oosterbeek).
- BLANDIN (P.), 1972. — Le problème de la finalité en biologie. *Revue des Questions scientifiques*, **143** (4), 521-544.
- BLANDIN (P.), 1975. — Les problèmes conceptuels et méthodologiques en Ecologie biocénotique. *Revue des Questions scientifiques*, **146** (3), 353-373.
- BOURLIÈRE (F.) et LAMOTTE (M.), 1967. — Les fondements physiologiques et démographiques des notions de productivité et de rendement bioénergétique. In : Problèmes de productivité biologique, Masson, Paris, 1-35.
- BROWN (K.S. jr.), SHEPPARD (P.M.) et TURNER (J.R.G.), 1974. — Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, **B**, **187**, 369-378.
- BUNT (J.S.), 1968. — Probing the ecosystem. *Adv. Microbiology of the sea*, **1**, 215-223.
- CHARLESWORTH (B.), 1971. — Selection in density-regulated populations. *Ecology*, **52**, 469-474.
- CHRISTOPHE (T.), 1974. — Etude écologique des peuplements d'Araignées d'une litière de châtaigneraie (forêt de Montmorency, Val d'Oise). *Publ. Labo. Zool. E.N.S.*, **3**, 126 p.
- CLARKE (B.C.), 1972. — Density-dependant selection. *Amer. Natur.*, **106**, 1-13.
- CODY (M.L.), 1974. — Competition and the structure of bird communities. Princeton Univ. Press, 318 p.
- COLE (L.C.), 1954. — The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, **29**, 103-137.
- COLLIER (B.), COX (G.W.), JOHNSON (A.W.) and MILLER (P.C.), 1973. — Dynamic ecology. Printice-Hall, 563 p.
- COLWELL (R.K.), 1973. — Competition and coexistence in simple tropical community. *Amer. Natur.*, **107**, 737-759.
- CONNELL (J.H.) et ORIAS (E.), 1964. — The ecological regulation of species diversity. *Amer. Natur.*, **98**, 399-414.

- DAGET (J.), LECORDIER (C.) et LÉVÊQUE (C.), 1972. — Notion de Nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Ecol.*, **3**, 448-462.
- DALE (M.B.), 1970. — Systems analysis and ecology. *Ecology*, **51**, 2-16.
- DARLINGTON (P.J.), 1959. — Area, climate and evolution. *Evolution*, **13**, 488-510.
- DARNELL (R.M.), 1970. — Evolution and the ecosystem. *Amer., Zool.*, **10**, 9-15.
- DEN BOER (P.J.), 1968. — Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.*, **18**, 165-194.
- DEN BOER (P.J.), 1970. — Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment : the problem of the persistence of sparse populations. 77-97, in Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek).
- DIAMOND (J.M.), 1974. — Distributional ecology of New-Guinea birds. *Science*, **179**, 759-769.
- DOBZHANSKY (T.), 1950. — Evolution in the tropics. *Amer. Sci.*, **38**, 208-221.
- DOBVEN VAN (W.H.) et LOWE-McCONNEL (R.H.), 1975. — Unifying Concepts in ecology. Junk, The Hague & Pudoc, Wageningen.
- DUNBAR (M.J.), 1960. — The evolution of stability in marine environments : natural selection at the level of the ecosystem. *Amer. Natur.*, **94**, 129-136.
- ELTON (C.S.), 1946. — Competition and the structure of ecological communities. *Journ. Anim. Ecol.*, **15**, 54-68.
- ELTON (C.S.), 1958. — The Ecology of invasions by approach. Addison-Wesley, Reading, Mass., 493 p.
- EMLER (J.M.), 1973. — Ecology : an evolutionary approach. Addison-Wesley, Reading, Mass., 493 p.
- FISCHER (A.G.), 1960. — Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, **14**, 64-81.
- FISHER (R.A.), 1958. — Polymorphism and natural selection. *J. Anim. Ecol.*, **46**, 289-293.
- FRANK (P.W.), 1968. — Life histories and community stability. *Ecology*, **49**, 355-357.
- FUTUYMA (D.J.), 1973. — Community structure and stability in constant environments. *Amer. Natur.*, **107**, 443-446.
- GADGIL (M.) et BOSSERT (W.H.), 1970. — Life historical consequences of natural selection. *Amer. Natur.*, **104**, 1-24.
- HAFFER (J.), 1969. — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131-137.
- HAIRSTON (N.G.), SMITH (F.E.) et SLOBODKIN (L.B.), 1960. — Community structure, population control and competition. *Amer. Natur.*, **94**, 421-425.
- HOLLING (C.S.), 1973. — Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**, 1-23.
- HORN (H.S.), 1966. — Measurement of overlap in comparative ecological studies. *Amer. Natur.*, **100**, 419-424.
- HURD (L.E.), MELLINGER (M.V.), WOLF (L.L.) and McNAUGHTON (S.Y.), 1971. — Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, **173**, 1134-1136.
- HUTCHINSON (G.E.), 1948. — Circular causal systems in ecology. *Ann. N.-Y. Acad. Sci.*, **50**, 221-246.
- KING (C.E.), 1971. — Resource specialization and equilibrium population size in patchy environments. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **68**, 2634-2637.
- KLOPPER (P.H.) et MACARTHUR (R.H.), 1960. — Niche size and faunal diversity. *Amer. Natur.*, **94**, 293-300.
- KLOPPER (P.H.) et MACARTHUR (R.H.), 1961. — On the causes of tropical species diversity : niche overlap. *Amer. Natur.*, **95**, 223-226.
- LACK (D.), 1971. — Ecological isolation in birds. Blackwell, Oxford. 404 pp.
- LECORDIER (C.), 1975. — Les peuplements de Caraïques (Coléoptères) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Publ. Labo. Zool. E.N.S.*, **4**, 234 pp.
- LEIGH (E.G. Jr.), 1965. — On the relation between the productivity, biomass, diversity and stability of a community. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **53**, 777-783.
- LEIGH (E.G. Jr.), 1975. — Population fluctuations, community stability and environmental variability, 51-73, in Ecology and Evolution of communities; M.L. Cody et J.M. Diamond Eds, Harvard Univ. Press.
- LEVIN (S.A.) and PAINE (R.T.), 1974. — Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **71**, 2744-2747.
- LEVINS (R.), 1975. — Evolution in Communities near equilibrium. 16-50, in Ecology and Evolution of communities, M.L. Cody et J.M. Diamond Eds, Harvard Univ. Press.
- LEVINS (R.), 1962. — Theory of fitness in a heterogeneous environment. 1. The fitness set and adaptive function. *Amer. Natur.*, **96**, 361-373.
- LEVINS (R.), 1968. — Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, 120 pp.
- LEWONTIN (R.C.), 1969. — The meaning of stability. *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 13-24.

- LOUCKS (O.L.), 1970. — Evolution of diversity, efficiency and community stability. *Amer. Zool.*, **10**, 17-25.
- MACARTHUR (R.H.), 1955. — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533-536.
- MACARTHUR (R.H.), 1962. — Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **48**, 1893-1897.
- MACARTHUR (R.H.), 1965. — Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, **40**, 510-533.
- MACARTHUR (R.H.), 1969. — Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, **1**, 19-30.
- MACARTHUR (R.H.), 1970. — Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Pop. Biol.*, **1**, 1-11.
- MACARTHUR (R.H.), 1972. — Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper & Row, N.Y., 269 pp.
- MACARTHUR (R.H.) et LEVINS (R.), 1964. — Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **51**, 1207-1210.
- MACARTHUR (R.H.) et LEVINS (R.), 1967. — The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Natur.*, **101**, 377-385.
- MACARTHUR (R.H.) et PIANKA (E.R.), 1966. — On optimal use of a patchy environment. *Amer. Natur.*, **100**, 603-609.
- MACARTHUR (R.H.) et WILSON (E.O.), 1967. — The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 203 pp.
- MARGALEF (R.), 1958. — Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession. XI. Int. Cong. Zool., London, sect. X, paper 17.
- MARGALEF (R.), 1963. — On certain unifying principles in ecology. *Amer. Natur.*, **97**, 357-374.
- MARGALEF (R.), 1968. — Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press, Chicago, 111 pp.
- MARGALEF (R.), 1969. — Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 25-37.
- MARGALEF (R.), 1975. — Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: Unifying concepts in ecology, Junk, The Hague, 151-160.
- MAY (R.M.), 1973. — Stability and complexity in model ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAY (R.M.), 1975. — Stability in ecosystems: some comments. *J. Theor. Biol.*, **51**, 161-168.
- MAY (R.M.), 1975. — Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. *J. Theor. Biol.*, **51**, 511-524.
- MAY (R.M.) et MACARTHUR (R.H.), 1972. — Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **69**, 1109-1113.
- MAYNARD SMITH (Y.), 1974. — Models in ecology. Cambridge Univ. Press, 146 pp.
- MAYR (E.), 1969. — Bird speciation in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, **1**, 1-17.
- MILLER (R.S.), 1969. — Competition and species diversity. *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**, 63-70.
- MOROWITZ (H.J.), 1968. — Energy flow in biology. Academic Press, N.Y.
- MURDOCH (W.W.) et OATEN (A.), 1975. — Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.*, **9**, 1-13.
- ODUM (E.P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262-270.
- ODUM (E.P.), 1975. — Diversity as a function of energy flow. 11-14, in Unifying concepts in ecology, Junk, The Hague.
- ORIANI (G.H.), 1962. — Natural selection and ecological theory. *Amer. Natur.*, **96**, 257-263.
- ORIANI (G.H.), 1974. — An evolutionary approach to the study of ecosystems. 198-200, in First int. Congr. Ecology, The Hague.
- ORIANI (G.H.), 1975. — Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. 139-150, in Unifying concepts in ecology, W.H. van Dobben et R.H. Lowe-McConnell (ed.), Junk, The Hague, Wageningen.
- PAINE (R.T.), 1966. — Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.*, **100**, 65-75.
- PIANKA (E.R.), 1970. — On "r" and "K"-selection. *Amer. Natur.*, **104**, 592-597.
- PIANKA (E.R.), 1974. — Evolutionary ecology. Harper et Row, N.Y., 356 pp.
- PIANKA (E.R.), 1974. — Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **71**, 2141-2145.
- PIMENTEL (D.), 1961. — Species diversity and insect population outbreak. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **54**, 76-86.
- PIMENTEL (D.), 1965. — Ecological control of a parasite population by genetic evolution in parasite-host system. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **58**, 1-6.
- PIMENTEL (D.), 1965. — Population ecology and genetic evolution. Proc. 12th. int. Congr. Entom., Londres: 387.

- PIMENTEL (D.), 1968. — Population regulation and genetic feedback. *Science*, **159**, 1432-1437.
- PIMENTEL (D.) et STONE (F.A.), 1968. — Evolution and population ecology of parasite-host system. *Can. Ent.*, **100**, 655-662.
- REDDINGIUS (J.) et DEN BOER (P.J.), 1970. — Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia*, **5**, 240-284.
- ROUGHGARDEN (J.), 1971. — Density-dependent natural selection. *Ecology*, **52**, 453-458.
- ROUGHGARDEN (J.), 1972. — Evolution of niche width. *Amer. Natur.*, **106**, 683-718.
- SCHOENER (T.W.), 1974. — The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **71**, 4169-4172.
- SCHOENER (T.W.), 1974. — Competition and the form of habitat shift. *Theoret. Pop. Biol.*, **6**, 265-307.
- SIMPSON (G.G.), 1951. — L'évolution et sa signification. Payot, éd., Paris, 304 pp.
- SIMPSON (G.G.), 1953. — The major features of evolution. New York, Columbia Univ. Press.
- SLOBODKIN (L.B.), 1964. — The strategy of evolution. *Amer. Sci.*, **52**, 342-357.
- SMITH (F.E.), 1972. — Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **44**, 309-335.
- SUTHERLAND (J.P.), 1974. — Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.*, **108**, 859-873.
- STEWART (F.M.) et LEVIN (B.R.), 1973. — Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: a model and some general considerations. *Amer. Natur.*, **107**, 171-197.
- TEMPLETON (A.R.) et ROTHMAN (E.D.), 1974. — Evolution in heterogeneous environments. *Amer. Natur.*, **108**, 409-428.
- VANDERMEER (Y.H.), 1972. — Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **3**, 107-132.
- VUILLEUMIER (F.), 1970. — Insular biogeography in continental regions. *Amer. Nat.*, **104**, 373-388.
- WATT (K.E.F. Ed.), 1966. — Systems analysis in ecology. Academic Press, New York, 276 pp.
- WELLINGTON (W.G.), 1964. — Qualitative changes in populations in unstable environments. *Canad. Entom.*, **96**, 436-451.
- WILBUR (D.W.), TINKLE (D.W.) et COLLINS (J.P.), 1974. — Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution. *Amer. Natur.*, **108**, 805-817.
- WILLIAMS (G.C.), 1966. — Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Amer. Natur.*, **100**, 687-690.
- WILLIAMS (G.C.), 1966. — Adaptation and natural selection. Princeton Univ. Press. Princeton, N.J., 307 pp.
- WOODWELL (G.M.) et SMITH (H. eds), 1965. — Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven *Symp. Biol.*, **22**, 264 pp.
- WYNNE-EDWARDS (V.C.), 1970. — Feedback from food resources to population regulation. 413-427, in Animal populations in relation to their food resources, A. Watson (ed.), Oxford of Edinburgh.