

## RECHERCHE D'UNE ENTITÉ ÉCOLOGIQUE CORRESPONDANT À L'ÉTUDE DES PAYSAGES : LA NOTION D'ÉCOCOMPLEXE

par Patrick BLANDIN

Laboratoire d'Écologie générale, Muséum National d'Histoire Naturelle,  
4, avenue du Petit Château — 91800 BRUNOY

et Maxime LAMOTTE

Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure,  
46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

**MOTS-CLÉS :** Paysage - Écocomplexe - Écosystème - Géosystème - Hétérogénéité - Interactions - Propriétés émergentes.

**KEY-WORDS :** Landscape - Ecocomplex - Ecosystem - Geosystem - Heterogeneity - Interactions - Emergent properties.

### RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Quelques concepts susceptibles d'être utilisés en écologie du paysage sont discutés. Le concept d'écosystème, en dépit d'un usage universel depuis LINDEMAN, ODUM et le Programme Biologique International, reste ambigu. Il est critiqué par les géographes, en raison de son caractère biocentrique, trophique et non spatial. Certains géographes français ont tenté de promouvoir le concept de géosystème, né en U.R.S.S.. Celui-ci, malheureusement, donne lieu à des utilisations trop confuses. Les récents progrès de l'écologie font apparaître l'intérêt de considérer un niveau d'intégration supérieur à celui de l'écosystème : des écosystèmes interactifs, naturels ou modifiés, produits par une histoire écologique et humaine commune, montrent des propriétés émergentes dans leur structure, leur dynamique et leur composition spécifique. Les auteurs proposent d'utiliser le terme d'**écocomplexe** pour désigner de tels systèmes écologiques, qui correspondent à l'échelle convenable tant pour les études fondamentales en écologie du paysage que pour l'aménagement des territoires.

### SUMMARY (Review scientific paper)

*An ecological entity corresponding to the study of landscapes : the ecocomplex*

Some concepts related to landscape ecology are discussed. The ecosystem concept, despite of a worldwide use since LINDEMAN, ODUM and the International Biological Program, remains ambiguous and is criticized by geographers, because of its biocentric, trophic and a-spatial character. Some french geographers have tried to promote the concept of geosystem, first coined in the Soviet Union. This concept, unfortunately, appears to be used with too much confusion. Actually, recent progresses in ecology have pointed out the interest of a level of integration above the ecosystem. Interactive natural and man-modified ecosystems, produced through a common ecological and human history, show emergent properties in their structure, dynamics and species composition. The authors suggest to use the term **ecocomplex** for such ecological systems, which correspond to the correct scale for fundamental landscape ecology and for management.

Le terme de paysage évoque pour tous la relation qui s'établit, en un lieu et à un moment donné, entre un observateur et le milieu qui l'entoure. Au travers des filtres sensoriels et culturels qui caractérisent sa personnalité, l'observateur saisit et ressent ce qui devient alors pour lui un **spectacle vécu**, porteur de signification (BERDOULAY et PHIPPS, 1985 ; ROUGERIE, 1988). Pour le Géographe en particulier, le paysage est devenu, tout comme pour le peintre, un objet central d'intérêt dans la mesure où il évoque pour lui les «spectacles terrestres» qui sont la source même de tous ses travaux, comme le rappelait en 1899 VIDAL DE LA BLACHE lui-même : «La géographie est une vieille science, mais elle se rajeunit périodiquement à mesure qu'elle se retrempe à ses sources vives, c'est-à-dire à la diversité des spectacles terrestres» (cité par PINCHEMEL, 1970).

L'Écologie, de son côté, s'est donné pour tâche l'étude des divers niveaux d'organisation de la matière vivante qui vont de l'individu à la biosphère. Dans un domaine aussi étendu,

pendant, la caractérisation des «niveaux» reste un problème majeur dont la solution, si elle existe, est loin d'être trouvée. La population, monospécifique, est sans doute l'un des mieux définissables, comme aussi la Biosphère, ensemble de tous les organismes vivants de notre planète. Entre ces deux extrêmes, de multiples entités peuvent être décrites, fondées sur des limites géographiques, des types de milieux, des groupes taxinomiques ou fonctionnels. Selon le problème posé, c'est l'une ou l'autre de ces entités qui s'avérera la plus utilisable ou, si l'on préfère, présentera la plus grande valeur heuristique.

Des études particulièrement nombreuses ont été consacrées à ce jour aux taxicénoses et aux guildes, qualifiées de peuplements. Plus récemment, à la faveur du développement au moins temporaire d'équipes structurées d'écologistes dans le cadre du Programme Biologique International, des recherches ont abordé le niveau plus complexe des écosystèmes et fait apparaître diverses caractéristiques de leur fonctionne-

ment en s'appuyant d'ailleurs sur des analyses de plus en plus précises.

Des types d'écosystèmes très divers ont été ainsi pris en compte, aquatiques ou terrestres, forestiers ou herbacés, de régions chaudes ou froides. La préoccupation d'analyse fonctionnelle du réseau trophique et des flux d'énergie qui a souvent prédominé dans ces recherches, en réaction contre les travaux surtout descriptifs des associations végétales des décennies précédentes, a naturellement conduit à choisir des milieux bien délimités — comme peut l'être par exemple un étang — ou relativement homogènes, c'est-à-dire présentant une structure nettement répétitive — comme peuvent l'être des prairies ou certaines forêts climaciques —.

Il apparaît toutefois avec de plus en plus d'évidence que les problèmes écologiques ne sauraient être limités à des milieux homogènes. De fait, l'hétérogénéité structurale — et donc fonctionnelle — est sans doute un des traits dominants du monde qui nous entoure et cela d'autant plus que la superficie considérée est plus grande. Elle saute ainsi aux yeux à l'échelle des «paysages» que considère le géographe. Or ces milieux divers intriqués les uns dans les autres, avec des formations végétales différentes, des cours d'eau et des lacs, des cultures, ne sont pas simplement juxtaposés. Il existe entre eux des échanges, nombreux et variés, de substances chimiques et d'eau mais aussi d'animaux, de diaspores. Pour certains milieux, même, la persistance n'est possible que par suite de la présence de certains autres au voisinage. A l'échelle des espèces, beaucoup sont liées à la coexistence simultanée de plusieurs milieux différents. Ces divers liens fonctionnels traduisent la réalité d'entités écologiques d'un niveau supérieur à celui de l'écosystème. C'est pour permettre d'aborder ce type de problèmes qu'est née l'écologie des paysages, expression qui allie la préoccupation biologique et fonctionnelle de l'écologiste à l'unité de description utilisée par le géographe.

Une telle démarche présente l'intérêt d'introduire de nouvelles problématiques qui obligent à une certaine remise en cause conceptuelle et méthodologique des recherches écologiques. Elle conduit en particulier à ne plus considérer l'hétérogénéité comme un handicap pour la recherche mais comme une réalité fondamentale dont le rôle est primordial dans le fonctionnement et dans l'évolution du monde vivant.

Sans nullement diminuer la pertinence de la notion d'écosystème, dont la valeur heuristique a fait ses preuves, cette démarche contribue à en clarifier la place dans une conception hiérarchisée des systèmes écologiques, pierre angulaire d'un débat toujours actuel entre holisme et réductionnisme (WIEGERT, 1988 ; WILSON, 1988 ; LINDICKER, 1988). En outre, elle contribue indiscutablement à construire les fondements d'une pratique rationnelle de l'aménagement des territoires.

Discipline nouvelle, issue de multiples courants (LEFEUVRE et BARNAUD, 1988), l'écologie du paysage est en pleine période de maturation conceptuelle. Dans ce contexte, il nous a paru utile de porter un regard critique sur le concept d'écosystème et sur celui de géosystème, afin de cerner le niveau d'organisation des systèmes écologiques correspondant le mieux aux préoccupations de cette écologie du paysage.

## I — LE CONCEPT D'ÉCOSYSTÈME ET SES AMBIGUÏTÉS

Le terme d'écosystème, introduit par TANSLEY en 1935, a été précisé par LINDEMAN (1942) avant d'être popularisé par les ouvrages d'ODUM (1951, 1959, 1971). Ces auteurs s'accordent pour considérer que l'écosystème représente un ensemble précis de catégories trophiques interdépendantes, entre lesquelles se répartissent des individus de différentes espèces, en interaction avec un environnement physico-chimique déterminé (Fig. 1). LINDEMAN considérait un tel ensemble comme «a primary ecological unit in its own right» ce qui revient à dire qu'un écosystème constitue une entité autonome (1).

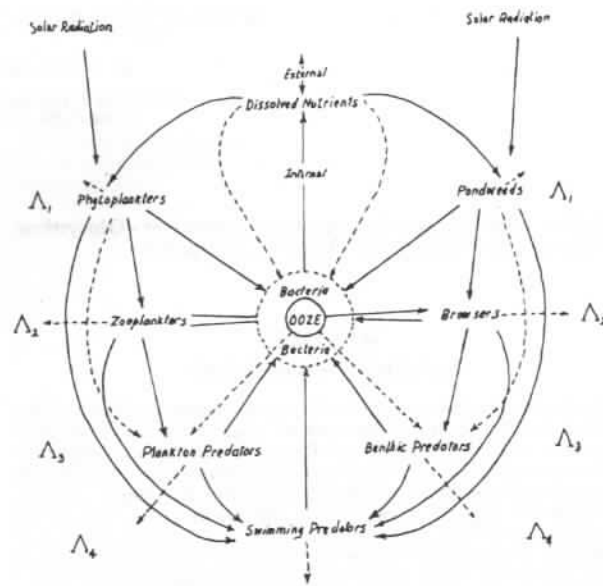


FIG. 1. — Cycle généralisé des relations trophiques au sein d'un lac (d'après LINDEMAN, 1942).

L'analyse de la démarche de LINDEMAN (1942) montre que le terme d'écosystème désigne une association d'éléments biotiques et abiotiques dont les interactions conduisent à un cycle complet — mais non fermé — des nutriments. Les modalités de ces cycles diffèrent d'un écosystème à l'autre, car chacun d'eux correspond à un assemblage original de populations adaptées à une combinaison elle aussi originale de facteurs physico-chimiques. Que les nutriments puissent être ainsi recyclés au sein d'un écosystème est essentiel, car c'est le phénomène qui en détermine l'autonomie fonctionnelle. Soulignons d'ailleurs que cette conception n'exclut

(1) Nous nous démarquons ici de l'interprétation du travail de LINDEMAN évoquée par LEFEUVRE et BARNAUD (1988). À aucun moment LINDEMAN ne laisse entendre que le terme d'écosystème pourrait s'appliquer à des vallées, des bassins ou des paysages reliés par le cycle de l'eau ; il a seulement évoqué l'existence, au sein d'un lac, de «sous-communautés» («lesser communities») associant des composantes interactives végétales et animales, comme par exemple la communauté planctonique et la communauté benthique. A-t-on pu croire à partir de là que LINDEMAN voyait plusieurs biocénoses au sein d'un écosystème, et en déduire qu'il concevait l'existence d'écosystèmes faits eux-mêmes de plusieurs écosystèmes ? Il suffit de se reporter à l'additif joint par HUTCHINSON à l'article de LINDEMAN pour constater que celui-ci mettait sur un même plan la biocénose et l'écosystème. Le fait est d'autant plus évident qu'après avoir repris le terme d'écosystème pour désigner l'unité écologique fondamentale, LINDEMAN précise en note que : «The ecological system composed of the «biocenosis biotop»- avait été désigné avec des termes différents («holocoen», «biosystem»).

Soulignons enfin que LINDEMAN n'a pas «remis en cause la notion classique d'écosystème», comme l'écrivent LEFEUVRE et BARNAUD (1988), car c'est plutôt grâce à lui, puis à ODUM, qu'elle est devenue classique.

nullement l'existence éventuelle d'exportations et d'importations par quelque processus que ce soit.

TANSLEY (1935) précisait de même que les écosystèmes «forment une catégorie de nombreux systèmes physiques de l'univers, qui vont de l'univers lui-même pris dans son ensemble jusqu'à l'atome», ce qui implique l'idée que le terme d'écosystème désigne un niveau d'organisation bien déterminé dans une hiérarchie générale. Cette même conception se retrouve dans l'ouvrage plusieurs fois réédité d'ODUM (1953, 1959, 1971) qui place le niveau des écosystèmes entre celui des communautés et celui de la biosphère. C'est elle aussi qui a été à la base du Programme Biologique International (voir par exemple McINTOSH 1976, LAMOTTE et BOURLIERE 1978 et bien d'autres) et l'importance des recherches réalisées dans de nombreux pays dans le cadre de ce programme prouve la valeur du concept d'écosystème.

Il serait donc souhaitable de ne pas revenir aujourd'hui sur l'acception la plus courante du terme d'écosystème et d'éviter tout ce qui pourrait contribuer à créer un préjudiciable flou terminologique.

On ne peut que regretter, dans ces conditions, la confusion qu'introduit l'assimilation de l'écosystème, tel qu'il a été défini par TANSLEY et LINDEMAN, à un niveau quelconque de la hiérarchie des systèmes écologiques. C'est pourtant ce que fait LIDICKER (1988) en admettant que le mot «ecosystem» est une contraction de l'expression «ecological system». La même idée se retrouve sous la plume de FRONTIER (1985) lorsqu'il écrit «on peut arbitrairement étudier comme écosystème un étang ou l'une de ses composantes (par exemple le plancton, le fond...) ou encore l'ensemble de l'étang et de la rivière qui le traverse, ou l'ensemble de l'étang et de son bassin versant». FORMAN et GODRON (1986) écrivent aussi «le concept d'écosystème, qui inclut structure, fonction et développement, peut s'appliquer à tout niveau de l'échelle spatiale, depuis la taille d'une crotte de lapin à la planète entière». Dans le même esprit encore, BRAQUE (1988) considère que «la touffe d'herbe, le buisson, le houpier d'un arbre sont de véritables écosystèmes présentant un certain degré d'autonomie» ; il illustre son propos d'une figure montrant une hiérarchie d'écosystèmes emboîtés allant de la touffe d'herbe à l'écosphère (Fig. 2).

écosystèmes	communautés végétales et animales	biotopes
écosphère	biosphère	atmosphère édapho-lithosphère hydrosphère
méga-écosystème	biome	climat zonal sol zonal
macro-écosystème	biocénose	climat régional (ou local) type de sol ou chaîne de sols
méso-écosystème	association	climat local type de sol
micro-écosystème	touffe d'herbe	microclimat horizon supérieur du sol

FIG. 2. — Un exemple d'extension abusive du terme d'écosystème : la hiérarchie des écosystèmes au sein de l'écosphère selon BRAQUE (1988). On notera que le terme de biocénose conserve dans ce schéma un sens restreint, puisqu'il est associé à un niveau précis de la hiérarchie, ce qui n'est pas le cas ici du terme de biotope.

On ne saurait trop insister, pour éviter une inextricable confusion, sur le fait qu'un écosystème n'est pas un système écologique quelconque : ce que certains ont voulu appeler

«microécosystème», tel un excrément avec sa succession de coprophages, n'est donc pas compatible avec le concept d'écosystème dont il n'offre rien le caractère d'autonomie. A l'échelle opposée, un bassin versant et les milieux aquatiques qui en dépendent ne forment pas davantage un écosystème mais un ensemble d'écosystèmes car, selon les endroits, ce sont des combinaisons entièrement différentes d'éléments abiotiques et biotiques qui en caractérisent le fonctionnement.

Outre sa place dans la hiérarchie des systèmes écologiques, il est un autre aspect du concept d'écosystème qui peut prêter à discussion. LINDEMAN (1942) avait attiré l'attention sur son caractère fonctionnel, en insistant sur le fait qu'il constituait avant tout une unité de fonctionnement, relativement autonome, du monde vivant. La représentation donnée par LINDEMAN du cycle trophique d'un lac (voir Fig. 1) illustre bien ce point de vue, repris par ODUM (1959), pour qui la caractéristique principale du concept d'écosystème doit être de mettre l'accent sur les phénomènes d'interdépendance fonctionnelle et de relations causales. Compte tenu de l'influence considérable qu'ont eue les livres d'ODUM on ne peut s'étonner que certains auteurs en soient arrivés à affirmer «le concept d'écosystème est sans dimension» (REINERS, 1986). On comprend alors les critiques des géographes.

Dans un numéro de la revue *Hérodote* consacré aux rapports entre la géographie et l'écologie, TRICART (1982) constate ainsi que «Le concept [d'écosystème], en soi, n'est pas spatialisé. Un écosystème est, avant tout, un tissu de flux qui déterminent sa structure. Il se représente par un organigramme, non par une carte». BLANC-PAMARD (1982) va encore plus loin : «L'écologie est la seule analyse réussie des faits naturels, mais le concept d'écosystème reste trop limité. Il n'a de dimension ni spatiale, ni historique, ni dynamique. De plus un écosystème n'est pas cartographiable. Il ne rend pas compte de l'histoire qu'enregistre le support spatial, ni de la géomorphogénèse, voire des problèmes d'érosion». BERTRAND et BERTRAND (1986) vont dans le même sens lorsqu'ils soulignent les insuffisances du concept d'écosystème : «marginalisation des aspects abiotiques de l'environnement auxquels on ne reconnaît pas toujours une autonomie de fonctionnement, flou des références spatiales et surtout temporelles, incapacité à concevoir l'histoire dans son épaisseur naturaliste et sociale, difficulté théorique et pratique à «ouvrir» un système de référence fermé, enfin dérive implicite vers une pensée organiciste».

Si les écologistes doivent se sentir interpellés par de telles critiques, celles-ci paraissent toutefois bien excessives et correspondent à une mauvaise interprétation de la vraie nature du concept d'écosystème. De fait, TANSLEY lui-même, en 1935, tout en soulignant la dimension fonctionnelle du concept («superorganisme... qui fait le lien entre les êtres vivants et leur milieu»), gardait une préoccupation spatiale qui transparait dans son expression «unité de base de la nature à la surface de la terre». En outre, TANSLEY a fort bien souligné le fait que les écosystèmes sont le produit d'une histoire, dans laquelle l'homme a pu jouer un rôle déterminant. N'écrivait-il pas : «Considérée comme un facteur biotique exceptionnellement puissant qui bouleverse de manière croissante les équilibres des écosystèmes préexistants et éventuellement les détruit, en en produisant en même temps de nouveaux de nature très différente, l'activité humaine trouve sa véritable place dans l'écologie» (traduction de DROUIN, 1984). C'est dire que le point de vue de LINDEMAN (1942) constitue déjà un glissement par rapport à cette conception originelle, ou tout au moins cet auteur n'a-t-il envisagé qu'un aspect partiel de l'ensemble des problèmes qui concernent un écosystème. Réduire celui-ci à un jeu de relations en oubliant sa réalité spatio-temporelle ne peut qu'ouvrir la voie à des ambiguïtés et faire tomber sous le coup de critiques justifiées.

Ce sont d'ailleurs ces critiques qui ont amené certains géographes à développer un autre concept pour définir l'unité de paysage sur laquelle ils travaillent.

## II — LE CONCEPT DE GÉOSYSTÈME ET SES AMBIGUITÉS

Le concept de géosystème est issu de la géographie soviétique : il a été proposé en 1960 par SOCHAVA (cf. BÉROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978). En France, il a fait l'objet d'un effort de promotion — dans le domaine de la géographie physique — par BERTRAND, qui voit en lui le moyen d'une structuration cohérente de cette discipline. Le passage suivant fait bien comprendre la conception et la position de ces auteurs vis-à-vis du concept d'écosystème :

«Le géosystème sert à désigner un «système géographique naturel homogène lié à un territoire». Il se caractérise par une **morphologie**, c'est-à-dire par des structures spatiales verticales (les géohorizons) et horizontales (les géofaciès) ; un **fonctionnement** qui englobe l'ensemble des transformations liées à l'énergie solaire ou gravitationnelle, aux cycles de l'eau, aux biogéocycles, ainsi qu'aux mouvements des masses aériennes et aux processus de géomorphogenèse ; un **comportement** spécifique, c'est-à-dire par les changements d'états qui interviennent dans le géosystème pour une séquence de temps donnée».

«Le géosystème se différencie de l'écosystème bien qu'il s'agisse dans les deux cas d'une application de la théorie du système général et de la modélisation systémique à la nature : le géosystème est un concept territorial, une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée ; le géosystème est beaucoup plus large que l'écosystème qui devient ainsi une partie du système géographique naturel».

«Mais ces deux concepts traduisent, en fait, deux approches très différentes de la nature car leurs finalités ne sont pas les mêmes».

«L'écosystème représente une approche biocentrique et métabolique dans laquelle les éléments non-vivants du milieu sont subordonnés à l'analyse du vivant au cours du processus de la photosynthèse et de la chaîne trophique. Dans le géosystème, il n'existe ni approche préférentielle, ni hiérarchie *a priori*. L'ensemble des structures et des mécanismes sont appréhendés globalement. C'est la hiérarchie naturelle des éléments telle qu'elle apparaît dans l'analyse quantitative de l'espace-temps concret qui détermine les priorités de l'analyse» (BÉROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978).

Il est certain que nombre de travaux sur les écosystèmes ont avant tout visé à en mesurer la productivité. Souvent, cependant, une grande attention a été portée aussi au fonctionnement physico-chimique, en particulier dans le cas des écosystèmes limniques (voir par exemple LAMOTTE et BOURLIERE, 1983). Il est vrai également que ce fonctionnement physico-chimique, en général, est moins étudié pour lui-même que pour comprendre le fonctionnement biologique, mais de là à penser, comme TRICART (1982), que l'écologie ne considère le milieu, «l'écotope», que comme un cadre statique est certainement excessif. Il n'y a pas sur ce point, à notre sens, une divergence aussi profonde qu'on veut bien le laisser croire entre écosystème et géosystème. Dans les deux cas, l'objectif est bien d'analyser une morphologie — c'est-à-dire des structures —, un fonctionnement et les transformations, cycliques ou non, qui en résultent. Peut-être seulement y a-t-il derrière le concept de géosystème une volonté plus affichée de ne rien négliger des éléments et processus abiotiques, comme ont pu le faire certaines études écosystémiques. Inversement, toutefois, les études de géosys-

tèmes n'accordent qu'une place bien plus restreinte aux phénomènes biologiques.

Une différence plus fondamentale pourrait découler de l'idée selon laquelle «le géosystème est beaucoup plus large que l'écosystème qui devient ainsi une partie du système géographique naturel» (BÉROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978). C'est ce point que reprend ROUGERIE (1988), en considérant que «le géosystème est généralement de plus vaste étendue territoriale et ses limites sont beaucoup plus nettement définies» et «qu'il est bien souvent constitué par l'articulation de plusieurs écosystèmes sous l'influence d'un facteur dominant, le réseau d'un bassin-versant, par exemple, ou un mode d'exploitation du terroir». A partir de là, ROUGERIE (1988) avance l'idée que «l'une des originalités majeures du géosystème par rapport à l'écosystème est d'introduire un important réseau de relations à large composante latérale».

Il se dégage de ces remarques une conception selon laquelle un géosystème serait un assemblage d'écosystèmes liés par des interactions latérales, qu'il s'agisse de déplacements d'êtres vivants, de flux hydriques et chimiques au niveau du sol, de flux atmosphériques, ou d'influences physiques réciproques aux interfaces... Les écosystèmes correspondraient donc plutôt à des géofaciès, possédant chacun une organisation spécifique de géohorizons : «la structure horizontale interne d'un géosystème est constituée, pour un temps donné, par la mosaïque des géofaciès» (BÉROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978).

D'un point de vue théorique, tout ceci paraît satisfaisant. Dans la pratique, en revanche, de lourdes ambiguïtés subsistent. Ainsi, BÉROUTCHACHVILI et RADVANYI (1978) prennent comme exemples de géosystèmes une forêt de sapins, ou encore une garrigue ; dans le massif du Canigou, ils décrivent même «une succession de géosystèmes de plus en plus complexes depuis la roche à nu jusqu'à la forêt de conifères ou de Hêtres». Tous ces exemples, proposés par des auteurs dont on ne peut mettre en doute l'orthodoxie géosystémique, correspondent, pour des écologistes, à des écosystèmes. Quand BERTRAND et BERTRAND (1986) écrivent : «L'arbre ou le buisson, leur port aérien et leur enracinement, l'âge de leurs brins, la structure de leur souche (...) marquent la physionomie du géosystème», on s'interroge sur ce qu'ils entendent alors par géosystème, à quelle échelle d'espace et à quel niveau d'organisation ils le situent...

Plus déroutante encore est l'application du concept de géosystème qui a été faite dans un travail d'ALET (1986) intitulé «L'oiseaux dans le géosystème. Essai sur la cartographie de l'avifaune dans le massif de Grésigne (Tarn)» travail qui se propose d'offrir un exemple de cartographie géosystémique réalisé en référence aux conceptions de G. BERTRAND. La figure 3 reprend, en la simplifiant, une partie de la carte conçue par ALET : seuls les géosystèmes distingués par l'auteur ont été représentés, mais non leur découpage en géofaciès.

Deux observations nous semblent révéler une certaine ambiguïté dans l'application faite, dans ce travail, du concept de géosystème.

En premier lieu, il n'y a aucun lien logique entre la délimitation des géosystèmes et l'organisation du réseau hydrographique. Au nord de la forêt de Grésigne, par exemple, les écoulements traversent successivement deux ou trois géosystèmes, de sorte que les géofaciès correspondants qui se suivent le long des pentes sont davantage liés entre eux, en termes de flux hydriques et chimiques, que ne doivent l'être certains géofaciès d'un même géosystème. On ne peut donc dire ici que chaque géosystème est constitué par l'articulation d'écosystèmes soumis à l'influence d'un même facteur do-

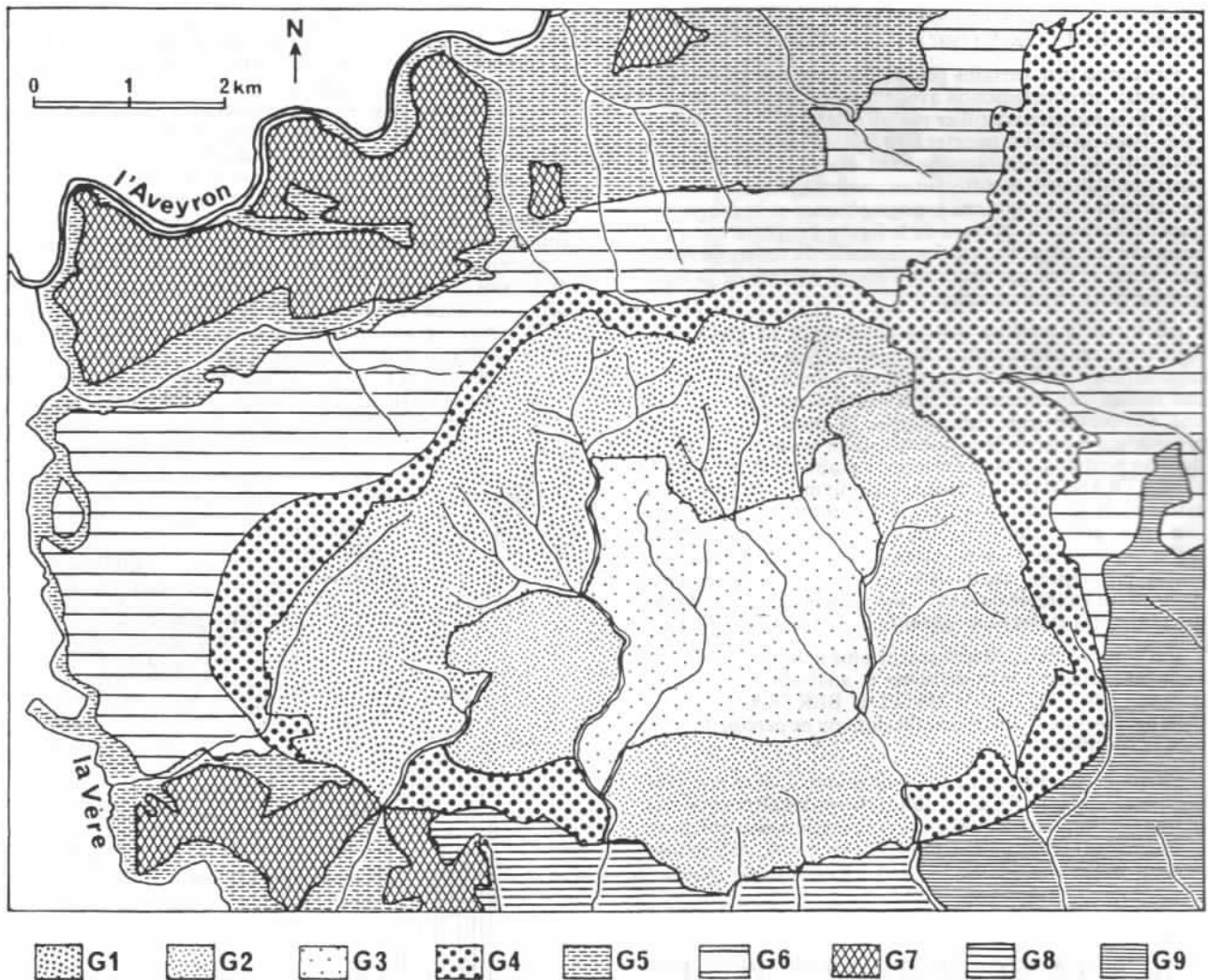


FIG. 3. — Un exemple d'analyse d'un territoire en termes de géosystèmes d'après ALET (1986) : les géosystèmes de Grésigne (Tarn). Carte simplifiée (les géofaciès ne sont pas représentés) tracée d'après la carte en couleurs publiée par l'auteur.

G1, G2 et G3 : géosystèmes forestiers de la forêt domaniale de Grésigne, distingués d'après la position topographique et le substrat géologique. Les géofaciès varient en fonction des essences dominantes (chênes et hêtres, chênes et charmes, résineux) et la structure : futaies, fourrés, coupes rases avec *Sarothamnus*.

G4 : géosystème avec une mosaïque de taillis de chêne sessile ou de châtaignier, de landes, éventuellement enrésinées, d'anciennes pelouses pâturées et de prairies plus ou moins en cours d'enrichissement.

G5 : géosystème avec une mosaïque de taillis de chêne pubescent, de friches et taillis clairs sur anciens vignobles, de prairies de fond de dépression ou de fond de vallons humides.

G6 : géosystème avec mosaïque de taillis de chêne pubescent, de friches et taillis sur anciennes cultures céréalières et anciennes zones pâturées.

G7 : géosystèmes avec mosaïque de taillis de chêne vert, de chêne pubescent, éventuellement sur anciens parcours à moutons, de prairies et cultures sur anciens labours céréalières en dépression karstique.

G8 : géosystème avec une mosaïque de taillis, parfois enrésinés, de vignobles et de cultures céréalières.

Un dixième géosystème, lié à la moyenne vallée de la Vère, apparaît à peine sur la partie de carte représentée, et a été confondu ici avec le géosystème G5.

minant, tel le réseau d'un bassin-versant, pour reprendre les termes de ROUGERIE (1988).

En second lieu, certains géosystèmes sont fragmentés, ce qui paraît en contradiction avec l'idée qu'un géosystème se caractériserait en particulier par un réseau de relations latérales. Peut-on alors rapporter à un même type de géosystème des portions de territoires portant des géofaciès peut-être assez semblables mais différant en nombre et en répartition et placés dans des conditions topographiques et hydrographiques différentes ? L'examen de la figure 3 suggère une autre approche de l'organisation fonctionnelle du territoire étudié par ALET (1986) qui tiendrait d'abord compte de la topographie et de l'hydrographie.

Au total, la mise en oeuvre du concept de géosystème semble encore bien confuse. Sans doute cela tient-il au fait, comme l'écrit ROUGERIE (1988), qu'il s'agit d'appréhender une réalité trop récemment mise en évidence et recouvrant une complexité trop considérable. Il reste à savoir si le géosystème recouvre bien une catégorie unique d'objets, ce dont on peut douter en lisant sous la plume de BERTRAND et BERTRAND (1986) : «Beaucoup plus modeste [que l'écosystème], le géosystème se présente comme un simple artefact, une grille d'interprétation pluriscalair imposée de façon explicite aux corps naturels. Il ne repose donc sur aucun pré-supposé organiciste ou «objectif». Il se fonde d'abord sur l'analyse de la diversité spatiale, la recherche des discontinuités et des homogénéités à différentes échelles».

Il n'y aurait donc effectivement plus volonté de désigner «une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée» (BÉROUTCHACHVILI et BERTRAND, 1978), mais proposition d'une démarche dont on ne perçoit plus très bien la spécificité.

La question reste donc entière de savoir si, dans une perspective écologique, il y a possibilité de reconnaître un niveau d'organisation supérieur à celui des écosystèmes et qui puisse véritablement être étudié en termes de structure, de fonctionnement et d'évolution.

### III — LA NOTION D'ÉCOCOMPLEXE

En l'état actuel, l'écologie d'un paysage ne peut donc ni s'appuyer solidement sur le concept de géosystème, insuffisamment précisé, ni se contenter de celui d'écosystème puisqu'elle s'intéresse en fait aux assemblages d'écosystèmes. Elle se trouve ainsi enfermée dans un piège terminologique dont il est souhaitable de la dégager.

En accord avec LEFEUVRE et BARNAUD (1988), on doit admettre que le fait majeur est la reconnaissance de l'hétérogénéité comme réalité constitutive des systèmes écologiques, alors qu'elle fut longtemps considérée comme une gêne vis-à-vis de leur analyse. Un exemple précis illustrera cette nécessité.

Dans la région de Lamto, partie méridionale des savanes de Côte-d'Ivoire, le paysage, dominé par des palmiers rôniers et de petits arbres, donne une impression d'uniformité. Cette impression a été un facteur déterminant dans le choix de cette région pour le développement, pendant plus de 20 ans, de recherches menées dans l'esprit du Programme Biologique International (LAMOTTE, 1975, 1978). Consacrées tant au sol et au climat qu'à la végétation et au peuplement animal, elles ont permis de dégager les traits fondamentaux de la structure et du fonctionnement de ce système écologique considéré *a priori* comme un écosystème homogène au sens classique du terme, c'est-à-dire à structure répétitive dans l'espace.

En réalité, les recherches ont révélé, par delà l'apparente uniformité, une hétérogénéité spatiale assez considérable de la composition botanique de la strate herbacée en rapport avec la situation topographique, la nature du sol et son degré d'hydromorphie (Fig. 4). En même temps apparaissaient, sur de plus vastes superficies, des différences dans la densité des rôniers et des arbres, autre facteur d'hétérogénéité souvent sans rapport avec les précédents. Une troisième source de variation est liée à la présence de nombreuses mares temporaires dont la période de mise en eau est très variable selon la situation topographique et le cycle climatique de l'année considérée. A sec durant une grande partie du temps, ces mares ont une végétation le plus souvent non aquatique et en continuité avec celle du reste de la savane. Par ailleurs, des affleurements granitiques créent ici et là des habitats particuliers, où se forment parfois aussi de petites flaques d'eau. Enfin, des galeries forestières, dans les talwegs, découpent la savane, qui est également au contact de forêts sur les plateaux (Fig. 5).

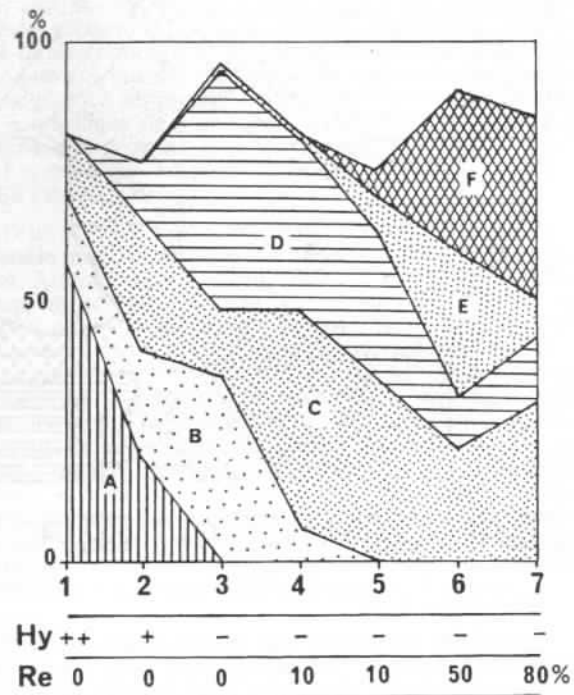


FIG. 4. — L'hétérogénéité de la strate herbacée dans les savanes de la région de Lamto en Côte-d'Ivoire (d'après CÉSAR, 1971). Représentation des pourcentages, en biomasse, des principales Graminées dans sept stations variant en fonction du degré d'hydromorphie du sol (Hy) et du recouvrement des strates arbustives et arborées (Re).

A : *Loudetia simplex* - B : *Andropogon schirensis* - C : *Hyparrhenia diplandra* - D : *Hyparrhenia chrysargyrea* - E : *Sorghastrum bipennatum* - F : *Imperata cylindrica*.

Dans ce contexte, la nécessité de considérer un système écologique d'un niveau supérieur à l'écosystème apparaît avec une particulière netteté lorsqu'il s'agit de comprendre la biologie — la dynamique des populations notamment — d'organismes qui doivent nécessairement fréquenter des milieux bien différents au cours de leur vie.

Tel est le cas, évidemment, des espèces dont les larves sont aquatiques et les adultes terrestres comme divers Insectes d'une part, les Amphibiens d'autre part. De ces Insectes,

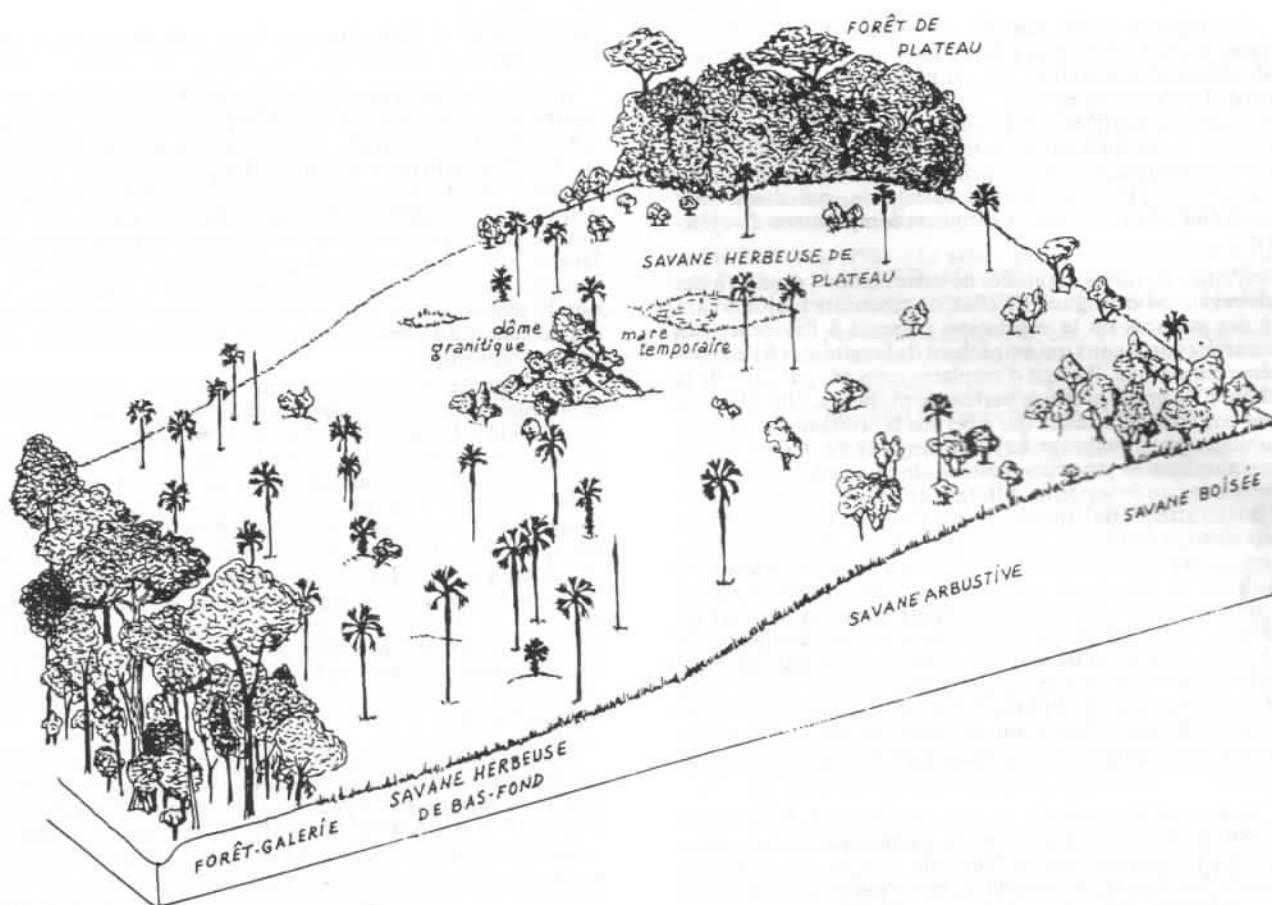


FIG. 5. — Bloc diagramme montrant l'hétérogénéité de la mosaïque préforestière dans la région de Lamto (Côte d'Ivoire).

certains tiennent une place importante dans la vie des écosystèmes : ce sont les Diptères Nématocères, Moustiques et Chironomes notamment, dont les larves, pour se développer, utilisent toutes sortes de collections d'eau. Les Simulies, dont les larves vivent dans le fleuve Bandama proche, constituent également un élément essentiel des écosystèmes de savane et ont une importance capitale sur la vie des populations humaines.

Quant aux Amphibiens, ils effectuent tout leur développement sous forme de têtards dans les mares temporaires avant de se répandre dans toute l'étendue de la savane où ils tiennent un rôle notable dans les réseaux trophiques, en particulier durant la saison des pluies. Avec d'autres Vertébrés prédateurs, ils interviennent ainsi de façon sensible dans la dynamique des populations de nombreux Invertébrés de la strate herbacée, aussi bien phytophages que prédateurs.

Par ailleurs, les galeries forestières jouent un rôle essentiel pour beaucoup d'animaux dont les activités se déroulent autant en forêt qu'en savane. Ainsi, nombre de grands et moyens Mammifères se nourrissent surtout en savane, mais s'abritent et vont boire en forêt-galerie. C'est le cas aussi de certains Oiseaux.

Les faciès de savane présentent eux-mêmes une hétérogénéité importante pour des animaux comme les petits rongeurs qui, au cours des saisons, se localisent en fonction des changements d'humidité du sol et de végétation. Il en va de même pour divers Insectes capables de déplacements importants, comme les Acridiens.

Enfin, les feux — d'origine anthropique — qui parcourent les savanes en saison sèche sont eux aussi une source d'hétérogénéité, leur intensité variant selon les endroits en fonction de divers facteurs. Ils provoquent des mouvements d'animaux dont les chances de survie dépendent notamment de la plus ou moins grande proximité d'abris tels que rochers ou galeries forestières.

Au total, c'est bien une mosaïque d'écosystèmes qui se révèle former une entité écologique, dont la structure et le fonctionnement contrôlent la démographie de nombreuses espèces.

Bien entendu, l'idée que des espèces ne peuvent se perpétuer que par l'utilisation des différents écosystèmes coexistants dans un même espace est fort classique. Dans le présent contexte, toutefois, elle conduit à une conclusion majeure : si l'existence d'une population, végétale ou animale, dépend de la composition et de l'agencement d'un ensemble d'écosystèmes, elle constitue pour cet ensemble une propriété émergente effective. En effet, la persistance de cette population ne peut s'expliquer seulement par les caractéristiques propres de chaque écosystème car elle repose sur la façon dont les écosystèmes sont organisés les uns par rapport aux autres. Pour que l'écologie « du paysage » prennent consistance, il est donc essentiel que les recherches portent tout spécialement, dans l'étude de mosaïques d'écosystèmes, sur la mise en évidence de propriétés émergentes expliquées à partir de la structure spatiale de ces mosaïques. C'est alors seulement que celles-ci pourront être considérées comme des entités correspondant à un niveau d'intégration supérieur à celui des écosystèmes.

Les travaux menés sur l'hydrosystème du Haut-Rhône français (AMOROS *et al.*, 1988), illustrent de façon particulièrement démonstrative une autre notion, elle aussi essentielle. Ils montrent en effet que, dans les systèmes fluviaux non ou peu modifiés par l'homme, l'hétérogénéité spatiale n'est pas figée, mais au contraire dynamique : produite par le fonctionnement du système pris globalement, elle en constitue une propriété structurelle émergente, qui a son tour contribue à la résilience de certaines composantes du système.

L'étude de forêts naturelles de vaste étendue conduit à des observations analogues. En effet, on rencontre toujours çà et là des surfaces où la végétation présente à l'évidence des caractères originaux qui empêchent de la rattacher à l'écosystème climatique. Il s'agit d'emplacements où, par suite de la chute d'un grand arbre ou parfois de plusieurs, s'est développée une zone de lumière qui a permis la croissance d'espèces inhibées par l'ombrage habituel de la forêt. Composition taxinomique et structure spatiale de la végétation font de cette zone un écosystème différent de celui qui l'entoure. Un examen attentif de l'ensemble de la forêt montre qu'à côté de tels secteurs facilement décelables en existent beaucoup d'autres qui correspondent à des réponses déjà plus anciennes et qu'au total la forêt est en réalité une mosaïque de parcelles correspondant à des stades différents d'une dynamique de reconstitution. Il est donc indispensable de considérer la forêt dans sa globalité si l'on veut saisir les mécanismes qui font d'elle — lorsqu'elle est de dimensions suffisantes — un système en «quasi-équilibre» (SHUGART, 1984). Ici encore c'est l'hétérogénéité qui rend possible la persistance de toutes les espèces impliquées dans les différentes étapes des successions.

Des considérations de ce type ont conduit BLONDEL (1986) à introduire le concept de **métaclimax**. Alors qu'on associait classiquement à l'idée de climax une structure homogène unique, le concept de **métaclimax** correspond au constat que la capacité de persistance d'un système dépend de l'existence d'une structure hétérogène, non pas quelconque, mais telle que soit effectivement assurée en permanence la viabilité de toutes les populations intervenant dans la dynamique du système. Celle-ci est induite, dans un métaclimax fluvial comme dans un métaclimax forestier, par des «perturbations» — destruction de biotopes par reprise d'érosion, chablis... — qui, en réalité, font intégralement partie du fonctionnement de ces systèmes.

Une autre avancée majeure de l'écologie dans les réflexions théoriques et les recherches est liée à l'évolution du statut du temps qui est fondamentalement cyclique dans les études classiques d'écosystèmes. De fait, bien des processus se déroulent à l'échelle du cycle nyctéméral ou à celle du cycle saisonnier : ils sont donc considérés comme répétitifs, de sorte qu'à partir d'échantillonnages judicieusement échelonnés, on doit obtenir des résultats extrapolables d'un cycle à l'autre. De même, dans son acception classique, la notion de série évolutive est présentée comme un développement, processus également reproductible (voir par exemple ODUM, 1959).

Dans un tel contexte, les études sur la richesse spécifique des communautés ont trop longtemps considéré celle-ci comme la résultante des influences de l'environnement local sur les interactions à court terme entre espèce, parmi lesquelles la compétition s'est vu accorder un rôle privilégié. En réalité, une interprétation sérieuse exige la prise en compte des processus historiques. Comme l'écrit RICKLEFS (1987) : «les écologistes commencent à réaliser que la diversité locale porte l'empreinte de processus globaux comme la dispersion et la production d'espèces et de circonstances historiques uniques. Ces processus mettent les écologistes spécialistes des communautés au défi d'élargir la dimension

géographique et historique de leurs concepts et de leurs recherches».

Il y a là un changement de perspective très important, car admettre que des systèmes écologiques portent la marque d'événements historiques uniques, c'est admettre qu'ils ne peuvent être entièrement expliqués à partir de lois tirées de l'analyse de leur fonctionnement actuel. Aussi le véritable défi pour l'écologie est-il d'assumer de façon cohérente une double démarche : la recherche de faits ayant un degré satisfaisant de généralité et l'analyse d'une réalité qui n'est qu'un moment dans le déroulement d'une histoire. Il faut pour cela que le temps soit pris en compte à de multiples échelles, depuis celle des durées géologiques jusqu'à celle du fonctionnement biologique.

Au total, la reconnaissance d'un niveau d'intégration supérieur à celui des écosystèmes paraît fondée car ce niveau correspond à des ensembles d'écosystèmes interactifs et non pas seulement juxtaposés en des mosaïques plus ou moins hétérogènes. A ce niveau apparaissent des propriétés nouvelles, liées à la structure des mosaïques, à la diversité du «grain» des écosystèmes, au réseau d'interfaces qu'ils forment, aux flux d'énergie de matière et d'organismes que la structure favorise ou contrarie, à l'existence de populations qui ne se maintiennent que parce que coexistent les différents écosystèmes nécessaires à leur fonctionnement. En conditions non modifiées par l'Homme, l'hétérogénéité apparaît à la fois comme une production de l'histoire et du fonctionnement de ces systèmes et comme une condition de leur renouvellement.

Dans le cadre d'une réflexion sur l'apport de l'écologie à l'aménagement des territoires, nous avons proposé de désigner ces systèmes d'écosystèmes par le terme d'**écosystème complexe** (BLANDIN et LAMOTTE, 1985). Au risque d'encombrer un peu plus la terminologie, il nous a paru en effet nécessaire, en reconnaissant ce niveau d'intégration, de le désigner par un terme qui en souligne la nature écologique, c'est-à-dire tout à la fois spatiale, temporelle et relationnelle. Ce terme évite l'ambiguïté du mot **paysage** ou de son équivalent anglais **landscape**, car il désigne une catégorie de systèmes écologiques considérés sans référence, ni explicite, ni implicite, aux phénomènes de perception et d'interprétation. Il évite aussi deux restrictions liées à la définition que donnent FORMAN et GODRON (1986) du concept de **landscape**. La première tient au fait qu'évidemment l'idée de paysage est associée à des espaces continentaux ; il est pourtant souhaitable que l'idée d'écosystèmes interactifs soit appliquée au domaine marin, ce que peut faciliter le concept d'écosystème complexe. La seconde tient à l'affirmation qu'un paysage est un assemblage d'écosystèmes qui se répète dans l'espace alors que des assemblages non répétitifs, mais ayant une réelle unité fonctionnelle peuvent très bien exister : ce qui fonde la réalité d'un écosystème complexe, c'est la combinaison d'une structure et d'un fonctionnement propres, issus d'une histoire particulière.

Au-delà des problèmes terminologiques, une fois reconnue l'existence d'un niveau d'organisation supérieur à celui des écosystèmes, la problématique de la recherche est bien d'analyser, à ce niveau, des structures, des fonctionnements et des changements (FORMAN et GODRON, 1986). Se posent alors de nouveau les problèmes de délimitation : peut-on répondre aux préoccupations des géographes et, reconnaissant des entités spatiales, en faire la cartographie ? En réalité, la biosphère vit et se renouvelle par le jeu incessant de processus interactifs qui forment un continuum spatio-temporel : tracer une limite, que ce soit dans l'espace ou dans le temps, sera toujours un acte arbitraire. C'est pourtant aussi un acte indispensable à la recherche. Il faut donc que toute délimitation fasse l'objet d'une explication par rapport à l'objectif poursuivi : on peut ainsi faire l'hypothèse qu'à l'intérieur d'un espace que l'on délimite, les interactions qui y jouent sont davantage déterminantes, pour le renouvellement de ses



composantes, que les relations entretenues avec l'extérieur. Le plus important — et c'est par là un apport extrêmement positif de l'écologie du paysage — est que la désignation d'une limite ne soit plus un moyen pour négliger des phénomènes considérés comme «extérieurs» ; c'est au contraire obliger la recherche à tout analyser par rapport à elle : les phénomènes d'interface ont enfin un statut.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALET (B.), 1986. — L'oiseau dans le géosystème. Essai de cartographie de l'avifaune dans le massif de Grésigne (Tarn). *RGPSO*, 57 (3), 343-362 + 1 carte couleurs.
- AMOROS (Cl.), BRAVARD (J.-P.), REYGROBELLET (J.-L.), PAUTOU (G.) et ROUX (A.-L.), 1988. — Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 19 (4), 531-546.
- BERDOULAY (V.) et PHIPPS (M.), eds., 1985. — *Paysage et système*. Éditions de l'Université d'Ottawa, 195 p.
- BEROUTCHACHVILI (N.) et BERTRAND (G.), 1978. — Le Géosystème ou «Système territorial naturel». *RGPSO*, 49 (2), 167-180.
- BEROUTCHACHVILI (N.) et RADVANYI (J.), 1978. — Les structures verticales des géosystèmes. *RGPSO*, 49 (2), 181-198.
- BERTRAND (Cl.) et BERTRAND (G.), 1986. — La végétation dans le géosystème. Phytogéographie des montagnes cantabriques centrales (Espagne). *RGPSO*, 57 (3), 291-312.
- BLANC-PAMARD (C.), 1982. — In : Premiers éléments pour un débat. *Hérodote*, n°26, 120-124.
- BLANDIN (P.) et LAMOTTE (M.), 1985. — Écologie des systèmes et aménagement : Fondements théoriques et principes méthodologiques. In : LAMOTTE (M.) éd. : *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, 139-162.
- BLONDEL (J.), 1986. — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 221 p.
- BRAQUE (R.), 1988. — *Biogéographie des continents*. Masson, Paris, 470 p.
- CÉSAR (J.), 1971. — *Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université Paris VI, 95 + 33 p.
- DROUIN (J.-M.), 1984. — *La naissance du concept d'écosystème*. Thèse de Doctorat de 3e cycle en Philosophie, Université Paris I, 245 p.
- FORMAN (R.T.T.) et GODRON (M.), 1986. — *Landscape Ecology*. Wiley and Sons, New York, 649 p.
- FRONTIER (S.), 1985. — Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 253-312.
- LAMOTTE (M.), 1975. — The structure and function of a tropical savannah ecosystem. In : GOLLEY (F.) et MEDINA (E.) eds. : *Trends in tropical ecology*. Springer-Verlag, Berlin, 179-222.
- LAMOTTE (M.), 1978. — La savane préforestière de Lamto, Côte d'Ivoire. In : LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.), eds. : *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 231-311.
- LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.), eds., 1978. — *Problèmes d'écologie : écosystèmes terrestres*. Masson, Paris, 345 p.
- LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.) eds., 1983. — *Problèmes d'écologie : écosystèmes limniques*. Masson, Paris, 254 p.
- LEFEUVRE (J.-Cl.) et BARNAUD (G.), 1988. — Écologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bull. Ecol.*, 19 (4), 493-522.
- LIDICKER (W.Z.), 1988. — The synergistic effects of reductionist and holistic approaches in animal ecology. *Oikos*, 53 (2), 278-281.
- LINDEMAN (R.L.), 1942. — The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23 (4), 399-418.
- McINTOSH (R.P.), 1976. — Ecology since 1900. In : TAYLOR (B.J.) et WHITE (T.J.), eds. : *Issues and ideas in America*. Univ. Oklahoma Press, 353-372.
- ODUM (E.P.), 1953, 1959, 1971. — *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia, 1st., 2d and 3d ed.
- PINCHEMEL (P.), 1970. — Géographie. 3. L'histoire de la géographie. In : *Encyclopedia Universalis*, vol. 7, 621-624.
- REINERS (W.A.), 1986. — Complementary models for ecosystems. *Am. Nat.*, 127 (1), 59-73.
- RICKLEFS (R.E.), 1987. — Community Diversity : Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235, 167-171.
- ROUGERIE (G.), 1988. — *Géographie de la Biosphère*. Armand Colin, Paris, 288 p.
- SHUGART (H.H.), 1984. — *A theory of Forest Dynamics*. Springer-Verlag, Berlin, 278 p.
- TANSLEY (A.G.), 1935. — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 (3), 284-307.
- TRICART (J.), 1982. — Géographie/écologie. *Hérodote*, n°26, 47-66.
- WIEGERT (R.G.), 1988. — Holism and reductionism in ecology : hypotheses, scale and models. *Oikos*, 53 (2), 267-269.
- WILSON (D.S.), 1988. — Holism and reductionism in evolutionary ecology. *Oikos*, 53 (2), 269-273.