

LA NAISSANCE DU CONCEPT D'ECOSYSTEME

Jean-Marc Drouin

Introduit en 1935 par Tansley, le concept d'écosystème ne résulte pas simplement de l'application à l'écologie d'une "théorie générale des systèmes" mais s'inscrit dans l'histoire propre de l'écologie et de la biogéographie. Les débats théoriques auxquels il donne lieu mettent en jeu, dès l'origine, une série de rapports entre l'homme et la nature, entre le vivant et le non vivant, entre l'unité et la multiplicité. Trois textes ont joué un rôle important dans la constitution de ce concept : un texte "pionnier" de S.A. Forbes (1887), le texte fondateur du concept (Tansley, 1935), et une première approche quantitative des relations énergétiques dans l'écosystème (Lindeman, 1942). On trouvera une traduction commentée de ces trois textes dans la thèse de troisième cycle qui est résumée ci-dessous (1).

Ecosystème :
introduction d'un mot
et construction
d'un concept ...

Introduit en 1935, le terme écosystème est aujourd'hui employé dans tous les travaux de biogéographie et d'écologie, au point d'être présent depuis la fin des années 1960 et le début des années 1970 dans les dictionnaires de langue et les encyclopédies.

autour de
trois textes

L'introduction de ce terme n'est pas le fruit du hasard ni son succès l'effet d'une mode ; ce qui se joue en fait autour de ce mot, c'est la construction d'un concept. Cette thèse se propose d'une part de retracer les étapes de cette construction, en repérant les problèmes qui s'y rattachent, d'autre part d'offrir une traduction commentée de trois articles qui ont chacun joué un rôle important dans cette histoire.

un concept
fédérateur

Intégrant à la fois un milieu physique, un peuplement végétal et un peuplement animal, le tout en interdépendance constante, l'écosystème constitue un niveau d'intégration qui se situe de manière originale par rapport aux différentes disciplines et qui pose des problèmes épistémologiques très particuliers.

Vis-à-vis des différentes sciences qui occupent aujourd'hui la place de l'ancienne "histoire naturelle", le concept d'écosystème constitue un des concepts unificateurs. Tout comme l'étude du code génétique permet de concevoir l'unité fondamentale du monde vivant

(1) Jean-Marc DROUIN. **La naissance du concept d'écosystème.** Thèse de doctorat de troisième cycle de Philosophie. Université de Paris I (Panthéon-Sorbonne). 1984. Jury : P. ACOT, B. BENSUADE, P. BLANDIN, F. BOURLIERE, M. SERRES.

un point de convergence des sciences de la nature ...

à travers l'unité de ses éléments constitutants, la considération d'unités écologiques telles que les écosystèmes permet de coordonner l'étude de la végétation, celle des populations animales et celle des micro-organismes, en montrant l'interdépendance entre ces différentes formes de vie.

et un point de rencontre avec d'autres champs scientifiques

Mais le concept d'écosystème est aussi situé à un point de rencontre entre les disciplines biologiques et d'autres champs scientifiques comme ceux de la physique ou de la géographie. Importé de la thermodynamique, il se prête à une interprétation cybernétique des processus évolutifs qui affectent les milieux naturels. Applicable à des échelles très différentes, il peut trouver place dans une approche géographique des paysages et des phénomènes de distribution et de répartition spatiale des organismes. Toutefois, son extension à des systèmes gérés par l'homme (agrosystèmes...), si elle s'avère utile à certains égards, ne va pas sans poser de graves problèmes théoriques, en particuliers à propos de la notion climax.

le climax :
équilibre introuvable ?
ou fiction théorique
nécessaire ?

A première vue, le climax peut apparaître comme un état mythique, un équilibre introuvable dont la conception relèverait de la nostalgie d'une nature inviolée. En fait, on peut sans doute le considérer un peu comme la mécanique classique considère le mouvement d'inertie : c'est-à-dire comme une fiction théorique autour de laquelle on peut construire un modèle intelligible de la réalité de sorte qu'il suffit d'ajouter ensuite "les perturbations", dont on a fait initialement abstraction pour retrouver les phénomènes observables...

le concept d'écosystème est antérieur à la théorie générale des systèmes

Antérieur à la création du terme "écosystème", le mot "climax" déjà présent chez Clements en 1916 à propos de la communauté végétale, invite à un regard rétrospectif. Cette démarche permet de constater que le concept d'écosystème ne résulte pas simplement de l'application à l'écologie d'une "théorie générale des systèmes", et qu'il s'inscrit dans l'histoire propre de l'écologie et de la biogéographie. Le mot lui-même d'ailleurs, combinaison de système et d'écologie, apparaît dès 1935 dans un article du botaniste anglais A.G. Tansley avant même que la théorie des systèmes telle qu'on la trouve chez Bertalanffy ait un véritable retentissement. Quant à la genèse du concept, elle procède de la rencontre de plusieurs courants apparemment éloignés :

la genèse du concept procède de plusieurs courants

- l'approche géobotanique, attachée à la classification et à la description des groupements végétaux, qu'on peut faire remonter jusqu'à Humboldt (1805)

- l'étude de la dynamique des communautés végétales ou/et animales (le terme "biocénose" est créé en 1877 par le zoologiste allemand Karl Möbius) qui passe en particulier par leur mathématisation telle qu'elle est

proposée par exemple par Volterra et d'Ancona en 1935.

- la quantification des échanges et des transformations de la matière vivante, que s'efforcent de réaliser par des voies différentes, les chimistes, les physiologistes, les agronomes, les forestiers et les pédologues.

des modèles :
chaînes, cycles,
réseaux ...

Cependant la constitution du concept d'écosystème ne se réduit pas à la rencontre de ces approches différentes, elle implique la résolution d'une série de problèmes concernant en particulier la modélisation des relations entre les différents composants. Chaînes, pyramides, cycles et réseaux, dont les représentations ont été largement diffusées par l'enseignement et la vulgarisation, ont chacun leur histoire et correspondent à des problématiques différentes.

des exemples,
des images,
des métaphores

Par ailleurs, l'idée-même d'une unité écologique prise comme un tout et pourtant constituée d'éléments multiples et divers renvoie à une série d'exemples et d'images, que l'on peut schématiquement regrouper ainsi : -d'une part des exemples privilégiés (les étages de végétations, les lacs et les îles) qui servent constamment de référence, d'archétype, aux auteurs d'une époque, ou d'une école, pour illustrer leurs théories, -d'autre part des objets ou des entités analogues invoqués comme métaphores : c'est ainsi que l'image d'une collectivité humaine, celle d'un organisme individuel, ou encore celle d'une machine (mécanique, thermique ou cybernétique), ont été utilisées selon les époques et les auteurs pour parler des unités écologiques.

Trois textes, trois auteurs, trois styles

Pour compléter et appuyer ces notations sur la naissance du concept d'écosystème, j'ai choisi de traduire et de présenter trois articles de langue anglaise, non publiés encore en France à ma connaissance, et qui sont souvent cités dans les aperçus historiques des manuels d'écologie.

Forbes :
une approche éco-
systémique avant
la lettre

Le premier, qui date de 1887, **The lake as a microcosm**, du zoologiste américain S.A. FORBES (sans lien de parenté avec E. Forbes) représente l'exemple même d'une approche écologique, bien que le mot ne soit pas employé ; la description géographique et l'inventaire des espèces sont mis au service d'une étude des interrelations entre les habitants du lac, de sorte que le microcosme constitué par celui-ci apparaît inévitablement aux yeux d'un lecteur contemporain comme une "première version" de l'écosystème.

Le deuxième, **The use and abuse of vegetational terms and concepts**, écrit par le botaniste anglais A.G. TANSLEY en 1935, est bien propre à nuancer cette

Tansley :
l'invention d'un
vocabulaire

impression, en détaillant avec une érudition et une minutie servie par une certaine causticité, les multiples difficultés théoriques auxquelles se heurte l'idée même d'une unité écologique incluant les plantes et les animaux et le milieu physique, dès lors que l'on cherche à tenir compte de son évolution dans le temps. L'introduction du vocable écosystème n'est qu'une des propositions faites par l'auteur pour clarifier la terminologie et le réseau de concepts de la théorie écologique.

Lindeman :
la construction
d'un modèle quantifié

Le troisième enfin, **The trophic-dynamic aspect of ecology**, écrit en 1942 par un jeune biologiste américain, R.L. LINDEMAN, et qui marque traditionnellement l'acte de naissance d'une théorie quantitative des écosystèmes, se trouve en quelque sorte à la charnière de deux grandes périodes de l'histoire de l'écologie : par ses nombreuses références et son effort de synthèse il recueille la plus grande part des acquis des années 1930 en même temps qu'il met en place un cadre théorique dans lequel s'inscriront nombre de travaux dans les décennies suivantes.

A côté de leur intérêt théorique propre, ces trois textes illustrent aussi les trois styles d'exposé scientifique et, à travers eux, trois conceptions du travail du chercheur. Le texte de Forbes ne comporte qu'une seule référence, laquelle renvoie d'ailleurs à un autre article de Forbes lui-même, la bibliographie de Tansley comprend neuf auteurs et 15 livres ou articles, tandis que celle de Lindeman ne comporte pas moins de 52 auteurs et un total de 66 titres.

Des lacs et des concepts

des textes qui
se répondent

L'article de Tansley, riche en références philosophiques (Lucrèce, Hume, Whitehead...), se situant exclusivement sur le plan méthodologique et s'appuyant surtout sur l'écologie végétale, peut difficilement être comparé aux deux autres. Il est intéressant, toutefois, de voir comment Lindeman utilise le texte de Tansley, en reproduit tout un paragraphe et tisse en quelque sorte son modèle dans le cadre très vaste offert par la notion d'écosystème. Cela étant, la confrontation la plus intéressante est sans conteste celle de Forbes et de Lindeman.

Tous deux développent une approche théorique en partant de l'analyse de quelques situations locales. En l'occurrence les exemples choisis sont assez proches puisqu'il s'agit dans les deux cas de lacs intérieurs du Middle West. Or là où Forbes commence par un véritable inventaire faunistique -il ne cite pas moins de trente-huit espèces et une vingtaine de genres d'animaux ainsi que huit genres

Forbes et Lindeman :
des discours différents
sur un même
terrain

du règne végétal - Lindeman se contente de quelques allusions à la composition floristique et faunistique ; une vingtaine de genres ou d'espèces seulement sont nommément désignés dans son article et toujours à titre d'exemples ou d'indicateurs de tel ou tel processus.

En fait on a l'impression que les deux auteurs s'attachent, pourrait-on dire, à l'étude de la même réalité empirique (à savoir les lacs de région tempérée), qu'ils la conçoivent l'un et l'autre comme un ensemble organisé, structuré, d'éléments en interdépendance, mais ne s'attachent pas aux mêmes composants.

de l'interdépendance
des espèces
au cycle trophique

Pour Forbes, le "microcosme" du lac est avant tout un assemblage d'espèces en interdépendance. Pour Lindeman, l'écosystème lacustre est essentiellement un cycle trophique traversé par des flux de matière et d'énergie. Ceci apparaît même dans le choix des métaphores. Le lac de Forbes est une image de la société, où l'ordre naît du désordre, l'harmonie globale du conflit des intérêts particuliers. Le lac de Lindeman est un organisme qui croît, qui atteint sa maturité, qui vieillit... Enfin le lac de Forbes attire le naturaliste parce qu'en lui, à travers les fluctuations périodiques, la vie manifeste sa pérennité, il est, nous dit la première phrase de l'article, "une page détachée de l'histoire des premiers âges". Au contraire, ce qui semble le plus fasciner Lindeman dans Cedar Bog Lake et les autres lacs, c'est leur précarité relative. L'équilibre dynamique parfait du lac qui impliquerait un "recyclage" sur place et complet de la matière organique, n'est jamais vraiment atteint, de sorte que, selon la formule d'Hutchinson citée par Lindeman : "le lac à travers l'activité de sa biocénose ne cesse de se rapprocher de l'état où il cesse d'être un lac". La mort du lac (son comblement progressif par les sédiments, sa lente transformation en marécage...) prépare la naissance de la forêt. La théorie du climax trouve ici son expression la plus rigoureuse et la plus paradoxale.

variations sur les
métaphores ...

et sur le temps

du lac à la forêt
et de la forêt
au climax

Deux étapes ou deux courants ?

Forbes et Lindeman :
écologie des
populations,
et écologie des
écosystèmes

En définitive moins que deux étapes, les textes de Forbes et de Lindeman illustrent peut-être deux grands courants de l'écologie. L'un plus proche de la botanique et de la zoologie, qui se situe à une interface de la biogéographie et de la biologie des populations, où l'écosystème ne représente qu'un référent, un cadre dans lequel sont situées les interrelations entre espèces qui sont, elles, au centre de l'analyse. L'autre plus intégrateur dont le concept central est alors celui d'écosystème - ou du moins des composants trophiques de l'écosystème - qui tend à la limite à traiter chaque compartiment de l'écosystème comme "une boîte noire". (Sur l'analyse de ces deux courants, cf. Hutchinson, 1964 ; Mc Intosh,

1980 ; David, 1981 etc...). En fait, comme l'ont montré Lewins et Lewontin (1980) cette dichotomie entre deux courants est un peu artificielle et les intermédiaires, les chevauchements, les échanges et les complémentarités abondent heureusement chez beaucoup d'auteurs et dans nombre de travaux.

des divergences
à nuancer

Ceci apparaît nettement dans le cas de Forbes et de Lindeman, si on se reporte aux deux articles que Lindeman a publié en 1941, dans la revue The American Midland Naturalist (n°25, pp.101-112 et n°26, pp.636-673). Ces articles restituent à l'exposé de 1942 tout le poids des études de terrain qui l'ont précédé et rendu possible. Le travail de Lindeman s'inscrit en effet dans le cadre d'un ensemble de travaux inspirés par W.S. Cooper et menés dans la région du Centre-Est du Minnesota (p.101). Le premier article commence par une mise en place du décor géographique et de l'histoire géologique du lac ; le second contient un inventaire des espèces végétales et animales ainsi qu'une analyse qualitative des relations trophiques qui les relient. Le tout ressemble à maints égards à l'analyse de Forbes - compte tenu de la différence de situation entre les lacs étudiés par ce dernier dans l'Illinois d'une part, et le lac "sénescant", réduit en fait à un étang, auquel s'attache Lindeman d'autre part.

Forbes et Lindeman :
approche qualitative
contre
approche
quantitative ? ...

La référence à Forbes est d'ailleurs explicite et Lindeman ouvre son second article (p.636) par un rappel historique sur la limnologie, dans lequel figurent les noms de Foré et de Thienemann, et où il écrit : "Une chaîne alimentaire, analogue à celle résumée ci-dessous, concernant les poissons, a été décrite en détail par Forbes dans son essai classique "Le Lac comme Microcosme". Il reste cependant que chez Lindeman cette étude qualitative débouche sur une étude quantitative, inspirée en particulier des travaux de Juday sur le "budget énergétique" des lacs. A première vue on serait alors tenté de dire que l'analyse telle que Forbes la pratique constitue la première étape de l'analyse telle que Lindeman la conçoit. Le second reprendrait ainsi la théorie écologique au point où le premier l'aurait laissée et la mènerait plus loin. Pourtant cette idée ne résiste pas à un examen plus attentif.

L'apport de Forbes à l'écologie des eaux douces ne se limite pas à l'article de 1887. Un autre texte important est celui qu'il écrit en 1907 "sur la distribution de certains Poissons de l'Illinois", dans lequel il utilise un "coefficient d'association" qui lui permet de comparer la co-occurrence effective de deux espèces avec leur probabilité théorique de co-occurrence...Or la démarche de Forbes retrouve à la lumière des débats sur la compétition et l'exclusion, une actualité singulière. Si on admet cependant, comme simplification utile à

ou deux
philosophies
différentes ?

certaines égards, cette distinction des deux courants, il semble logique d'inscrire Forbes dans le premier - celui d'une écologie des populations - et Lindeman dans le second - celui d'une écologie des écosystèmes. Ce qui revient seulement à dire que Forbes n'est pas dépassé par Lindeman, fondamentalement, mais qu'ils s'inscrivent tous les deux dans des problématiques différentes. Peut-on pour autant déceler derrière ces deux problématiques l'opposition de deux attitudes philosophiques : réductionnisme contre holisme ?

Holisme et réductionnisme

Par rapport à la richesse conceptuelle de ces trois textes et de leurs multiples rapports, l'affrontement holisme contre réductionnisme, auquel on est quelquefois tenté de ramener les débats philosophiques autour de l'écologie, paraît un peu étroit (2).

holiste ou
réductionniste,
est-ce bien là
la question ?

Holiste, Forbes l'est sans doute à sa façon puisqu'il insiste sur l'unité formée par l'ensemble des formes de vie du lac mais aussi réductionniste, si on voit comment tout se ramène chez lui à des interrelations entre les espèces composantes. Holiste, Lindeman peut le sembler au premier chef lorsqu'il traite mathématiquement la croissance du lac pris donc comme une unité vivante, mais aussi bien réductionniste dans la mesure où l'ensemble des processus vivants se ramène pour lui à des rapports thermodynamiques et à des processus chimiques. Critiquant méthodiquement la doctrine holiste de Clements et de ses émules, Tansley refuse de considérer la biocénose comme un "super organisme" et propose la notion de système écologique. Ce faisant, il ne définit pas seulement une unité écologique plus large, il invite surtout à considérer l'organisation des unités écologiques sur un mode plus mécaniste qu'organiciste. Mais le concept d'écosystème, une fois adopté, se prête à des interprétations que l'on qualifie souvent d'holistes.

(2) L'approche holistique d'un système organisé tend à le traiter comme une unité globale avec ses caractéristiques propres non déductibles de celles de ses éléments. L'approche réductionniste, à l'inverse, entend expliquer le comportement d'un système en partant des propriétés de ses éléments. Cette opposition se retrouve à propos des êtres vivants et de leurs constituants biochimiques, à propos des sociétés d'insectes et des individus qu'elles réunissent comme à propos des unités écologiques et des espèces qui les composent.

des textes
de référence

En fait, ces trois textes ne se présentent pas comme des témoins de trois âges de l'écologie, pas plus que comme les champions d'un éternel débat, ils sont là simplement comme textes de référence, traduisant chacun des méthodes, des champs d'études et des sensibilités qui ont marqué l'histoire de l'écologie.

Jean-Marc DROUIN
Chargé d'études
Cité des Sciences et de l'Industrie

Textes cités

BERTALANFFY L. **Les problèmes de la vie**. Paris. Gallimard. 1961. (éd. or. en allemand : 1949).

COOPER W.S. "Fundamentals of vegetational change". **Ecology**. 7. 1926. P.391-413.

CLEMENTS F.E. **Plant succession**. Washington. Publ. Carnegie Institute. 1916
DAVID J.R. "Ecologie et systématique : le point de vue d'un généticien". **Bulletin d'écologie**. Vol.12 n°4. 1981. P;408-412.

FORBES S.A. "The lake as a microcosm". 1887. Réed in **Ecological investigations of Stephen Alfred Forbes**. New-York. Arno Press. 1977.

FORBES S.A. "On the local distribution of certain Illinois fishes : an essay in statistical ecology". 1907. Réed. in **Ecological investigations**. 1977.

HUMBOLT A. de. **Essai sur la géographie des plantes**. Paris. Levrault. 1805

HUTCHINSON G.E. "The lacustrine microcosm reconsidered". **American Scientist**.52. 1964. P.331-341.

JUDAY C. "The annual energy budget of an inland lake". **Ecology**. 21. 1940. P.438-450.

LEVINS R. et LEWONTIN R. "Dialectics and reductionism in ecology". **Synthese**. 43. 1980. P.47-78.

LINDEMAN R.L. "The developmental history of Cedar Creek Bog, Minnesota". **American Midland Naturalist**. 25. 1941. P.101-112.

LINDEMAN R.L. "Seasonal food-cycle dynamic in a senescent lake". **American Midland Naturalist**. 26. 1941. P.636-673.

LINDEMAN R.L. "The trophic-dynamic aspect of ecology". **Ecology**. 23. 1942. P.399-418.

MACINTOSH R. "The background and some current problems of theoretical ecology". *Synthese*. 43. 1980. P.195-255.

MOEBIUS K. *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Berlin. 1877. Traduction anglaise in *Report of the U.S. Commission of Fishes and Fisheries*. Washington. 1883. P.683-751.

TANSLEY A.G. "The use and abuse of vegetational concepts and terms". *Ecology*. 16. 1935. P.284-307.

VOLTERRA V. et D'ANCONNA V. *Les associations biologiques au point de vue mathématique*. Paris. Hermann. 1935.

Il faut ajouter à ces références les articles de Pascal ACOT, en particulier celui sur "Darwin et l'écologie" (*Revue d'histoire des sciences*, vol.36, n°1, p.33-48) ainsi que le choix de textes publié par lui en 1977, aux PUF, sous le titre *L'écologie*. Sa thèse d'Etat sur l'histoire de l'écologie (Lyon III, 1985) est en cours de publication.

Enfin sous le titre "The history of ecology : achievements and opportunities", on trouvera une excellente bibliographie commentée due à Frank N. EGERTON dans le *Journal of History of Biology* (vol.16, 1985, p.103-105).